

Обзор фауны веснянок (Plecoptera) и районирование водотоков Дальнего Востока России

A survey of stonefly (Plecoptera) fauna in respect of stream zonation in the Far East of Russia

В.А. Тесленко
V.A. Teslenko

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, проспект 100 лет Владивостоку 159, Владивосток 690022 Россия. E-mail: teslenko@ibss.dvo.ru.

Institute of Biology and Soil Sciences, Russian Academy of Sciences, Far Eastern Branch, 100 let Vladivostoku ave. 159, Vladivostok 690022 Russia.

Ключевые слова: веснянка, Plecoptera, водотоки, фауна, распространение, районирование, Дальний Восток России.

Key words: stonefly, Plecoptera, water streams, fauna, distribution, Fare East of Russia.

Резюме. Приведён обзор фауны веснянок Дальнего Востока России (ДВР), представлены полные данные по видовому составу, включающему 139 видов из 45 родов и 8 семейств, рассмотрена таксономическая структура, выявлены эндемичные таксоны. По характеру распространения веснянок представлена схема районирования водотоков ДВР, в которой 24 района входят в состав Берингийской, Восточно-Сибирской и Палеарктической подобластей. Дополнительно проведён кластерный анализ сходства фауны в выделенных районах, в целом подтверждающий схему районирования водотоков ДВР по распространению веснянок.

Abstract. A survey of the current status of the stonefly fauna in the Russian Far East (RFE) provides detailed data on species composition (139 species, including an endemic taxon, from 45 genera and 8 families) and considers taxonomic structure. According to stonefly distribution patterns, a scheme of zoogeographical division of RFE streams into 24 districts is consolidated into Beringian, East-Siberian and East Asian subregions. Cluster analysis on faunal similarity confirmed this scheme.

Планомерные исследования фауны веснянок Дальнего Востока России (ДВР) были начаты в 1948 г. под руководством В.Я. Леванидова. Результаты этих исследований легли в основу определителя имаго веснянок [Жильцова, Запёкина-Дулькейт, 1988] и аннотированных каталогов [Levanidova, Zhiltzova, 1979; Жильцова, Леванидова, 1984], последний из которых включал 128 видов, в том числе 3 таксона были обозначены лишь до рода. Изучение структуры и закономерностей функционирования речных экосистем ДВР предопределили необходимость создания региональных определителей личиночной стадии развития представителей всех отрядов амфибиотических насекомых. Итогом многолетней работы по идентификации личиночной и имагинальной стадий развития стал определитель

личинок веснянок России и сопредельных территорий [Жильцова, Тесленко, 1997] и серия статей, в которых приведено описание водной стадии массовых и редких видов веснянок [Zwick, Teslenko, 2001; Тесленко, Жильцова, 2003; Тесленко Жильцова, 2003a]. В процессе работы были описаны 1 род и 7 новых для науки видов, впервые отмечены 3 новых для фауны России рода [Тесленко, 1989; Teslenko, Zhiltzova, 1992; Zhiltzova, et al., 1993; Teslenko, Zhiltzova, 1997; Teslenko, Minakawa, 1999; Тесленко, 2006].

В настоящее время в фауне веснянок ДВР установлено 139 видов из 45 родов и 8 семейств (табл. 1) [Тесленко, 2003]. Число это, бесспорно, не исчерпывает всего разнообразия фауны отряда — до сих пор остаются недостаточно исследованными водотоки Северо-Востока России, Приамурья и многочисленные притоки Амура (рис. 1). По количеству видов плекоптерофауна ДВР составляет 61,8 % фауны России [Жильцова, Тесленко, 1997] и превосходит фауну Кореи (27 родов, 45 видов) в 2–3 раза, значительно уступая при этом разнообразию веснянок Северной Америки (87 родов, более 500 видов) и Японии (56 родов, 380 видов) [Запёкина-Дулькейт, 1980; Shimizu, 2001; Stewart, Stark, 2002; Kim et al., 1998; Ham, Bae, 2000; Jin, Bae, 2005; Тесленко, 2006].

Таксономическая структура фауны

На ДВР самым многочисленным среди веснянок является семейство Perlodidae (10 родов, 28 видов) (табл. 2). Далее по числу родов следуют сем. Perlidae (8 родов, 11 видов), Capniidae (7 родов, 33 вида), Chloroperlidae (7 родов, 24 вида) и Nemouridae (5 родов, 28 видов). В семействе Taeniopterygidae 4 рода и 4 вида, количество родов сем.

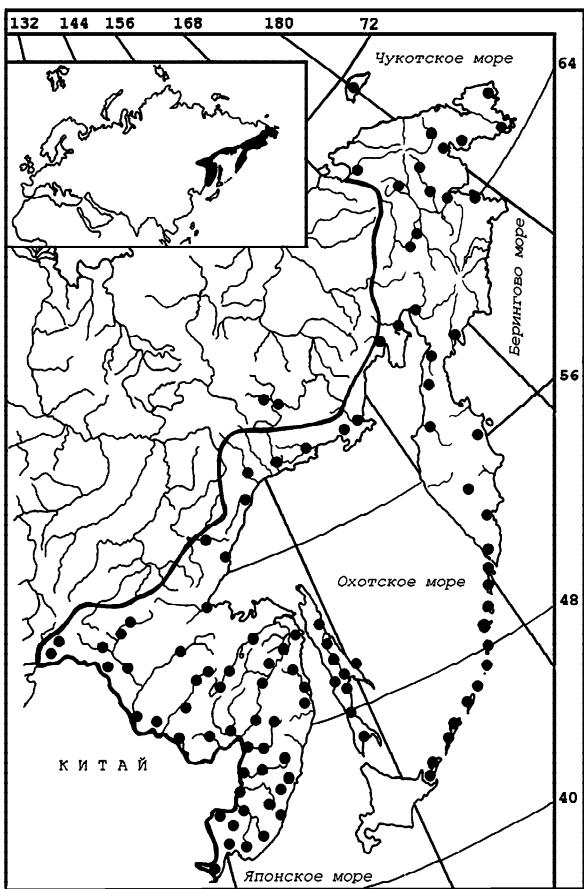


Рис. 1. Места сбора материала, использованного для характеристики видового состава фауны веснянок и их распространения.

Fig. 1. Records of sampling material sites using for analysis the stonefly species composition and their distribution.

Leuctridae — 3, но видов значительно больше, чем у тениоптеригид. Замыкает перечень семейство Pteronarcidae, представленное 1 родом и 2 видами.

Эндемичные семейства отсутствуют, уровень эндемизма имеет родовой ранг. К разряду эндемичных относятся амфиберингийский род *Podmosta*, восточнопалеарктический — *Capniella*, палеархеарктический материковый — *Levanidovia*, палеархеарктические островные — *Takagriopteryx* и *Gibosia*. Эндемичных видов значительно больше — 27: *Strophopteryx rickeri*, *Mesyatsia makartchenkoi*, *Nemoura ussuriensis*, *Capnia kolymensis*, *C. kurnakovi*, *Capnia levanidoviae*, *C. potikhiae*, *Capnia sidimiensis*, *C. tshucotica*, *C. iturupiensis*, *Capniella ghilarovi*, *Paracapnia sikhoteensis*, *P. leisteri*, *Takagriopteryx zhuikovae*, *Perlomyia kiritshenkoi*, *P. levanidoviae*, *P. martynovi*, *P. insularis*, *Levanidovia mirabilis*, *Kogotus tiunovi*, *Acroneuria unimaculata*, *Kamimuria lyubaretzi*, *Gibosia okamotoi*, *Alloperla kurentzovi*, *Suwallia sachalina*, *S. insularis*, *Sweltsa lepnevae*. Остаётся неопределённым статус *Alloperla kurilensis* и *Alloperla* sp.n. Возможно, после описания оба вида войдут с состав эндемиков ДВР. Не исключено, что некоторые из вышеперечисленных эндемиков

будут обнаружены в сопредельных районах Кореи, Китая и Японии, как это произошло со многими видами веснянок (*Amphinemura coreana*, *A. decemseta*, *A. dentifera*, *A. flavostigma*, *A. steinmanni*, *Protonemura curvata*, *Nemoura despinosa*, *N. kuwayamai*, *N. longicerca*, *N. manchuriana*, *N. matsumura*, *N. parafulva*, *N. sachalinensis*, *N. transversospinosa*, *N. uenoi*, *Paracapnia recta*, *Takagriopteryx nigra*, *T. imamurai*, *Paraleuctra gracilis*, *Stavsolus ainu*, *Kamimuria tibialis*, *Sweltsa colorata* и *Suwalla asiatica*), считавшимися условными эндемиками юга ДВР.

Зоогеографическое районирование водотоков

Впервые зоогеографическое районирование горных водотоков ДВР на основе распространения амфибиотических насекомых отрядов подёнок, веснянок и ручейников по крупным выделам ранга подобластей и провинций было приведено в монографии И.М. Леванидовой, где обозначены границы Восточной Палеарктики и 2 её подобластей — Восточно-Сибирской и Палеархеарктической [Леванидова, 1982]. Рубежи Восточно-Сибирской подобласти на западе были отмечены по левобережью Енисея, горам Восточного Алтая и верховьям Оби. На юге они соседствовали с Нагорно-Азиатской подобластью, на юго-востоке — с Палеархеарктической подобластью, на северо-востоке и севере проходили по побережьям морей Северного Ледовитого и Тихого океанов, т.е. совпадали с границей Палеарктической области. Восточно-Сибирская подобласть охватывала, таким образом, лишь северную часть ДВР.

И.М. Леванидовой было показано, что юг ДВР входит в состав Палеархеарктической подобласти, выделенной А.П. Семёновым-Тян-Шанским при районировании земного шара на основании распределения жесткокрылых насекомых [Семёнов-Тян-Шанский, 1935]. Северная часть Палеархеарктической подобласти в общих чертах совпадала с Маньчжурской провинцией, которой было присвоено новое название «Амуро-Маньчжурская», в её состав входили водотоки Северной Кореи, Южных Курильских островов, о. Хоккайдо. Эти крупные зоогеографические выделы были использованы Л.А. Жильцовой при характеристике распространения веснянок группы *Euholognatha* России и сопредельных стран [Жильцова, 2003]. В обзоре географического распределения подтверждён меридиональный рубеж между Европейско-Обской и Восточно-Сибирской подобластями Восточной Палеарктики по Енисею и Алтаю. При этом южная граница Восточно-Сибирской подобласти (по басс. Селенги, верховьям, среднему и нижнему течению р. Амур) соприкасалась с Палеархеарктической подобластью. К Палеархеарктической подобласти по характеру фауны веснянок *Euholognatha* отнесены Южный Сахалин и Южные Курилы. Таким образом, северная и восточная граница очерчены достаточно

Таблица 1. Распределение веснянок в биогеографических районах Северо-Востока Дальнего Востока России.
Table 1. Distribution of the stoneflies in the biogeographical realms of the North-East in the Russian Far East.

Таблица 1. (продолжение).
Table 1. (continuation).

Таблица 1. (продолжение).
Table 1. (continuation).

Таблица 1. (продолжение).
Table 1. (continuation).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
84. <i>Djura nansenii</i> (Kempny, 1900)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
85. <i>Levanidovia mirabilis</i> Teslenko et Zhiltzova, 1989	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
86. <i>Megarcys magnilobus</i> Zhiltzova, 1988	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
87. <i>M. ochracea</i> Klapálek, 1912	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
88. <i>M. pseudochræcea</i> Zhiltzova, 1977	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
89. <i>Pictetella asiatica</i> Zwicky et Levanidova, 1971	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
90. <i>P. zwickyi</i> Zhiltzova, 1976	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
91. <i>Skwala pusilla</i> (Klapálek, 1912)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
92. <i>Stavsolus manchuricus</i> Teslenko, 1999	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
93. <i>S. ainu</i> Teslenko, 1999	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
94. <i>Isoperla altifrons</i> Šámal, 1939	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
95. <i>I. asiatica</i> Rauscher, 1968	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
96. <i>I. eximia</i> Zapekina-Dulkeit, 1975	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
97. <i>I. flavescens</i> Zhiltzova et Potikhina, 1986	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
98. <i>I. kozlovi</i> Zhiltzova, 1972	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
99. <i>I. lunigera</i> (Klapálek, 1923)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
100. <i>I. maculata</i> Zhiltzova, 1977	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
101. <i>I. obscura</i> (Zetterstedt, 1840)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
102. <i>I. ornata</i> Zhiltzova, 1988	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
103. <i>I. pseudornata</i> Zhiltzova, 1988	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
104. <i>Kaszabia nigricauda</i> (Navás, 1968)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
105. <i>Kogotus tiunovi</i> Teslenko, Zhiltzova et Zwicky, 1993	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Сем. Perlidae																										
106. <i>Acroneuria unimaculata</i> Zhiltzova, 1979	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
107. <i>Agnetina brevipennis</i> (Navás, 1912)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
108. <i>A. extrema</i> (Navás, 1912)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
109. <i>Claassenia brachyptera</i> Brinck, 1949	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
110. <i>Gibosia okamotoi</i> Zhiltzova, 1979	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
111. <i>Kamimuria exilis</i> (McLachlan, 1872)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
112. <i>K. tibialis</i> Pictet, 1841	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
113. <i>K. lyubaretsi</i> Teslenko, 2006	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
114. <i>Neoperla ussurica</i> Sivec et Zhiltzova, 1996	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
115. <i>Oyamia nigribasis</i> Banks, 1920	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
116. <i>Paragnetina favotincta</i> (McLachlan, 1872)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 1. (продолжение).
Table 1. (continuation).

Таблица 1. (продолжение).
Table 1. (continuation).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Gem. Chloroperlidae																									
117. <i>Utaperla orientalis</i> Nelson et Hanson, 1969	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
118. <i>Paraperla lepenaevae</i> Zhiltsova, 1978	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
119. <i>Alloperla deminuta</i> Zapekina-Dulkeit, 1970	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
120. <i>A. mediana</i> (Navás, 1925)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
121. <i>A. posti</i> Zwick, 1972	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
122. <i>A. kurentzovi</i> Zhiltsova et Zapekina-Dulkeit, 1977	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
123. <i>A. kurilensis</i> Zhiltsova, 1978	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
124. <i>A. rostellata</i> (Klapálek, 1923)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
— <i>Alloperla</i> sp.nov.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
125. <i>Haploperla lepnavae</i> Zhiltsova et Zwick, 1971	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
126. <i>H. maritima</i> Zhiltsova et Levanidova, 1978	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
127. <i>H. ussurica</i> Navás, 1934	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
128. <i>Sunella asiatica</i> Zhiltsova et Levanidova, 1978	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
129. <i>S. decolorata</i> Zhiltsova, et Levanidova, 1978	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
130. <i>S. kerzhneri</i> Zhiltsova et Zwick, 1971	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
131. <i>S. sachalinica</i> Zhiltsova, 1978	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
132. <i>S. talatalensis</i> Zhiltsova, 1976	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
133. <i>S. teleckojensis</i> (Šämal, 1939)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
134. <i>Sweletia nikkoensis</i> (Okamoto, 1912)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
135. <i>S. illesi</i> Zhiltsova, 1977	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
136. <i>S. insularis</i> Zhiltsova, 1978	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
137. <i>S. lepenaevae</i> Zhiltsova, 1977	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
138. <i>Triznakia diversa</i> (Frison, 1935)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
139. <i>T. longidentata</i> Raušer, 1968	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bcerio	4	11	10	16	26	23	48	27	22	39	30	51	43	53	59	62	79	66	60	20	31	44	38		

отсутствие вида; \oplus — новый вид; \ominus — новый ареал. ПАХ М — West Beringian; ПАХ М — East Palaearctic; ПАХ — Trans-Palaearctic; ВПА — Amphi-Beringian; АМП — Amphi-Pacific; АМП — Circumpolar; АМП — East Asian, mainland; ПАХ М-о — East Asian, mainland-island; ПАХ о — East Asian, island; ЭЮОВ — Endemic of the South of the Russian Far East; ЭСБ — Endemic of the North-East of the Russian Far East; (+) — species presents according to Levantidova and Zhiltsova [Левантидова, Жильцова, 1984]; (•) — author's records; (—) — species absent; \oplus — a new author's records.

Таблица 2. Таксономическая структура фауны веснянок (Plecoptera) Дальнего Востока России.
Table 2. Taxonomical structure of the stonefly fauna (Plecoptera) on the Russian Far East.

Семейства	Роды	Виды
Taeniopterygidae	4	4
Nemouridae	5	28
Capniidae	7	32
Leuctridae	3	11
Pteronarcyidae	1	2
Periodidae	10	28
Perlidae	8	11
Chloroperlidae	7	23
Всего:	45	139

определенно. Проведение западной и южной границы Палеархеарктической подобласти в виду недостаточной изученности фауны Внутреннего Китая, Гималаев и Тибета в настоящее время не представляется возможным. В отличие от Семёнова-Тян-Шанского, Л.А. Жильцова не относит к Палеархеарктической подобласти Гималаи и Тибет [Жильцова, 2003].

За последние два десятилетия полевые исследования автора, проведённые в малоизученных материковых и островных районах ДВР, позволили описать новые для науки таксоны и получить новые данные по географическому распространению как уже известных, так и впервые обнаруженных в отдельных бассейнах рек видов. Значительно дополнены представления о плекоптерофауне труднодоступных водотоков Охотского побережья, Буреинского нагорья, хребтов Тукурингра, Соктахан, Малый Хинган, Сихотэ-Алинь, басс. Среднего и Нижнего Амура, Курильского архипелага и о. Сахалин [Тесленко, 1992; Тесленко, 2002; Тесленко, 2003; Арефина и др., 2003; Тиунова и др., 2005; Тесленко, 2005]. На основе современных данных по распространению веснянок разработана схема зоогеографического районирования водотоков ДВР.

В предложенной схеме сохранена иерархия зоогеографических подразделений: высшей категорией является область, далее следуют подобласть, провинция и округ. Категория «район» соответствует понятию «минимальный зоогеографический выдел». Под «минимальным выделом» понимается территория, неразделимая при дальнейших исследованиях методами биогеографии и населяемая, по меньшей мере, одним эндемичным видом [Старобогатов, 1982]. При определении зоогеографических выделов учитывалось наличие эндемичных таксонов, особенности структуры фауны, различное сочетание таксонов, резкое обеднение фауны (негативное свойство) на родовом и видовом уровнях, палеогеографические события, определившие сходство в составе и происхождении фауны [Берг, 1962; Крыжановский, 2002].

Поскольку веснянки большую часть жизненно-го цикла проводят в водной среде, биогеография

плекоптерофауны является составной частью биогеографии континентальных водоёмов, которая имеет свои характерные черты [Берг, 1979; Старобогатов, 1970]. В частности, для Plecoptera, как и для других пресноводных животных, в качестве географических барьера распределения выступают водоразделы и морские бассейны. Среди схем фаунистического разделения континентальных водоёмов Палеарктики наибольшее распространение получили: схема Л.С. Берга [1949], разработанная на основе географического распределения пресноводных рыб, и схема Я.И. Старобогатова [1970], изучившего распространение моллюсков внутренних вод. Согласно схеме зоогеографического районирования пресноводных рыб [Берг, 1949] территория ДВР, лежащая к северу от басс. Амура, входит в состав Анадырского и Охотско-Камчатского округов Тихоокеанской провинции Циркумполярной подобласти Голарктики. Южнее находится Амурская переходная область, представленная Амурской и Приморской провинциями, для которых А.Я. Таранец предложил дробное зоогеографическое районирование [Таранец, 1938]. Появление новых данных по составу фауны пресноводных рыб и моллюсков из малоизученных районов ДВР позволили внести серьёзные изменения в упомянутые схемы [Черешнев, 1996, 1998; Прозорова, 2000]. И.А. Черешнев с учётом результатов собственных исследований пресноводной ихтиофауны северо-востока ДВР разработал новую схему, в которой были пересмотрены границы отдельных округов, провинций и районов Палеарктической области, а Берингийской и Амурской переходным областям был присвоен статус самостоятельных областей [Черешнев, 1998].

Экологические особенности обитания веснянок в холодноводных горных водотоках с относительно высокой скоростью течения обусловливают различия в зоогеографическом районировании по составу моллюсков и веснянок на самом высоком уровне. Я.И. Старобогатов включал весь басс. Амура от его устья на севере до п-ова Корея на юге в Сино-Индийскую область. Вместе с тем, многие границы более мелких зоогеографических выделов в схеме Я.И. Старобогатова в общих чертах совпадали с данными по распространению веснянок.

Общеизвестно, что имаго насекомых (в том числе амфибиотических) способны преодолевать морские пространства активно или пассивно (как семена или споры растений). Распределение наземных насекомых-фитофагов связано с характером географического распределения растительности, главным образом, цветковых растений, и типом почв. Поэтому во многих зоогеографических исследованиях распространение энтомофауны соответствует в большей степени ботанико-географическому районированию [Eskov, 2002; Крыжановский, 2002]. До сих пор считалось, что веснянки напрямую не связаны с определённым типом растительности. Однако результаты последних исследований дока-

зали, что самое высокое разнообразие родов Plecoptera характерно для речных экосистем подзоны широколиственных лесов [Vinson, Hawkins, 2003].

По этой причине определённое внимание удалено работам по зоогеографии насекомых региона с учётом последних дополнений по островным фаунам [Лелей и др., 2002; Лелей, 2005; Стороженко, 2005; Прощалыкин и др., 2004]. Следует также упомянуть результаты зоогеографических исследований известного дальневосточного энтомолога А.И. Куренцова, который, основываясь на литературных и собственных данных многолетнего изучения энтомофауны Восточной Сибири и Дальнего Востока, поднял ранг Палеархеарктической подобласти до самостоятельной области, с Китайско-Гималайской и Японско-Приамурской подобластями [Куренцов, 1975]. В разработанной схеме биogeографического районирования в рамках Японо-Приамурской подобласти им выделены Зейско-Хинганская провинция, провинция тайги нижнего Приамурья и среднеамурских хребтов, Восточнозабайкальская, Уссурийско-Амурская, Приморско-Маньчжурская, нагорная провинция Сихотэ-Алиня, Сунгарийско-Ханкайская, Сахалина и Южно-Курильских о-вов

[Куренцов, 1965]. Крайний северо-восток Сибири и горные районы Камчатки, фауны которых генетически близки к фауне Северо-Западной Америки, А.И. Куренцов считал отдельной Берингийской подобластью.

Основой всех зоогеографических построений являются ареалы видов, родов, семейств и других более высоких таксонов. При характеристике географического распространения веснянок использованы 8 типов ареалов, которые объединены в две группы: голарктическую и палеарктическую [Жильцова, Леванидова, 1984].

Ниже приведены карта-схема и описание зоогеографического районирования территории ДВР на основании распространения веснянок. Границы подразделения показаны на рис. 2, где номера районов соответствуют таковым в схеме.

ПАЛЕАРКТИЧЕСКАЯ ОБЛАСТЬ

БЕРИНГИЙСКАЯ ПЕРЕХОДНАЯ ПОДОБЛАСТЬ:

Берингийская провинция: Чукотско-Анадырский округ: Чаунский район (1); Амгуэмский район (2); Чукотский район (3); Анадырский район (4). **ВОСТОЧНО-СИБИРСКАЯ ПОДОБЛАСТЬ:** Охотско-Камчатская провинция: Камчатско-Корякский округ: Корякский район (5); Камчатский район (6); Охотский округ: Охотский район (7); Южноохотский район (8); Шантарский район (9).

ПАЛЕАРХЕАРКТИЧЕСКАЯ ПОДОБЛАСТЬ:

Амурская провинция: Зейский округ: Верхнезейский район (10); Амуро-Зейский район (11); Нижнеамурский округ: Нижнеамурский район (12); Северосахалинский район (13); Североприморский район (14); Среднеамурский округ: Буреинский район (15); Среднеамурский район (16); Уссурийский район (17); Центрально-приморский район (18); **Маньчжурская провинция:** Южноприморский округ: Южноприморский район (19); Ханкайский район (20); Восточно-Маньчжурский район (21); **Японская провинция:** Сахалино-Курило-Хоккайдский округ: Тым-Поронайский район (22); Южносахалинский район (23); Южноокурильский район (24).

1. **Чаунский район** занимает территорию арктического побережья Чукотки от р. Раучуа до м. Шмидта, включая водотоки Чаунской губы и о. Врангеля, расположенного на границе Восточно-Сибирского и Чукотского морей (рис. 2). Пресноводная ихтиофауна и малакофауна Чаунской низменности имеет сильно обединённый сибирский облик, представлена видами азиатского или северо-американского происхождения. Эндемичных видов нет [Черешнев, 1998; Прозорова, 1986].

Плекоптерофауна характеризуется крайней бедностью видового состава (табл. 1). В водотоках материального арктического побережья и на о. Врангеля обнаружено всего 4 вида веснянок: *Arcynopteryx polaris*, *Nemoura arctica*, *Mesocapnia gorodkovi* и *M. variabilis* [Макарченко и др., 1980; Макарченко, Макарченко, 1981; Засыпкина и др., 1996] из сем. Perlodidae, Nemouridae и Capniidae соответственно. Веснянки остальных 5 семейств в данном районе не отмечены. Эндемиков нет. Хотя изучение плекоптерофауны Чаунского района ещё далеко от завершения, по ареалам зарегистрированных в её водотоках таксонов можно судить о существовании в прошлом как древних, так и сравнительно недавних генетических связей между бассейнами сибирских и чукотских рек. Ареалы двух из 4 перечисленных видов вытянуты вдоль

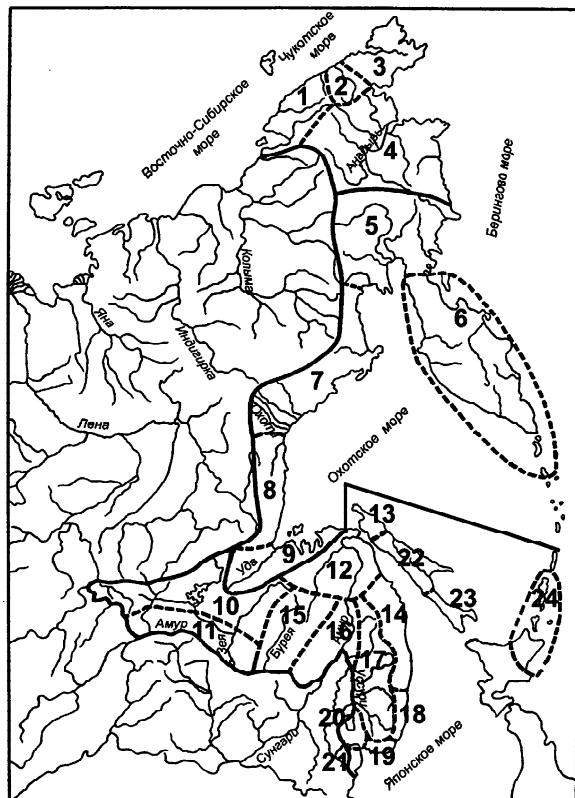


Рис. 2. Схема биогеографического районирования водотоков Дальнего Востока России по распространению веснянок. Сплошной линией обозначены границы подобластей, пунктирной — границы районов.

Fig. 2. Scheme of the biogeographical realms on the Russian Far East according to the stonefly distribution. Solid lines mean boundaries of the subregions, dotted lines — boundaries of the district.

северного побережья Голарктики. Циркумполярный *M. variabilis* обитает в субарктических водотоках Новой Земли, о. Вайгач, Приполярного Урала, Восточной Сибири, на Аляске и в Британской Колумбии. Распространение циркумполярной веснянки *N. arctica* значительно шире, чем *M. variabilis*, охватывает Швецию, Норвегию, Финляндию, Монголию, север Европейской части России, Сибирь, Алтай, Восточный Саян, юг ДВР, Аляску и Канаду [Жильцова, 2003; Stewart, Stark, 2002]. *M. gorodkovi* имеет западноберингийский тип ареала, который ограничен азиатской частью Берингии. Единичные находки *M. gorodkovi* отмечены на юге ДВР, в истоках р. Бикин. Личинки холодолобивого сибирского вида *A. polaris* олиготермы и встречаются в водоёмах различных типов от олиготрофных озёр и лимнокренов до горных ручьёв, где температура воды не превышает 15–16 °С. Широкий восточноалеарктический ареал *A. polaris* охватывает весь ДВР от о. Врангеля до государственной границы на юге, Алтай и Монголию.

Протяжённость распространения циркумполярных видов указывает на направление их расселения с запада на восток. Затопленные подводные долины сибирских и аляскинских рек, по которым могло происходить расселение веснянок, обнаружены на шельфах многих арктических морей [Карта четвертичных отложений..., 1965]. Их контакт осуществлялся в периоды мощных регрессий моря в конце третичного и четвертичного периодов. Убедительные доказательства существования древних генетических связей Индигирки, Колымы, рек Арктической Чукотки и Аляски получены при изучении современного состава ихтиофауны, а также ископаемых остатков рыб и моллюсков [Назаркин, 1992; Черешнев, 1998] в плеистоценовых отложениях Чаунской губы.

2. Амгуэмский район ограничен басс. р. Амгуэмы и северным побережьем залива Креста (рис. 2). Ихтиофауна Амгуэмского бассейна наиболее разнообразна и по сравнению с остальными реками Чукотки, характеризуется смешанным обликом и включает североамериканские, тихоокеанские и сибирские виды. Выделение района в биогеографический выдел обосновано присутствием эндемичного вида далий *Dallia admirabilis* и североамериканского вида карликового валька *Prosopium coulteri*, амгуэмская популяция которого удалена от основного ареала на тысячи километров [Черешнев, 1998]. В Амгуэмской малакологической провинции более половины видов пресноводных моллюсков также распространены в Северной Америке.

Фауна веснянок представлена 11 видами. Обособленность района подтверждается присутствием эндемичного вида *Capnia tshukotica*. В целом преобладают веснянки с восточноалеарктическими ареалами (табл. 1). Разнообразно представлено сем. Capniidae, кроме *Capnia tshukotica*, зарегистрировано ещё 6 видов (табл. 1) из трёх родов. Среди них амфиберингийский вид *Capnia nearctica*, последниковое распространение которого из Аляскинского рефугиума происходит сравнительно недавно [Ricker, 1964]. Кроме Аляски, этот вид обитает в Канаде, на Баффиновой Земле, а в Азии успешно освоил водотоки Камчатки, Колымско-Охотского нагорья, Сихотэ-Алиня и бассейн р. Амур.

В фауне Амгуэмского района появляются веснянки берингийского рода *Isocapnia*, с ареалом, охватывающим Азию и Северную Америку. Мировая фауна *Isocapnia* включает 18 видов [Тесленко, Жильцова, 2003]: из них 11 известны из Неарктики, где распространены от Аляски и Юкона на юг до Калифорнии и Нью-Мексико

[Stewart, Ricker, 1997]. Шесть видов описаны из Восточной Палеарктики, 1 вид из Тянь-Шаня [Жильцова, 1969]. Для четырёх палеарктических видов *Isocapnia* характерны довольно широкие ареалы — от Амгуэмы, водотоков Магаданской области и Камчатки, по побережью Охотского и Японского морей и прилегающим к ним территориям, включая о. Сахалин, вглубь материка до Монголии, Забайкалья и Алтая. В частности, такой обширный ареал отмечен и у *Isocapnia guentheri*. Современное распространение ряда видов *Isocapnia* в основном по притихоокеанскому побережью Северной Америки и северо-восточной Азии свидетельствует о том, что формирование рода происходило в пределах древней Берингии. Поскольку род представлен большим количеством видов в Неарктике, чем в Восточной Палеарктике, есть основания предполагать расселение его предков с востока на запад в третичном периоде [Stewart, Stark, 1993]. Для приуроченного к большим рекам *I. guentheri* по басс. р. Амгуэма проходит северная граница его ареала.

Голарктические виды с циркумполярными ареалами *Mesocapnia variabilis*, *Arcynopteryx compacta* и *Nemoura arctica* ангарского происхождения [Леванидова, Жильцова, 1976] и проникли на американский континент в плеистоцене [Stewart, Stark, 2002]. Необычная экологическая пластичность позволяет им процветать в перемерзающих зимой тундровых водотоках, озёрах и сфагновых болотах с большим количеством органического детрита. *A. compacta* — единственный представитель азиатского рода *Arcynopteryx* в Северной Америке, где он распространён от Аляски, Юкона и Саскачевана до Колорадо, Майна и Нью-Хемпшира [Stewart, Ricker, 1997]. Мировая фауна рода *Arcynopteryx* включает 5 видов, 4 из которых обитают исключительно в водотоках Восточной Палеарктики. По характеру распространения в Неарктике и Палеарктике *A. compacta* считается реликтом ледниковой эпохи.

3. Чукотский район простирается от басс. р. Ванкарем до залива Креста, охватывает водотоки Чукотского п-ова и п-ова Дауркин (рис. 2). Ихтиофауна Чукотского п-ова более разнородна, на его территории обособлены Колючинский, Крайний восточночукотский и Конергинский районы [Черешнев, 1998]. В схеме биогеографического районирования малакофауны территория п-ова подразделяется на Колючинскую и Уэленскую провинции [Прозорова, 1998]. В ихтиологических и малакологических выделах в разной степени преобладают североамериканские таксоны.

Фауна веснянок Чукотского района представлена 10 видами (табл. 1) [Леванидова, 1976; Леванидов, Вшивкова, 1978; Макарченко и др., 1980; Засыпкина и др., 1996] и отличается от Амгуэмского района отсутствием капниид, характерных для крупных рек, и сравнительно большим разнообразием таксонов сем. Perlodidae, Chiloglanidae и Nemouridae. Эндемики отсутствуют. По составу и распределению веснянок нет достаточных оснований для выделения на территории Чукотского п-ова Колючинского, Крайнего восточночукотского и Конергинского районов.

В бухте Проведения в районе Чаплинских термальных источников найден реликт берингийской эпохи *Pictetiella zwicki* из сем. Perlodidae. Немногочисленные популяции *P. zwicki* обнаружены в басс. Колымы [Засыпкина и др., 1996], водотоках Джугджурского хр. и Нижнего Амура (указывается впервые). Учитывая последние данные по распространению этого вида, его тип ареала ближе

к притихоокеанскому, нежели к западноберингийскому. Кроме азиатско-берингийского представителя рода *Pictetiella* известны ещё 2 вида: неарктический *P. expansa* (Banks) из горных районов западной части американского континента; и палеарктический *P. asiatica* — широко распространённый в реках Корякского нагорья, Камчатки, Приохотья, басс. р. Амур, Алтая и Саян. Все три вида морфологически близки, что указывает на молодость этой ветви сем. *Perlodidae*. Не исключено, что с похолоданием климата, вызванного развитием плейстоценовых оледенений, ранее широко распространённые предки современных *Pictetiella* отступили к югу на обоих континентах. На севере сохранилась лишь чукотская реликтовая популяция, обособленная микроклиматическими условиями в районах выходов термальных вод.

В Чукотском районе отмечен *Podmosta weberi* из эндемичного для фауны России берингийского рода *Podmosta*. В Северной Америке *P. weberi* указан из басс. р. Юкон, в Азии — из водотоков басс. р. Анадырь, Корякского нагорья, Камчатки и Приохотья. Приуроченность вида к тундровым ландшафтам позволяет предположить, что его формирование проходило на территории Берингии, откуда он расселялся по азиатскому и американскому континентам.

В Чукотском районе проходит северная граница распространения *Skwala pusilla* с восточноалеарктическим типом ареала от Енисея, Алтая, Восточного Саяна и Монголии до Чукотки. Примечательно, что представители рода *Skwala* обитают в Восточной Палеарктике и Западной Неарктике. В целом плекоптерофауна характеризуется преобладанием видов с широкими циркумполярными и восточноалеарктическими ареалами.

4. Анадырский район охватывает басс. р. Анадырь, от берегов Анадырского лимана и к югу до водораздела с р. Апуха (рис. 2). Ихиофауна Анадырского района представлена 34 видами, эндемичен 1 род и 3 вида. Она богаче и разнообразнее, чем на крайнем Северо-Востоке Азии, с явным преобладанием палеарктических видов над североамериканскими [Черешнев, 1998]. Пресноводная малакофауна Анадыря включает 23 вида, в т.ч. 7 видов известны из Северной Америки, остальные встречаются в разных районах Северо-Востока Азии [Старобогатов, 1986; Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Затравкин, 1990].

В водотоках Анадырского района зарегистрировано 16 видов веснянок [Леванидов и др., 1978; Леванидова, 1982; Засыпкина и др., 1996] (табл. 1). Обособленность района подтверждается присутствием эндемичного вида *Capnia kurnakovii*. Fauna характеризуется смешанным обликом с явным преобладанием восточноалеарктических видов. Виды с транспалеарктическим, амфиапаразитическим распространением, а также берингийские таксоны веснянок занимают подчинённое положение.

Впервые появляются веснянки *Diura bicaudata*, *Isonycta obscura* (сем. *Perlodidae*), *Capnia nigra* (сем. *Capniidae*) и *Taenionema japonicum* (сем. *Taeniopterygidae*). Для них по водотокам басс. р. Анадырь проходит северная граница распространения, в Чукотском районе они отсутствуют. Примечательна находка *Diura bicaudata* из голарктического рода *Diura*, включающего 4 вида. Основная часть ареалов *Diura* приурочена к северной части Азии. По-видимому, дифференциация рода имела место в области Ангариды, откуда в разное время виды расселились в Европу и Северную Америку: немногочисленные популяции встречаются на севере горных областей этих континентов [Леванидова, 1982]. В частности предполагается, что расселение *D. bicaudata* в бассейн

Юкона проходило по Берингийский мосту во время одного из периодов его существования в плейстоцене [Stewart, Stark, 2002].

Напротив, род *Taenionema* ограничен в своем распространении Восточной Палеарктикой и Неарктикой и почти все неарктические (11 из 12) виды рода обитают на западе Северной Америки от Аляски и Юкона до Калифорнии и Нью Мексико, и только единственный азиатский вид *T. japonicum* широко распространён от Анадыря на запад до Алтая и на юг до о. Хонсю. Это позволяет предположить миграцию его предков в Азию из Северной Америки, скорее всего, в третичном периоде.

5. Корякский район занимает Корякское нагорье, от р. Апуха, басс. р. Пенжина и часть северной Камчатки до Рекининского дола (рис. 2). Ихиофауна Корякского района в целом сходна с анадырской, и представлена одинаковым с ней количеством видов (34), хотя число эндемиков сократилось до 1 [Черешнев, 1998]. В пресноводной малакофауне Корякской провинции отмечено 14 видов, живущих в речных бассейнах сопредельных и довольно удалённых территорий (Колыма, Чаун, Амгуэма, Анадырь, материковое побережье Охотского моря, Северная Америка) [Старобогатов, 1986; Богатов, Затравкин, 1990].

Фауна веснянок представлена 26 видами [Леванидова, 1982; Засыпкина и др., 1996; Чебанова, 2004]. Эндемик — *Capnia tshusotica*. В целом плекоптерофауна близка к анадырской, вместе с тем отмечено увеличение таксономического разнообразия на уровне видов, родов и семейств (табл. 1). В водотоках района зарегистрирована веснянка *Paraleuctra cercia* (сем. *Leuctridae*), её ареал вытянут по тихоокеанскому побережью ДВР, Кореи и Японии и, поэтому определяется как притихоокеанский. Такой же тип ареала имеет и *Utaperla orientalis*. Для перечисленных видов, а также *Paraperla lepnevae*, *Pictetiella asiatica*, *Amphinemura standfussi* по водотокам Корякского нагорья проходит северная граница распространения.

Большая часть плекоптерофауны Корякского района — восточноалеарктические виды (12), по 4 вида с притихоокеанским и циркумполярным типом ареала, с транспалеарктическим — 3. Количество берингийских видов также 3: два из них имеют широкий амфиапаразитический и амфиберингийский ареалы и 1 — более узкий, западноберингийский. Следует отметить, что становление родов *Paraperla*, *Utaperla* из субэндемичного для Восточной Палеарктики и Неарктики подсемейства *Paraperlinae*, *Paraleuctra* (сем. *Leuctridae*), а также *Haploperla* (сем. *Chloroperlidiae*), связано с Берингией. Все перечисленные роды веснянок в Северной Америке представлены большим количеством видов, в Азии число видов значительно меньше, что косвенно указывает на предположительно плиоценовое вселение их предков из Северной Америки.

Увеличение видового разнообразия веснянок Корякского нагорья, по-видимому, связано с появлением достаточно крупных и устойчивых массивов леса и повышением количества аллохтонного органического вещества, вносимого с суши в речные экосистемы и используемого веснянками в качестве пищевого ресурса.

6. Камчатский район занимает территорию п-ова Камчатка к югу от Рекининского дола. В состав района входят северные Курильские о-ва (Шумшу, Парамушир и Онекотан) [Тесленко, 2002] (рис. 2). В обособленном Южнокамчатском районе ихиофауна характеризуется бедностью видового состава типично пресноводных рыб,

хотя общее количество видов — 30, эндемичных — 7, большинство из которых имеют локальные ареалы [Черешнев, 1998]. Напротив, малакофауна Камчатки весьма богата и разнообразна, и отличается высоким уровнем эндемизма. Выделены 3 камчатские провинции: Восточнокамчатская, включающая северные Курильские о-ва, Западнокамчатская и Тумрокская [Прозорова, 2001]. Самой богатой считается пресноводная малакофауна Восточнокамчатской провинции, куда входит оз. Азабачье и басс. р. Камчатка, в котором отмечено 57 таксонов моллюсков, среди них 3 вида и 1 подсемейство относятся к разряду реликтовых [Прозорова, Шедько, 2003].

Список веснянок Камчатки содержит 23 вида (табл. 1) [Леванидова, Кохменко, 1970а, Леванидова, 1970б, 1970в]. Недавними исследованиями он был дополнен *Paraperla lepnevae* (сборы В.В. Чебановой и И.М. Леванидовой) и *Mesocapnia gorodkovi* [Тесленко, 2003]. Единственный эндемик *Capnia levanidovae*, кроме Камчатского п-ова обнаружен единично на о. Онекотан [Тесленко, 2003]. Наиболее характерная черта камчатской плекоптерофауны — её бедность, обусловленная длительными периодами изолированного (полуостровного) существования, морскими трансгрессиями, проявлением вулканической деятельности, горнодолинными оледенениями, пагубным влиянием талых вод. Большая часть фауны представлена видами, населяющими реки Сибири, Коякского нагорья, побережья Охотского моря с восточноПалеарктическими (12 видов), а также с транспалеарктическими (2) и голарктическими (3) ареалами. Кроме того, в состав фауны входят берингийские виды *Capnia nearctica*, *Podmosta weberi*, *Mesocapnia gorodkovi*, *Triznakia diversa*. Последний из них обладает дизъюнктивным амфибаптическим ареалом, прерванным в районе Берингийского моста от Аляски до Калифорнии и от Камчатки до Охотии.

Учитывая относительно низкий уровень сходства фаун северных и южных о-вов Курильского архипелага, а также находки условного эндемика Камчатки (*Capnia levanidovae*) на о. Онекотан, и 2 берингийских видов (*Podmosta weberi* и *Mesocapnia gorodkovi*) в водотоках Парамушира, северные Курильские о-ва (Шумшу, Парамушир и Онекотан) включены в состав Камчатского района. В целом, фауна веснянок северных Курил рассматривается как дериват обеднённой камчатской фауны, которая в свою очередь характеризуется как производная древней ангарской и берингийской фаун веснянок [Леванидова, 1982; Teslenko, Minakawa, 2001]. Очевидно, основным источником колонизации северных Курильских о-вов была Камчатка, которая соединялась с Парамуширом и Шумшу около 9–10 тыс. лет назад. Островов Онекотан связи с континентальной сушей не имел, хотя находки веснянок *Capnia levanidovae* и *Skwala pusilla* стали косвенным подтверждением возможности такой связи.

7. Охотский район ограничен территорией материального побережья Охотского моря к югу от р. Гижига до устья р. Урак (рис. 2). Он объединяет Североохотский ихтиологический район, где наряду с сибирскими видами, найден амурский эндемик *Huso dauricus* (Georgi, 1775), и Центральный охотский район, отличающийся самой разнообразной и богатой фауной на охотоморском побережье. Число видов 29, эндемик — 1. Малакофауна северного Приохотья по присутствию охотских, охото-камчатских и мегаберингийских видов, а также эндемиков не только видового, но и подродового ранга более южного происхождения, входит в состав Пенжинской,

Тайской и Охотской провинций [Kruglov, Starobogatov, 1993].

Детальное изучение фауны веснянок проведено автором по качественным, количественным и дрифтовым материалам, собранным в басс. р. Тауй и на её притоках — реках Кава, Челомджа, Омылен, Бургали и Молдот [Арефина и др., 2003], а также в реках Охота, Кухтуй, Малый Марекан, Булгинка. Видовой список веснянок района (табл. 1) по сравнению с имеющимися литературными данными [Леванидова, 1982; Засыпкина и др., 1996], расширен на 9 видов. Изменение фаунистического состава на уровне родов произошло в результате таксономического перемещения *Amphinemura quadribranchiata* в род *Zapada* [Zhiltzova, Teslenko, 2001]. Fauna веснянок Охотского района, расположенного в непосредственной близости от басс. р. Колыма, отличается относительно высоким разнообразием — выявлено 48 видов 23 родов и 7 семейств (табл. 1). Доминируют веснянки из семейств Perlodidae — 15 видов; Capniidae — 13 и Chloroperlidae — 11 видов. Остальные семейства включают от 1 до 4 видов. Ядро фауны составляют широко распространённые виды с восточноПалеарктическим (61 %) и с транспалеарктическим (8 %) типами ареалов. В голарктической группе отмечено максимальное количество циркумполярных видов — 5, что составило 11 %; амфиберингийских — 1 (2 %), амфибаптических — 3 (7 %). Эндемичный вид — *Capnia kurnakovi*. Для западноберингийского вида *M. gorodkovi* границы ареала расширены до р. Кухтуй.

Отличительной чертой фауны Охотского района является присутствие веснянок юго-восточного генезиса — *Megarcys pseudochracea* (р. Охота), *Isoperla maculata* и *Perlomyia martynovi* (р. Ола) [Засыпкина, 1996], обитающих, в основном, в водотоках юга ДВР. В Охотском районе проходит северная граница их распространения. Сравнительно высокое видовое разнообразие гидробионтов в данном биогеографическом выделе связано, по-видимому, с палеоклиматическими условиями водотоков Тайской депрессии, которая на протяжении ледникового периода была свободна от полупокровного оледенения и выступала в качестве рефугиума пресноводной фауны [Черешнев, 1998].

8. Южноохотский район простирается от устья р. Урак на северо-востоке до басс. р. Уда на юго-западе, занимая территорию Западного Приохотья и хр. Джугдужур (рис. 2). Ихтиофауна Южноохотского района изучена крайне слабо. Указано отсутствие сиговых рыб, редкая встречаемость валька, малое число видов карповых и типично пресноводных рыб [Черешнев, 1998].

Список веснянок Южноохотского района насчитывает 27 таксонов (табл. 1). Впервые для западного Приохотья нами отмечены веснянки *P. reticulata* (сем. Pteronarcyidae), *K. exilis* (сем. Perlidae), *A. borealis* (сем. Nemouridae), *L. fusca* (сем. Leuctridae). Преобладают виды с восточноПалеарктическим (16) и транспалеарктическим типом ареала — 3. Голарктическая группа представлена 2 видами с амфибаптическим и амфиберингийским ареалами. Западноберингийский вид — 1. Веснянки юго-восточного генезиса представлены тем же видом, что и в Охотском районе — *Megarcys pseudochracea*. По-видимому, ареал данного вида более соответствует притихоокеанскому типу.

9. Шантарский район ограничен южным макросклоном Станового хр., северным подножием хр. Джагды и Турана, занимает территорию басс. рек Уды, Тугура и Шантарские о-ва (рис. 2). Ихтиофауна Шантарского района

резко отличается от таковой северо-востока ДВР и представляет собой обеднённую амурскую фауну [Черешнев, 1998]. Таксономические исследования моллюсков в басс. р. Уда выявили смешение амурской и сибирской фаун, с преобладанием последней. Правомочность выделения Удской малакологической провинции подтверждает эндемичный для басс. р. Уда вид из рода *Cincinnia*. Кроме того, на территории Шантарского района малакологами по своеобразию фауны обособлены также Тугурская и Орельская провинции [Старобогатов, 1986].

Результаты обработки материала, собранного в басс. р. Уда и её притоках, Неранка, Мая, Уля, Верхняя Эльга, а также в реках Тыл и Тыликачан, впадающих в Удскую губу, представлены впервые. В водотоках района отмечено 22 вида, эндемичных таксонов не обнаружено. В целом, фауна веснянок обеднена и близка к фауне Южно-окhotsкого района. Преобладают виды с широкими восточнопалеарктическими ареалами (табл. 1). Вместе с тем, отмечено присутствие веснянок *Protoneura* sp., проникших в водотоки района из басс. Нижнего Амура.

10. Верхнезейский район ограничен притоками верхнего течения р. Зеи и реками, стекающими с хр. Тукурингра и Соктахан в Зейское вдхр. (Гилой, Тукурингра, Малая и Большая Эракингра, Суходол, Широковская, Мотовая, Гармакан, Ижак, Пальпага, Сирик, Десс, Киряк), водотоками Верхне-Зейской равнины, а также притоками р. Селемджи в пределах Амуро-Зейской равнины и Селемджинского хр. (рис. 2). Верховья басс. р. Зеи, расположенные в древней Зейской котловине, по составу и генезису малакофауны выделены в отдельную Верхнезейскую провинцию [Старобогатов, 1982].

В составе плекоптерофауны района зарегистрировано 39 видов из 23 родов и 8 семейств (табл. 1). Единственный эндемик — *Capnia potikhiae*, представлен локальной популяцией в Центральном Сихотэ-Алине, имеет палеарктический материковый тип ареала. Кроме *C. potikhiae* отмечены и другие холодолюбивые палеарктические таксоны: *N. nigrodentata*, *M. pseudochracea* и *Protoneura* sp. В целом, преобладают восточнопалеарктические виды. Причём, некоторые из них обитают в крупных сибирских реках и ранее не были указаны для северо-востока ДВР. К ним относятся: *Agnetina extrema*, *Claassenia brachyptera*, *Paragnetina flavotincta* (сем. Perlidae); *Isoperla lunigera*, *Kazsabia nigricauda* (сем. Perlodidae). Примечательна находка транспалеарктического вида *Capnia zaicevi*, впервые указанного для ДВР и известного прежде из водотоков арктической зоны Кольского п-ова, архипелага Новая Земля, Полярного Урала, Гыданского п-ова, п-ова Таймыр и Новосибирских о-вов [Жильцова, 2003]. Вероятно, басс. р. Гилой является для *C. zaicevi* южным пределом распространения.

11. Амуро-Зейский район занимает территорию Амуро-Зейской равнины, от Амура до предгорий Тукурингра-Джагды, охватывает Зейско-Буреинскую равнину, басс. р. Зея до правого притока Уркан включительно. На западе район ограничен отрогами Джелтулинского Становика, с востока — басс. р. Томь (левого притока Зеи), предгорьями Турана, на юге — басс. Амура (рис. 2). Амуро-Зейскому району, выделенному по составу и распространению фауны веснянок, нет аналогов в ихтиологической схеме, северная граница данного района только в первом приближении соотносится с таковой в малакологической Аргунь-Зейской провинции [Kruglov, Starobogatov, 1993].

В обследованных водотоках зарегистрировано 30 видов из 20 родов и 7 семейств (табл. 1). Список веснянок

увеличен почти в два раза. В целом, преобладают восточнопалеарктические виды, многие из них встречены в среднем и нижнем течении крупных рек. Кроме них — 4 вида с транспалеарктическим типом ареала. Голарктическая группа состоит также из 4 видов. Количество палеарктических видов юго-восточного происхождения увеличилось до 6, среди них *Kogotus tiunovi* относится к эндемикам юга ДВР. Конфигурация ареалов палеарктических веснянок ограничена нижним течением р. Зея и её притоков, в верховых из-за присутствия островной мерзлоты они, как правило, не встречаются. Веснянки с берингийскими ареалами отсутствуют.

12. Нижнеамурский район охватывает территорию нижнего Приамурья: от г. Комсомольск-на-Амуре до м. То, по побережью пр. Невельского, Амурского лимана, Сахалинского залива, междуречье Амура и нижнего течения Амгуни (рис. 2). Аналогов Нижнеамурскому району в ихтиологическом и малакологическом районировании нет.

До начала исследований видовой состав веснянок Нижнего Амура насчитывал 13 видов [Леванидов, 1969; Жильцова, Леванидова, 1984]. Дальнейшее обследование водотоков позволило расширить список почти в три раза. В структуру фауны входят 51 вид из 29 родов 8 семейств (табл. 1), что значительно превышает количество видов в Верхнезейском, Амуро-Зейском и Буреинском районах. Эндемичных видов нет. Богаче других представлено сем. Perlodidae (16 видов), затем следуют семейства Chloroperlidae (10) и Nemouridae (8), Capniidae и Leuctridae (по 5), наименее разнообразны представители сем. Perlidae и сем. Taeniopterygidae (по 2 вида); сем. Pteronarcidae представлено полностью (2 видами). Получены новые данные по распространению палеарктических видов: *Nemoura papilla*, *Stavsolus manchuricus*, северная граница ареалов которых достигает водотоков Нижнего Амура. В фауне района преобладают веснянки с восточнопалеарктическим типом ареала (53 %). На втором месте по значимости стоят виды с палеарктическими ареалами (23 %). Количество транспалеарктических веснянок не превышает 12 %, голарктическая группа видов с циркумполярными и амфиапаразитическими ареалами составляет 8 %, притихоокеанских видов — 4 %.

13. Северосахалинский район. К началу наших исследований фауна веснянок о. Сахалин была относительно хорошо изучена лишь в южной части острова [Klapalek, 1908, 1912, 1921; Matsumura 1911; Navas, 1912; Жильцова, 1975, 1979, 1979а, 1982, 1999; Жильцова, Леванидова, 1978; Жильцова и др., 1975]. Новые сведения по распространению веснянок в водотоках центрального, северного, а также южного Сахалина были получены автором в 2001–2003 гг., в экспедициях Международного сахалинского проекта. Список увеличен на 9 видов. Впервые для фауны о. Сахалин были указаны: *Stavsolus ainu*, *Isoperla eximia*, *Kazsabia nigricauda*, *Uaperla orientalis*, *Alloperla rostellata*, *Siuwallia kerzhneri*, *Taeniopteryx nebulosa*, *Nemoura arctica* и *N. uenoii* [Тесленко, 2004]. В настоящее время с о. Сахалин известно 50 видов из 27 родов и 8 семейств (табл. 1) [Жильцова, 1999; Тесленко, 2004]. Отличительной чертой таксономической структуры островной фауны является преобладание представителей сем. Nemouridae (15 видов), далее следует сем. Perlodidae (9 видов), остальные семейства располагаются в следующем порядке: Chloroperlidae — 8; Capniidae и Leuctridae — по 6 видов; Perlidae — 3; Taeniopterygidae — 2 и Pteronarcidae — 1 вид. Домини-

рование немурид отмечено также при изучении фауны Южных Курильских о-вов [Тесленко, 2002], в отличие от материковой фауны, где в структуре преобладали веснянки сем. Perlodidae.

Анализ сходства видового состава веснянок в водотоках о. Сахалин осуществлен на основе деления его территории на 8 зон, соответствующих 1° с. ш. Показано отличие плекоптерофауны северной части о-ва до 52° с. ш. от его центральной и южной частей [Тесленко, 2005]. Количество видов в Северосахалинском районе — 20, меньше, чем в Тымь-Поронайском и Южносахалинском районах (табл. 1). Единственный эндемик о. Сахалин — *Suwallia sachalina*, найден в зоне 52° с.ш. В структуре фауны присутствуют палеарктические островные сахалино-курило-японские виды *Stavsolus ainu*, *N. sachalinensis* и палеарктические материково-островные — *Nemoura longicercia*, *Pteronarcys sachalina*, *Protonemura ermolenkoi*, распространённые почти на всей территории о-ва. В целом их количество не превышает 30 % от общего числа видов, зарегистрированных в водотоках района. Преобладают веснянки с восточнопалеарктическим типом ареала (62 %), широко представленные в басс. р. Амур, что указывает на принадлежность в прошлом северосахалинских рек этой речной системе. Транспалеарктических видов всего 2 (10 %).

14. Североприморский район охватывает водотоки северной периферии хр. Сихотэ-Алинь, более пониженной по сравнению с его центральной частью, от басс. р. Тумнин на севере до р. Кема на юге. Северо-западная граница соприкасается с Нижнеамурским районом, западная — со Среднеамурской низменностью, южная проходит по р. Кема (рис. 2). Биogeографическая обособленность северного Сихотэ-Алиня подтверждена ихтиологами, выделившими прибрежную территорию Японского моря от пр. Невельского до р. Киевка в Североприморский район [Таранец, 1938; Парпурा, 1989; Черешнев, 1998]. Последние исследования фауны пресноводных моллюсков [Прозорова, 2001] и новые данные по распространению пресноводных рыб [Sed'ko, 2001], позволили обобщить Североприморский, Центральноприморский и Тумнинский районы (провинции).

Состав фауны веснянок и их распространение в пределах выделенного Североприморского района в настоящее время не даёт веских оснований для выделения на его территории дополнительного выдела, который бы соответствовал Тумнинскому району (провинции) в малакологическом и ихтиологическом районировании. Анализ фауны веснянок ритрона проведён по материалам, собранным в верхнем течении р. Тумнин от кл. Ущельный до пос. Тулучи с притоками Чичимар, Тунь, Безымянная, Мули, ключами Василий, Слюдянкой, Асекта, Добрый, Шумная; в нижнем течении р. Чистоводной; в р. Ботчи и её притоках Мульпа и Иха; в реках Самарга и Единка. В обследованных водотоках зарегистрировано 44 вида из 25 родов и 8 семейств (табл. 1). Обособленность Североприморского района от Нижне- и Среднеамурского, Уссурийского и Центральноприморского характеризуется обеднением плекоптерофауны. Эндемичных видов нет. Веснянки сем. Perlidae представлены всего 1 широко распространённым видом *Kamimuria exilis*. Для палеарктических видов *Isoperla flavescentia*, *I. pseudornata*, *Suwallia asiatica* по водотокам района проходит северная граница их ареалов. По-прежнему в фауне преобладают восточные палеаркты (41 %). Веснянки с палеарктическими ареалами занимают подчинённое положение (27 %). Притихоокеанских видов 17 %. Голарктические

виды с циркумполярным, амфиберингийским и амфиапа-цифическим ареалами в сумме не превышают 9 %, а транспалеарктические 7 %. Западноберингийских видов не обнаружено.

15. Буреинский район занимает территорию Буреинского нагорья, Малого Хингана, Сугарского и Помпееевского хр. и Архаринского плато. С запада район ограничен Зейско-Буреинской равниной, с востока — Среднеамурской низменностью, сменяющейся к северу Тугурской депрессией, южную границу образует долина Амура. Главные реки района — Бурея и Амгунь, долины которых образованы в одной системе разрывных структур, но текут они в противоположном направлении (рис. 2). Буреинский район выделен по составу и распространению веснянок. В малакологической схеме районирования басс. р. Бурея и верховья р. Амгуни входят в составы разных Аргунь-Зейской и Амгуньской провинций. В ихтиологической схеме аналогов нет.

Видовой список веснянок в среднем течении р. Бурея от устья р. Ниман до устья р. Туюн (с притоками Нимакан, Малый Ерик, Ургал, Чегдомын, Солони, Дубликан и Ягдынья) расширен с 6 [Макарченко и др., 1999] до 33 видов из 24 родов и 8 семейств [Тесленко, 2005]. Наиболее разнообразно представлены семейства Perlodidae (10 видов) и Chloroperlidae (8 видов), в других семействах — от 5 до 2 видов.

Общий список Буреинского района дополнен восточнопалеарктическим видом *Isoperla asiatica*, обитающим в гипоритрали лососевых рек юга ДВР. Ареал *I. asiatica* за пределами дальневосточного региона проходит по водотокам Забайкалья, Восточного Саяна и Монголии. Подобное распространение — от верхнего течения р. Амгунь до Монголии имеет другой восточнопалеарктический вид *Alloperla joosti*, довольно редко встречающийся в реках юга ДВР.

Ранее в водотоках Хинганского заповедника (Урил, Мутная, Грязная, Хинган), формирующих систему левобережных притоков среднего течения р. Амур, были отмечены *Capnia rara* и *Capniella nodosa*, а также *Paracapnia* sp. и циркумполярный вид *Nemoura arctica* [Тесленко, 1992]. В басс. р. Хинган и верхнем течении р. Амгунь найден палеарктический вид *Pteronarcys sachalina* из сем. Pteronarcyidae. По-видимому, западная граница распространения *P. sachalina*, проходит по рубежу зоны широколиственных лесов района.

Находки *Stavsolus manchuricus*, *Neoperla ussurica*, *Haploperla maritima*, *Sweltsa illiesi*, *Suwallia asiatica*, *Acroneuria unimaculata* в басс. р. Бурея, Архара, Хинган и Бира существенно расширили представления о распространении этих палеарктических видов. Ареал *A. unimaculata*, эндемика юга ДВР, до последнего времени был ограничен реками Восточно-Маньчжурских гор и Приханайской низменности. Распространение остальных четырёх видов находилось в пределах Южного Приморья, хр. Сихотэ-Алинь и Нижнего Амура.

Таким образом, список веснянок водотоков Буреинского района включает 54 таксона из 28 родов и 8 семейств. Эндемичных видов 2 — *Acroneuria unimaculata* и *Kogotus tiunovi*, оба имеют палеарктический тип ареала. Преобладают веснянки с восточнопалеарктическими ареалами (57 %). Число палеарктических таксонов увеличилось до 14, что оценивается в 26 %. Веснянки с транспалеарктическими ареалами составляют 9 %, голарктическая группа, в которой только один берингийский вид, немногочисленна — отмечено 4 вида, что составило 8 % от общего количества веснянок.

16. Среднеамурский район занимает территорию одноимённой равнины до г. Комсомольск-на-Амуре. С северо-запада район ограничен отрогами Буреинского нагорья, с юго-востока — хр. Сихотэ-Алинь, его северо-восточная граница соприкасается с Нижнеамурским районом. Южная половина Среднеамурской низменности находится на территории КНР (в пределах Сунгарийского Приамурья, где она называется равниной Трёхречья-Саньцзян) (рис. 2).

Изучение фауны веснянок проведено в водотоках Большехехцирского заповедника в нижнем течении р. Уссури и многочисленных и типологически разнообразных притоках среднего течения р. Амур. В настоящее время список Среднеамурского района включает 59 видов из 35 родов и 8 семейств (табл. 1). Впервые для Среднего Амура указаны 27 таксонов. Увеличение видового разнообразия фауны происходит за счёт веснянок сем. Perlidae и Perlodidae. Большинство из них предпочитают переходную зону ритрали в потамаль.

По-прежнему преобладают веснянки с восточно-палеарктическими ареалами, они составляют около 51 %. Транспалеарктических видов больше, чем в каком либо другом районе — 7 (12 %); циркумполярных — 3 (5 %), с амфиапафическими распространением обнаружен всего 1 вид (2 %). Количество видов с палеарктическими ареалами увеличилось до 17 (29 %): по водотокам Среднего Амура проходит северная граница распространения *Isoperla ornata*, *Oyamia nigribasis*, *Amphinemura coreana*, *Nemoura manchuriana*, *Paracapnia khorensis*, ареалы которых простираются на юг в Северо-Восточный Китай и Корею.

17. Уссурийский район занимает территорию басс. р. Уссури и её основных притоков (Большая Уссурка, Бикин, Хор), стекающих с западного склона хр. Сихотэ-Алинь. Южная граница района проходит по водоразделу рек Артёмовка и Раковка, северная захватывает верхнее течение басс. р. Хор, западная соприкасается со Среднеамурским, восточная — с Северо- и Центрально-приморским районами (рис. 2). Району в определённой степени соответствует Уссурийская малакологическая провинция, включающая басс. оз. Ханка [Kruglov, Starobogatov, 1993]. Следует отметить, что басс. оз. Ханка и р. Раздольная по составу и распространению плекоптерофауны обособлен в Ханкайский район.

Изучение фауны веснянок бассейна р. Уссури начато автором в 1989 г. В это время список включал 45 видов из 24 родов из 8 семейств [Леванидова, 1982]. По результатам исследований [Тесленко, 1995; Тиунова и др., 1997], число зарегистрированных видов достигло 79 из 37 родов и 8 семейств (табл. 1). Количество эндемиков — 6 (*Capnia potikhina*, *Kogotus tiunovi*, *Strophopteryx rickeri*, *Sweltsa lepnevae*, *Perlomyia levanidovae*, *P. martynovi*). Все они имеют палеарктический тип ареала. Наиболее представительны семейства Perlodidae (25 видов), Chloroperlidae (13) и Nemouridae (12 видов). В данном районе сосредоточена самая разнообразная на юге ДВР фауна веснянок за счёт широкого спектра экологических условий и многообразия стаций и биотопов в горных водотоках. В верховьях Большой Уссурки найден западноберингийский тундровый вид *Mesocapnia gorodkovi*, а в её притоке, р. Обильной — амфиапафический *Eucapnopsis brevicauda*. Южнее басс. Уссури не встречены *Megarcys magnilobus*, *Isoperla lunigera*, *Claassenia brachyptera*, *Isoperla obscura* и *Capnia rugmaea*, широко распространённые в водотоках северных районов ДВР и Сибири, причём, популяции *C. rugmaea* в басс. р. Хор

немногочисленны. Соотношение числа видов с восточно-палеарктическими (39 %) и с палеарктическими (35 %) ареалами заметно выравнивается, хотя восточные палеаркты по-прежнему преобладают в структуре фауны. Веснянки с циркумполярными и амфиапафическими типами ареалов в общей сложности составляют 7 % от общего количества видов, с притихоокеанским и транспалеарктическим ареалами — по 9 %, соответственно.

18. Центрально-приморский район охватывает восточную часть Сихотэ-Алиня, от р. Кема на севере до р. Киевка на юге (рис. 2) и соответствует одноимённому району в ихтиологической и малакологической схемах районирования.

Плекоптерофауна богаче, чем в водотоках Северо-приморского района. Наиболее изученные в фаунистическом отношении реки Рудная [Тесленко, 1987], Серебрянка и Джигитовка, протекающие по территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника [Потиха, Жильцова, 1996, 2001, 2005]. На территории заповедника отмечено 59 видов из 29 родов и 8 семейств (табл. 1). Список веснянок верхнего течения р. Рудной отличается меньшим видовым разнообразием, хотя представлен сходным комплексом видов, характерным для ритрали лососёвых рек юга ДВР. Таксономический состав других обследованных водотоков дополняет общий список фауны веснянок лишь 4 видами: из них *Isoperla lunigera* и *I. kozlovi* предпочитают равнинные, хорошо прогреваемые участки нижнего течения горных и предгорных водотоков. Такие участки на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня выражены в меньшей степени, поскольку реки имеют более крутой продольный профиль, русла часто порожисты и глубоко врезаны в коренные породы. Усиление эрозии рек восточного склона хр. Сихотэ-Алинь происходило в результате четвертичных поднятий, что привело к образованию ряда перехватов ими рек басс. Уссури. Такие перехваты отмечены в верховьях рек Павловка — Зеркальная, Милоградовка — Уссури, Бикин — Единка, Таёжная — Большая Уссурка [Гашенин, 1972], что, несомненно, способствовало обогащению фауны этих водотоков.

В районе выявлено 62 вида веснянок из 30 родов и 8 семейств (табл. 1). Эндемиков — 4 (*Capniella ghilarovi*, *Paracapnia sikhoteensis*, *P. leisteri*, *Perlomyia levanidovae*). Количество видов с палеарктическими ареалами увеличилось до 35 %, доминируют восточно-палеарктические (40 %). Заметно присутствие веснянок с притихоокеанским типом ареала (11 %); транспалеарктические и циркумполярные виды составляют по 5 %; амфиапафические и амфиберингийские немногочисленны (по 2 %).

Для циркумполярного boreально-альпийского вида *Arcynopteryx compacta*; восточно-палеарктических *Capnia aligera*, *Isoperla eximia*, *Megarcys magnilobus*, западноберингийского арктоальпийского *Suwallia talalajensis* и амфиберингийского *Capnia nearctica* по водотокам района проходит южная граница их ареалов. Напротив, для палеарктических веснянок *Isoperla flavescens*, *I. ornata*, *Suwallia asiatica*, *Perlomyia levanidovae*, *P. smithae*, *Nemoura despinosa* и *N. geei* по восточной периферии хр. Сихотэ-Алинь проходит граница их распространения на север. Кроме того, именно в водотоках Сихотэ-Алинского заповедника отмечена локальная популяция массового ранневесеннего вида *Paracapnia sikhoteensis*, вторая немногочисленная популяция этого вида зарегистрирована в р. Фроловка (Южный Сихотэ-Алинь).

19. Южноприморский район занимает территорию южной части хр. Сихотэ-Алинь и побережье залива Петра

Великого. Граница района на западе соприкасается с Приханкайской низменностью, на севере проходит по главному водораздельному гребню, отделяющему басс. р. Уссури от басс. рек Артёмовки, Партизанской и Киевки, сток которых направлен на юг в Японское море (рис. 2). Южнoprиморский ихтиологический район ограничивает территорию юго-восточного побережья Приморья от бухты Ольга, включая реки залива Петра Великого и р. Туманная (Тумыньцзян). В малакологической схеме Южнoprиморскому району в определённой степени соответствует северная часть Комаровской провинции [Kruglov, Starobogatov, 1993].

Исследования плекоптерофауны проведены в басс. рек Партизанской [Levanidova et al., 1988], Артёмовки (р. Суворовка, Кривая), Киевки, (р. Перекатная, Лазовка, Черная), Суходол, Литовка, а также в окрестностях г. Владивосток (р. Чумакова, Чёрная, Седанка). Результаты этих исследований позволили вдвое увеличить список таксонов. В настоящее время он включает 66 видов из 30 родов и 8 семейств (табл. 1).

Основанием для выделения Южнoprиморского района в указанных границах по составу и распространению плекоптерофауны явилось доминирование палеархеарктических видов (47 %). Веснянки с восточнопалеарктическими и притихоокеанскими ареалами составляют 35 и 9 % от общего количества. Большим числом (5) видов представлена голарктическая группа, что, в общем, не превышает 9 %, транспалеарктических видов почти половину меньше (5 %). Количество эндемиков увеличивается до 8 (*Strophopteryx rickeri*, *Capniella ghilarovi*, *Nemoura ussuriensis*, *Paracapnia sikhoteensis*, *Perlomyia levanidovae*, *P. martynovi*, *Kamimuria lyubaretzi*, *Sweltsa lepnevae*), все они юго-восточного происхождения и имеют палеархеарктический тип ареала.

Многообразие условий обитания в горных и предгорных водотоках широкого температурного диапазона, от умеренно холодноводных до тепловодных с летними температурами воды до 25 °C, благоприятствует сохранению здесь в большей степени ранее широко распространённой теплолюбивой и умеренно теплолюбивой третичной фауны [Леванидова, 1982]. По водотокам Южнoprиморского района проходит северная граница распространения палеархеарктического вида *Amphinemura steinmanni*, а распространение *Nemoura ussuricensis* ограничено Южнoprиморским и Ханкайским районами. Некоторые восточнопалеарктические виды *Capnia bargusinica* и *C. lepnevae* за пределами района на территории юга ДВР не обнаружены.

20. Ханкайский район занимает Приханкайскую равнину, в центральной части которой расположен крупнейший пресноводный водоём юга ДВР — оз. Ханка (рис. 2). С севера в пределах юга ДВР район ограничен отрогами Восточно-Маньчжурских гор (хр. Пограничный), с востока — низкогорьем Синего хр. (Сихотэ-Алинь) и примыкает к Уссурийскому и Южнoprиморскому зоогеографическим районам, северо-западная граница находится на территории КНР, южная проходит по побережью залива Петра Великого. По-видимому, в состав Ханкайского района должна также входить северная часть оз. Ханка и верховья р. Раздольная. Данный район входит в состав Амурского и Южнoprиморского ихтиологических районов [Черешнев, 1998]. Ихтиофауна басс. оз. Ханка включает 74 вида 58 родов 18 семейств 8 отрядов, что составляет 72 % от общего числа видов, обитающих в басс. Амура и около 1/4 всех пресноводных рыб России. Озеро Ханка, р. Сунгари и Уссури

выделяются из Нижнеамурского округа по эндемичным южноамурским и китайским видам, отсутствующим в других частях Амура, и количеству южных форм, доля которых составляет 63 % [Богутская, Насека, 1996].

Малакофауна оз. Ханка весьма разнообразна. Она представлена 84 видами из 28 родов и 15 семейств без учёта представителей сем. Euglesidae [Прозорова, 2000]. Эндемичные таксоны для озера отсутствуют, что, по мнению автора, объясняется тесными настоящими и прошлыми связями Ханки с басс. р. Уссури, поэтому басс. оз. Ханка входит в состав Уссурийской малакологической провинции, а южные водотоки бассейна — в Комаровскую малакологическую провинцию [Kruglov, Starobogatov, 1993].

В настоящее время в водотоках Ханкайского зоогеографического района зарегистрировано 66 видов 33 родов и 8 семейств (табл. 1). По разнообразию виды с палеархеарктическими ареалами преобладают над видами с восточнопалеарктическими и притихоокеанскими включительно (47 % против 44 %, соответственно). Веснянки с транспалеарктическими ареалами составляют 6 %. В голарктическую группу входит по 1 виду с циркумполярным и амфиапатическим ареалами, что, в общем, соответствует 3 %. Эндемичных видов — 8 (*Kogotus tiunovi*, *Acroneuria unimaculata*, *Kamimuria lyubarezi*, *Alloperla* sp. nov., *Nemoura ussuricensis*, *Perlomyia levandovae*, *P. martynovi*, *Sweltsa lepnevae*). Среди них *Alloperla* sp. nov., *A. kurentzovi*, *N. ussuricensis*, *K. lyubarezi*, *K. tiunovi*, *A. unimaculata* представлены малочисленными популяциями.

Отличительной чертой Ханкайского района является типологическая однородность водотоков, дренирующих одноимённую низменность. Все они предгорные, умеренно-тепловодные, температура воды в самый жаркий месяц может достигать 30 °C в зоне перехода ритрали в потамаль. Поэтому присутствие в них видов, характерных для равнинных рек, закономерно: это теплолюбивые веснянки юго-восточного генезиса (*Kogotus tiunovi*, *Acroneuria unimaculata*, *Neoperla ussurica*, *Oyamia nigribasis*), а также некоторые сибирские виды, способные обитать в широком диапазоне экологических условий (*Taeniopteryx nebulosa*, *Isoperla kozlovi*, *Kaszabia nigricauda*, *Paragnetina flavotincta*, *Suwallia teleckojensis*). Многие из них отсутствуют в малых лососевых реках Восточно-Маньчжурского района (*Taeniopteryx nebulosa*, *Isoperla kozlovi*, *Kaszabia nigricauda*, *Kogotus tiunovi*, *Neoperla ussurica*, *Paragnetina flavotincta*, *Suwallia teleckojensis*).

Сравнение фауны веснянок в водотоках Ханкайского района и Северо-Восточного Китая показало, что в составе плекоптерофауны последнего общими с Ханкайским зоогеографическим районом являются не менее 15 видов, 16 родов и 8 семейств [Тесленко, 2006]. С своеобразным составом плекоптерофауны Ханкайского района с преобладанием палеархеарктических видов отражает тесные связи водотоков басс. оз. Ханка, р. Амур и рек Северо-Восточного Китая. По палеогеографическим данным в плиоцене водосборный басс. речной системы, дренировавшей Уссури-Ханкайскую впадину, включал реки Мулинхэ, Уссури, Раздольную, Наолихе [Короткий, Никонова, 1965; Худяков и др., 1972] и принадлежал басс. палео-Амура. Речная система, существовавшая на месте оз. Ханка, имела непосредственную связь с басс. рек палео-Раздольной и палео-Хуанхэ через её притоки р. Ляохэ и р. Сунгари. Именно такая связь могла обеспечить расселение сино-индийских видов

в водотоки басс. р. Амур и юга Приморского края. Сам озёрный водоём возник в середине плейстоцена, в период становления его конфигурация претерпевала значительные изменения, связанные с существенной перестройкой речной сети и изменениями направления стока [Короткий и др., 1982]. По данным Ганешина [1972], на определённом этапе формирования озера р. Раздольная прекратила сток на юг, а озёрный водоём, существовавший в долине, имел связи с верховьями р. Уссури. Последующее расчленение базальтового водораздела привело к восстановлению современного стока р. Раздольной. Процесс перестройки речной системы Ханкайской низменности сыграл важную роль в расселении фауны юго-восточного происхождения в водотоки не только басс. оз. Ханка, но и в басс. рек Уссури и Амура.

21. Восточно-Маньчжурский район. Его граница (рис. 2) проходит по водоразделу Чёрных Гор (Восточно-Маньчжурские горы) от устья р. Раздольной до устья пограничной р. Туманная. За пределами России в его состав, вероятно, входит весь басс. р Туманная, находящийся на территории Китая и Кореи, и обособленный А.Я. Таранцом [1938] в район Тумень-улы (р. Туманная), при районировании Амурской переходной области на основе изучения пресноводной ихтиофауны. Границы района частично совпадают с пределами Комаровской макрологической провинции [Kruglov, Starobogatov, 1993].

В состав плекоптерофауны Восточно-Маньчжурского района на территории России входит 60 видов из 32 родов и 8 семейств (табл. 1). Отличительной чертой фауны является преобладание таксонов юго-восточного генезиса с палеархеарктическими ареалами (55 %), восточно-палеарктические виды составляют 35 %. Количество видов с циркумполярным и амфиапаразитическим, а также с транспалеарктическим типом ареала в сумме не превышает 10 %. Эндемичных видов — 9 (*Levanidovia mirabilis*, *Acroneuria unimaculata*, *Mesyatsia makartchenkoi*, *Strophopteryx rickeri*, *Alloperla kurentzovi*, *Capnia sidimiensis*, *Perlomyia kiritshenkoi*, *P. levanidovae*, *P. martynovi*). Большинство из них обитают исключительно в водотоках района и за его пределами не обнаружены, что подтверждает правомерность его выделения.

Из числа эндемиков особого внимания заслуживает занесённый в Красную книгу Приморского края малоизученный вид *M. makartchenkoi* [Тесленко, 2005], описанный по единичной находке в р. Нарва [Тесленко, Zhiltzova, 1992]. Имаго и зрелые личинки были найдены на снегу у галечного переката в середине марта. Разрушение биотопов типового места обитания, связанное со строительством новой автомобильной трассы, по-видимому, явилось основной причиной исчезновения этого вида.

В том же биотопе р. Нарва были найден древний вид *L. mirabilis* [Жильцова, Тесленко, 1989] с примитивным строением эпипрокта, также занесённый в Красную книгу Приморского края [Тесленко, 2005]. Малочисленная популяция этого вида отмечена в более южной р. Пойма. Вне России *L. mirabilis* зарегистрирован в реках Южной Кореи японским плекоптерологом Ш. Учидой (личное сообщение). Локальность распространения и невысокая общая численность обусловлены, по-видимому, тем, что вид обитает на периферии своего ареала. Также на периферии обитает *P. recta*, известный по единичной находке в р. Кедровая. Узколокальные ареалы характерны для *C. sidimiensis* (р. Нарва), *P. kiritshenkoi* (р. Виноградовка, р. Барабашевка), *S. rickeri* (р. Барабашевка, типовое местообитание). *Diura knowltoni* — очень редкий вид, отмечен в верховьях р. Барабашевка, имеет

дизьюктивный амфиапаразитический тип ареала, распространён мозаично вдоль побережья Тихого океана, в Северной Америке — от Юкона до Колорадо. *Acroneuria unimaculata* — единственный в фауне ДВР представитель азиатско-неарктического рода *Acroneuria*, включающего 15 неарктических и, по меньшей мере, 12 азиатских видов, описанных из Вьетнама, Бутана, Китая и Японии. Единичные экземпляры данного вида были собраны в реках Кедровая, Барабашевка, Комиссаровка, и в р. Кульдур (басс. р. Бира, басс. р. Амур, Буреинский район).

Ранее отмечалось, в пределах юга ДВР находится только часть Восточно-Маньчжурского района, поскольку Чёрные горы являются северными отрогами Восточно-Маньчжурской горной страны, расположенной на территории Северо-Восточного Китая и п-ова Корея. В связи с этим, присутствие общих видов веснянок в фауне юга ДВР и п-ова Корея не вызывает сомнений. По имеющимся литературным данным, фауна веснянок п-ова Корея включает 42 вида из 27 родов и 10 семейств [Kim et al., 1998; Ham, Bae, 2002; Jin, Bae, 2005]. Общими для корейских и российских водотоков данного зоogeографического района считаются 7 восточнопалеарктических видов (*Taenionema japonicum*, *Paraleuctra cercia*, *Megarcys ochracea*, *Alloperla rostellata*, *A. joosti*, *Kamimuria exilis*, *Paragnetina flavotincta*); 1 транспалеарктический (*Leuctra fusca*) и 1 амфиапаразитический (*Eucapnopsis brevicauda*) [Kim et al., 1998]. Кроме этого, имеется 9 общих видов с палеархеарктическими материковыми ареалами: *Amphinemura verrucosa*, *A. coreana*, *A. steinmanni*, *Nemoura manchuriana*, *Perlomyia mahunkai*, *Stavsolus manchuricus*, *Oyamia nigribasis*, *Sweltsa lepenvae*, *Isoperla flavescentia*. Выявлено, что *Pteronarcys macra* Ra, Baik et Cho, 1991 из Кореи является младшим синонимом *P. sachalina* Klapalek, 1908 [Zwick, Teslenko, 2001]. Ранее синонимы были установлены также для *Sweltsa colorata* Zhiltzova, Levanidova, 1978 [= *Sweltsa nikkoensis* (Okamoto, 1912)] и *Paracapnia recta* Zhiltzova, 1984 [= *Capnia kua* (Yoon et al., 1986)] [Kim et al., 1998], ареалы этих общих видов простираются от водотоков Сихотэ-Алиня до Корейского п-ова. В фауне Кореи присутствуют веснянки с палеархеарктическим материковово-островным типом ареала, указывающим на близкородственные связи материковой и островных фаун (о. Сахалин, Южные Курильские и Японские о-ва). Следует отметить находку *Nemoura jezoensis* в корейской провинции Канвондо. Ранее этот вид был зарегистрирован на Южных Курильских о-вах и о. Хоккайдо. Поскольку исследования корейских энтомологов доказали присутствие данного таксона на материке, ареал этого вида следует считать палеархеарктическим материковово-островным. Дополнительно в материалах, собранных в национальном парке «Чиаксан», впервые для фауны Кореи были отмечены палеархеарктические виды *Sweltsa illiesi* и *Perlomyia smithae*. Таким образом, с учётом *L. mirabilis*, число общих видов в водотоках Корейского п-ова и юга Приморского края достигает 25, что составляет около 60 % от общего количества видов веснянок п-ова Корея. На юге ДВР отсутствуют веснянки сем. *Peltoperlidae* и эндемичного для Кореи и Японии сем. *Scopuridae* [Uchida, Maruyama, 1987; Jin, Bae, 2005]. Представители сем. *Scopuridae* сосредоточены в водотоках северо-запада и юго-востока Кореи. Поэтому предполагаемая граница Восточно-Маньчжурского района до Вонсана выглядит обоснованной.

22. Тымь-Поронайский район расположен в пределах 49–51° с.ш., занимает территорию центральной части

о. Сахалин, от устья р. Тымь до устьев рек Углегорка и Поронай, т. е. охватывает басс. самых крупных сахалинских рек, протекающих в меридиональном направлении. В малокофууне Тымь-Поронайской провинции отмечено смешение таксонов амурского и японского происхождения при количественном преобладании последних [Прозорова, 2001]. Среди брюхоногих и двусторчатых моллюсков здесь присутствуют анивские, сахалино-хоккайдские, курило-хоккайдские, эндемичные виды.

Тымь-Поронайский район служит своеобразной переходной зоной между Северо- и Южносахалинским районами. Количество таксонов веснянок увеличилось до 30 (табл. 1), сахалинский эндемик *Suwallia sachalina* в пробах пока не найден. В структуре фауны преобладают широко распространённые виды с восточноалеарктическим типом ареала (рис. 4). Их количество по сравнению с Северосахалинским районом снизилось до 61 %. Отмечено незначительное увеличение до 30 % видов веснянок с палеарктическими ареалами, циркумполярные и транспалеарктические виды в сумме составляют 9 %.

23. Южносахалинский район объединяет водотоки, расположенные на юге о. Сахалин между 48 и 46° с.ш. (рис. 2). Пресноводная ихтиофауна района обеднена, особенно в отношении типично пресноводных рыб: из 5 лишь 2 —aborигенные виды. Общее количество видов 43, эндемичных подвидов 2 [Черешнев, 1998; Шедько и др., 2005]. В составе малокофууны района зарегистрированы виды японского происхождения из рода *Stenothysa* и эндемичный вид мелких гидробионид рода *Akioshia* [Богатов, Затравкин, 1990]. Правомочность выделения Южносахалинского района подтвержена также присутствием эндемичных видов ракообразных [Лабай, 1999].

Границы трёх биogeографических выделов о. Сахалин, на основании сходства видового состава веснянок, совпадают с тремя орнитогеографическими округами, обособленными по результатам изучения видового состава, конфигураций ареалов, географических и ландшафтных связей птиц [Нечаев, 2005]. Следует отметить, что в соответствии со схемой зоогеографического районирования ихтиофауны ДВР, о. Сахалин подразделяется на Северо- и Южносахалинский районы, иходит состав Амурской переходной области [Черешнев, 1998]. Более тесные связи обнаружены между фаунами рыб в водотоках западного побережья Сахалина и восточного побережья Приморья, поэтому оба побережья объединены в составе Североприморского района. С ихтиологическим районированием водоёмов о. Сахалин совпадает в общих чертах и малакологическое районирование за исключением последующей консолидации малакологических провинций в более крупные выделы [Прозорова, 2001].

В Южносахалинском районе отмечено самое большое количество видов веснянок — 44 из 50, зарегистрированных на о. Сахалин (табл. 1). Отсутствуют веснянки с восточноалеарктическими ареалами: *Arcynopteryx polaris*, *Agnetina brevipennis*, *Alloperla rostellata*, *Suwallia kerzhneri*, нет также транспалеарктических, обитающих в нижнем течении крупных рек (например, *Taeniopteryx nebulosa*) и предпочитающих холодноводные субальпийские водотоки циркумполярных видов (*Nemoura arctica*). На юге Сахалина таксоны с палеарктическими ареалами (48 %) незначительно преобладают над восточно-палеарктическими видами (43 %).

Некогда существовавшее единство континентальной и островных фаун косвенно подтверждают 5 материково-островных видов (*Protonemura ermolenkoi*, *Nemoura*

fulva, *N. geei*, *N. jezoensis* и *N. papilla*), распространение которых ограничено водотоками Сахалина, Южных Курил, Японии, Кореи, Китая, Приморья и юга Хабаровского края.

В качестве автохтонных видов, или островных эндемиков принято рассматривать веснянок, обитающих исключительно на островных территориях Сахалина, Японии и Южных Курил [Жильцова, 2003]. Логично предположить, что обмен островными фаунами сохранялся до изоляции Японских о-ов при открытии проливов Цусимского и Лаперуза 12–11 тыс. лет назад [Каррей, 1968; Fujii et al., 1971; Велижанин, 1976; Безверхний и др., 2002]. Из островных эндемов, 11 видов имеют сахалино-курило-японский тип ареала: *Amphinemura dentifera*, *Nemoura parafulva*, *N. transversospinosa*, *N. uenoii*, *N. sachalinensis*, *N. longicercia*, *Takagripopteryx nigra*, *T. imamurai*, *Stavsolus ainu*, *Gibosia okamotoi* и *Sweltsa insularis*. Веснянка *Perlomyia insularis* имеет сахалино-курильский ареал, *Paraleuctra gracilis* — сахалино-японский. Собственно сахалинских эндемиков, обитающих исключительно на Сахалине, как было отмечено выше, всего лишь два — *Suwallia sachalina* и *Nemoura matsutera*, причём присутствие последнего на острове не подтверждено находками со временем его описания в 1911 году. Слабый эндемизм фауны веснянок на уровне видов свидетельствует о сравнительно недавней изоляции Сахалина. Следует отметить, что в Южносахалинском районе присутствуют веснянки эндемичных для юга ДВР родов *Takagripopteryx* и *Gibosia*, известных также из водотоков островов Кунашир, Итуруп, Хоккайдо и некоторых Японских. Таким образом, ранг эндемизма Южносахалинского района следует считать более высоким.

24. Южнокурильский район охватывает территорию островов Малой Курильской гряды (Зелёный, Шикотан), южные Курильские о-ва (Кунашир, Итуруп) и северо-восток о. Хоккайдо (рис. 2). Ихтиофауна Курильского района сильно обеднена по сравнению с таковой прилегающих к нему территорий юга ДВР и о. Хоккайдо и не содержит эндемичных таксонов [Черешнев, 1998; Шедько, 2002]. Напротив, число видов пресноводных моллюсков на Южных Курилах за исключением о. Итуруп, который выделен в самостоятельную провинцию, более 70 [Прозорова и др., 2002]. Видовой состав фауны о-ов Кунашир, Шикотан, Хабомаи проявляет заметное родство с малакофууной северо-восточного Хоккайдо, в результате чего эти территории объединены в Курило-Хоккайдскую малакологическую провинцию.

К началу исследований автора на Курильских о-вах было зарегистрировано 36 видов веснянок из 17 родов и 6 семейств [Жильцова, Леванидова, 1984]. Большинство видов указывалось только с о. Кунашир, данные о составе фауны на других островах архипелага были неполными или отсутствовали. По результатам обработки материала, собранного на 30 островах и в 196 водотоках и водоёмах Курильской гряды в течение шестилетних экспедиций (1994–1999 гг.) Международного курильского проекта, общий список веснянок увеличен на 6 видов. Описан новый для науки вид *Stavsolus ainu* [Teslenko, Minakawa, 1999]. Впервые для фауны России отмечен *Nemoura uenoii*, ранее известный с о. Хоккайдо. Вид *Amphinemura quadribranchiata* перенесён в род *Zapada* Ricker 1952 [Zhiltzova, Teslenko, 2001] и исключён из списка фауны Курил, как ошибочно определённый [Жильцова, Леванидова, 1984].

Наиболее характерной чертой плекоптерофауны Южных Курильских о-ов является преобладание таксонов

сем. Nemouridae (4 рода, 17 видов). Далее следуют сем. Perlodidae (5 родов и 5 видов), Capniidae (4 и 7), Chloroperlidae (3 и 5), Leuctridae (2 и 4), Perlidae (2 и 2) и Taeniopterygidae (1 род и 1 вид) (табл. 1).

Новые данные по распространению веснянок были использованы для уточнения биogeографической схемы Курильского архипелага. На основании сходства видового состава [Тесленко, 2002] фауны о-ва Зелёный, Шикотан, Кунашир, Итуруп и Хоккайдо обособлены в Южно-курильский район, а Северные Курильские о-ва (Парамушир, Шумшу и Онекотан) отнесены к Камчатскому району (рис. 2). Плеокоптерофауна Южно-курильского района в целом близка к южносахалинской, отличается 2 эндемичными таксонами *Takagripopteryx zhuikovae* и *Capnia iturupiensis*, найденными лишь на южных о-вах Курильской гряды. Фауна Южно-курильского района представлена 38 видами (табл. 1), среди которых евразиатские, восточнопалеарктические и притихоокеанские составляют 5, 24 и 3 %, соответственно. Помимо материковой части ДВР, они обитают также на Сахалине и о. Хоккайдо. По-видимому, заселение о-вов Южно-курильского района происходило через сухопутные мосты, существовавшие в эпоху позднего вюрмского климатического минимума (около 18–15 тыс. лет назад), когда уровень моря опускался на 130 м, и большая часть современного шельфа была осушена. В это время Приморье, Сахалин, о-ва Малой Курильской гряды, Кунашир, Итуруп, Хоккайдо, другие Японские о-ва и п-ов Корея составляли единую территорию [Безверхний и др., 2002]. Не исключена возможность расселения boreальной фауны на Южные Курильские о-ва через о. Сахалин, поскольку он неоднократно входил в состав материка.

Большая часть видов веснянок (68 %) Южно-курильского района имеют палеарктический материково-островной либо палеарктический островной тип ареала. Материково-островные виды те же, что и на о. Сахалин (*Nemoura fulva*, *N. geei*, *N. jezoensis*, *N. papilla*, *Protonemoura ermolenkoi*, *Alloperla kurilensis*), за исключением *Pteronarcys sachalina*. Как уже отмечалось, их ареалы охватывают Северо-Восточный Китай, п-ов Корея, юг Хабаровского края, Приморье, юг Сахалина, Южные Курильские о-ва, о. Хоккайдо и другие о-ва Японского архипелага, что указывает на некогда существовавшее единство континентальной и островной фаун. Очевидно, расселение материково-островных видов на о-ва Кунашир и Итуруп было завершено при изоляции Южных Курил от материка и о-вов Малой Курильской гряды в конце вюрма (около 15–14 тыс. лет назад), с открытием проливов Цусимского и Лаперузова не позже конца плейстоцена.

Вторая наиболее специфичная группа видов с палеарктическими островными ареалами рассматривается в качестве островных эндемиков. Среди них выделяются виды: сахалино-курило-японские *Takagripopteryx nigra*, *Amphinemura dentifera*, *Nemoura parafulva*, *N. transversospinosa* и *N. ueoii*; сахалино-курило-хоккайдские *Stavsolus ainu*, *Gibosia okamotoi*, *Sweltsa insularis*, *Perlomyia insularis*, *Paraleuctra gracilis*, *Takagripopteryx imamurai*, *Nemoura kuwayamai*, *N. sachalinensis*; курило-японские *Kamimuria tibialis*, *Amphinemura decemseta*, *A. flavostigma* и *Protonemura curvata*. Последние из перечисленных отсутствуют на о. Сахалин, но обитают на о. Хоккайдо и других Японских о-вах. Самыми молодыми эндемиками, по-видимому, являются *Takagripopteryx zhuikovae* и *Capnia iturupiensis* с о-вов Кунашир и Итуруп, на ос-

тальных южных о-вах Курильской гряды они не зарегистрированы. Окончательное отделение о-вов Кунашир и Итуруп от Хоккайдо произошло сравнительно недавно, в голоцене (около 7,5 тыс. лет назад) [Велижанин, 1976; Безверхний и др., 2002].

Сходство фауны веснянок в зоогеографических выделах

Определение сходства фауны веснянок, представленной 139 видами в 174 водотоках 24 районов ДВР, произведено с помощью кластерного анализа, который выполнен по программе NTSYS (версия 1.40) [Rhoft, 1988]. В качестве меры сходства использован коэффициент Съёренсена [Legendre, Legendre, 1983]. Статистическая достоверность образования кластеров оценена посредством бутстреп-анализа с применением программы Free Tree [Pavlicek et al., 1999]. Оценка бутстреп-значений проведена в 1000 повторностях.

Локальные фаунистические комплексы веснянок образуют несколько кластеров (рис. 3), которые объединяются в четыре основных блока, отражающие консолидацию районов в более высокие зоогеографические выделы — округ и провинцию.

В первый блок кластеров (рис. 3) входит фауна водотоков Чаунского, Амгуэмского, Чукотского и Анадырского районов, расположенных в тундровой зоне. Их предложено выделить в Чукотско-Анадырский округ Берингийской провинции Берингийской переходной подобласти Палеарктики. Характерной чертой Берингийской подобласти является переходный характер фауны веснянок между Палеарктикой и Неарктикой. С одной стороны фауна характеризуется резким обеднением видового состава, представлена в основном тундровыми видами веснянок, с другой — сходством с однотипными водотоками тундровой зоны Западной Неарктики. В перечисленных районах Чукотско-Анадырского округа в настоящее время зарегистрирован 21 вид из 12 родов и 5 семейств. Из них 9 видов из 8 родов и 4 семейств являются общими с фауной северо-запада Северной Америки, включая Аляску, водотоки арктического побережья, а также реки Колвилл, Ноатак, Кускоквим и п-ова Сьюард. В составе фауны Чукотско-Анадырского округа преобладают холодолюбивые виды ангарского происхождения с восточнопалеарктическими ареалами (33 %) (рис. 4). Далее следуют голарктические (29 %), западноберингийские (24 %) и транспалеарктические (14 %) виды с высокой экологической пластичностью, способные обитать в условиях Крайнего Севера в лотических и лентических экосистемах. Веснянки берингийского происхождения представлены тремя эндемичными автохтонными видами с ареалами, ограниченными западным сектором Берингии, и двумя видами с более широким амфиберингийским распространением в Азии и на Аляске, в том числе и *Podmosta weberi* из эндемичного берингийского рода *Podmosta*, ареал которого

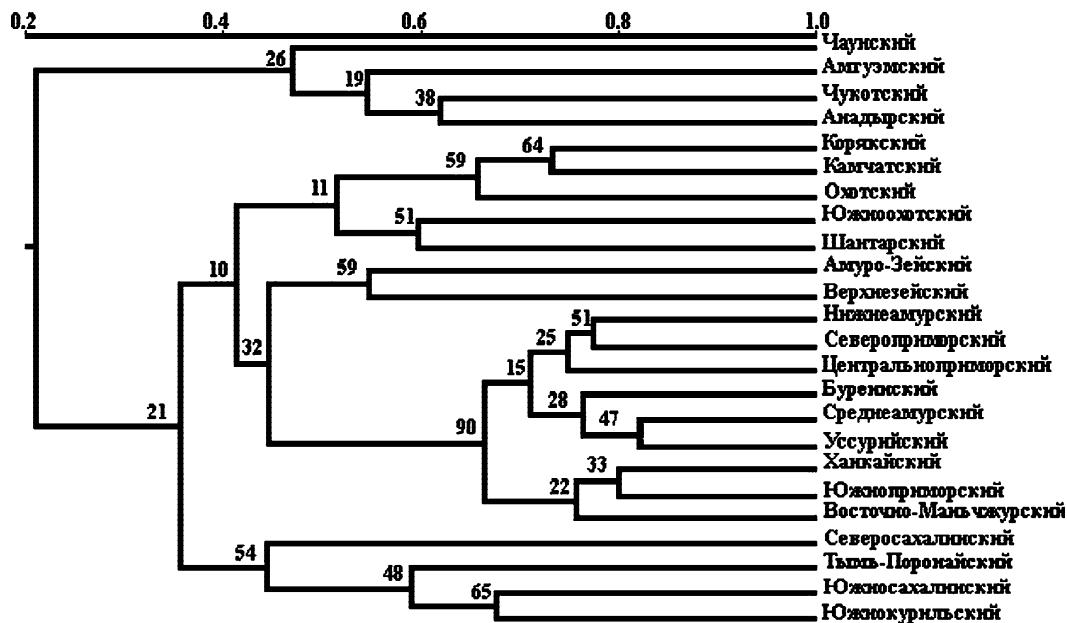


Рис. 3. Дендрограмма фаунистического сходства веснянок (Plecoptera) биогеографических районов Дальнего Востока России (метод UPGMA, коэффициент Съеренсена).

Fig. 3. Dendrogram of faunal similarity of the stoneflies among biogeographical districts on the Far East of Russia (UPGMA cluster analysis with bootstrap indexes (%), evaluated by Sorenson's coefficient).

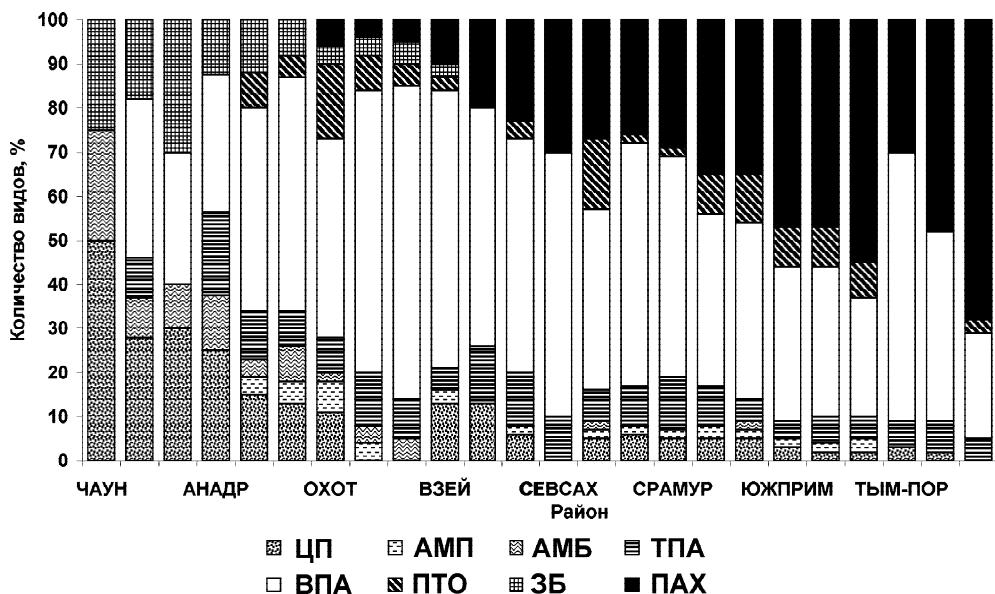


Рис. 4. Соотношение хорологических элементов в составе локальных фаун веснянок 24 биогеографических районов Дальнего Востока России. Ареалы: ЦП — циркумполярный, АМП — амфиапацифический, АМБ — амфиберингийский, ТПА — транспалеарктический, ВПА — восточнопалеарктический, ПТО — притихоокеанский, ЗБ — западноберингийский, ПАХ — палеархеарктический.

Fig. 4. Correlation of the chorological elements in the local stonefly faunas of 24 biogeographical districts in the Far East of Russia. Distribution: ЦП — Circumpolar, АМП — Amphi Pacific, АМБ — Amphi Beringian, ТПА — Trans Palaeartic, ВПА — East Palaeartic, ПТО — Pacific Coast, ЗБ — West Beringian, ПАХ — East Asian.

ограничен слабо текучими водотоками по обе стороны Берингийского пролива. Эндемичные таксоны более высокого ранга отсутствуют.

Берингийская переходная область в качестве самостоятельного субъекта впервые была выделена И.А. Черешневым [1996] по своеобразию ихтиофауны в водотоках Чукотского нагорья, Чаунской

ограничен слабо текучими водотоками по обе стороны Берингийского пролива. Эндемичные таксоны более высокого ранга отсутствуют.

Берингийская переходная область в качестве самостоятельного субъекта впервые была выделена И.А. Черешневым [1996] по своеобразию ихтиофауны в водотоках Чукотского нагорья, Чаунской

низменности и Аляски и распространению эндемичного таксона высокого ранга — семейства дальневосточных рыб (3 вида), а также берингийского омуля, гольца Андрияшева и реликтовой трёхглазой колюшки. Границы Берингийской переходной области, близки к очертаниям Берингийской суши эпохи максимального понижения уровня моря в плейстоцене

или Большой Берингии в понимании Б.А. Юрцева [1974]. На Аляске они совпадают с ареалом далливых рыб, который ограничен в основном водотоками тундровой зоны. Следует отметить, что южная граница Берингийской переходной подобласти в малакологической схеме зоогеографического районирования пресных вод [Прозорова, 2001] по Анадырскому району совпадает с границей Берингийской переходной подобласти, выделенной по специфики фауны веснянок.

Второй блок кластеров (рис. 3) включает фауну веснянок водных экосистем Охотско-Камчатской провинции Восточно-Сибирской подобласти Палеарктики. В её состав входят Корякский и Камчатский районы из Камчатско-Корякского округа, а также Охотский, Южноохотский, Шантарский районы из Охотского округа. В Охотско-Камчатской провинции найдено 56 видов из 28 родов и 8 семейств. Во всех выделенных районах преобладают восточнопалеарктические виды. Заметно присутствие и берингийских таксонов с амфиапатифическими ареалами (*Eucarpopsis brevicauda*, *Triznaka diversa*), а также колымо-охотского и камчатского эндемиков с узким локальным (*Capnia kolymensis*, *C. levanidovae*) распространением. Помимо них, в состав фауны Охотского, Южноохотского и Шантарского районов входят несколько холодолюбивых видов веснянок юго-восточного генезиса (*Isoperla tenuilata*, *Megarcys pseudochracea*, *Perlomyia martynovi*, *Protonemura ermolenkoi*). На этом основании вышеупомянутые районы объединены в Охотский округ, хотя их консолидация не подтверждается дендрограммой (рис. 3). В разработанной схеме Шантарский район выступает в качестве пограничного между Восточно-Сибирской и Палеарктической подобластями или между северо-востоком и югом ДВР.

Третий блок кластеров (рис. 3) показывает уровень сходства фауны веснянок Палеарктической подобласти с выделенными в рамках ДВР Амурской, Маньчжурской и Японской провинциями. Палеарктическая подобласть обособлена на основании обитания в ней веснянок эндемичного семейства Scopuridae, представленного 1 родом и 7 видами, ареалы которых ограничены водотоками Южной Кореи и Японии, на ДВР представители этого семейства отсутствуют. Фауна Палеарктической подобласти весьма разнообразна и включает 131 вид из 44 родов и 8 семейств. Ярко выраженный переходный характер фауны просматривается в составе и распространении веснянок мелких и крупных биogeографических видов. Так, в Амурскую провинцию входят три округа Зейский, Нижнеамурский и Среднеамурский, в которых фауна веснянок представлена в основном видами с восточнопалеарктическим и палеарктическим типами ареалов, при заметном преобладании первого, особенно в районах Зейского округа, соседствующего с водотоками Восточно-Сибирской подобласти. Возможно, при дальнейших исследованиях неко-

торые водотоки, находящиеся в Верхнезейском и Амуро-Зейском районах, по структуре и распространению таксонов войдут в состав Восточно-Сибирской подобласти, поскольку конфигурация ареалов веснянок с палеарктическими ареалами ограничена нижним течением р. Зеи и прилегающим к её устью районом Амура. Такая конфигурация ареалов палеарктических видов в значительной степени совпадает с северной границей Палеарктической подобласти в классической схеме Семёнова-Тян-Шанского (1935). Напротив, в Ханкайском, Южнoprиморском, Восточно-Маньчжурском районах Южнoprиморского округа Маньчжурской провинции в наибольшей степени сохранилась ранее широко распространённая теплолюбивая и умеренно теплолюбивая третичная фауна, поэтому веснянки с палеарктическим типом ареала преобладают здесь над видами с восточнопалеарктическим распространением.

Четвёртый блок кластеров (рис. 3) представлен Северосахалинским, Тымь-Поронайским, Южносахалинским, Южнокурильским районами. Три последних района объединены в Сахалино-Курило-Хоккайдский округ Японской провинции. Высокая степень сходства фауны этих районов, обусловлена большим числом общих островных автохтонных таксонов с палеарктическим типом распространения. Следует отметить определённую изолированность Северосахалинского района, выраженную в обеднении плекоптерофауны и преобладании восточнопалеарктических видов. На этом основании Северосахалинский район предлагается включить в состав Нижнеамурского округа Амурской провинции, что не подтверждается дендрограммой (рис. 3). Основанием для объединения Тымь-Поронайского (рассматривается в качестве переходной зоны), Южносахалинского и Южнокурильского районов в Сахалино-Курило-Хоккайдский округ явился высокий уровень эндемизма их фаун: роды *Takagriopteryx* и *Gibosia* ограничены в своем распространении югом о. Сахалин, Южными Курильскими о-вами и о. Хоккайдо. На о. Уруп, не вошедшем в Южнокурильский район, найден всего 1 широко распространённый вид *Suwalla teleckojensis*. По-видимому, пр. Фриза, разделяющий о-ова Итуруп и Уруп, представляет собой реальный барьер, ограничивающий распространение веснянок на север, в водотоках Средних Курильских о-вов веснянки не были обнаружены. В настоящее время нет оснований для присвоения о. Уруп особого биogeографического статуса. Вполне логично отнести его к переходной биogeографической зоне, входящей в состав Палеарктической подобласти, граница которой проходит по пр. Буссоль. Пролив Буссоль является рубежом, разделяющим биохрону высокого ранга — области и подобласти, а в данном случае Палеарктическую и Восточно-Сибирскую подобласти. Присутствие этой крупной биogeографической границы в Южнокурильском районе подтверждается характером

распространения фауны пресноводных и наземных моллюсков, а также наземных насекомых [Кривоуцкая, 1973; Лелей и др., 2002; Богатов, 2002].

Таким образом, анализ сходства видового состава и распространения веснянок в выделенных районах (рис. 3) в целом подтверждает представленную схему зоogeографического районирования пресноводных водотоков ДВР для этой группы амфибиотических насекомых (рис. 2).

Благодарности

Автор глубоко признателен Т.М. Тиуновой, М.П. Тиунову и И.М. Тиунову, Е.А. Макарченко, В.Ф. Люборцу, N. Minakawa, B.B. Богатову, С.Л. Кочариной, Т.С. Вшивковой, Т.И. Арефиной, Л.А. Медведевой, А.С. Лелею, С.Ю. Стороженко, Т.В. Никулиной, Д.А. Сидорову, О.В. Зориной, М.О. Засыпкиной, Ю.А. Чистякову, В.Н. Кузнецова, К.А. Семенченко и всем участникам экспедиций Международных Курильского и Сахалинского проектов за сбор материала.

Литература

- Арефина Т.И., Иванов П.Ю., Кочарина С.Л., Лафер Г.Ш., Макарченко М.А., Тесленко В.А., Тиунова Т.И., Хаменкова Е.В. 2003. Fauna водных насекомых бассейна р. Тауй (Магаданская область) // Чтения памяти проф. В.Я. Леванидова. Вып.2. Владивосток: Дальнаука. С.45–60.
- Безверхий В.Л., Плетнёв 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. 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.
- Берг Л.С. 1962. Разделение территории Палеарктики и Амурской области на зоogeографические области на основании распространения пресноводных рыб // Избранные труды. М.: Изд-во АН СССР. Т.5. С.320–360.
- Богатов В.В., Затравкин М.Н. 1990. Брюхоногие моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР. 169 с.
- Богатов В.В. 2002. Биogeографические проблемы Курильского архипелага // Растительный и животный мир Курильских островов. Материалы Международного Курильского проекта. Владивосток: Дальнаука. С.150–160.
- Богутская Н.Г., Насека А.М. 1996. Круглоротые и рыбы бассейна озера Ханка // Научные тетради. Вып.3. СПб.: Изд-во ГОСНИОРХ. 89 с.
- Великанов А.Г. 1976. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // Доклады Академии наук СССР. Т.231. №.1. С.205–207.
- Гашенин Г.С. 1972. Общие закономерности речной сети Востока СССР // Проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука. С.404–410.
- Гладенков Ю.Б., Баженова О.К., Гречин В.И. и др. 2002. Кайнозой Сахалина и его нефтегазоность. М.: ГЕОС. 224 с.
- Жильцова Л.А. 1969. Новые и редкие виды веснянок сем. Capniidae (Plecoptera) из Средней Азии // Энтомологическое обозрение. Т.48. №.3. С.593–611.
- Жильцова Л.А. 1975. *Rhopalopsole* — новый для фауны СССР род веснянок (Plecoptera, Leuctridae) // Зоологический журнал. Т.54. Вып.2. С.221–230.
- Жильцова Л.А. 1979. К познанию веснянок сем. Nemouridae (Plecoptera) Сахалина и Курильских островов // Вестник зоологии. №.6. С.28–33.
- Жильцова Л.А. 1979а. Новые виды веснянок сем. Nemouridae (Plecoptera) из Азиатской части СССР // Новые виды насекомых из азиатской части СССР. Труды Зоологического института АН СССР. Т.88. С.10–14.
- Жильцова Л.А. 1982. Новые виды веснянок сем. Nemouridae (Plecoptera) с Дальнего Востока // Вестник зоологии. №.2. С.37–43.
- Жильцова Л.А. 1982. Новые данные по фауне веснянок (Plecoptera) Сахалина // Биология пресноводных животных Дальнего Востока. Труды Биологического института ДВНЦ АН СССР. Владивосток. С.115–24.
- Жильцова Л.А. 1999. Новые данные по фауне веснянок (Plecoptera) Сахалина II // Энтомологическое обозрение. Т.78. С. 316–323.
- Жильцова Л.А. 2003. Fauna России и сопредельных стран. Насекомые веснянки Т.1. Вып.1. СПб: Наука. 538 с.
- Жильцова Л.А., Запёкина-Дулькейт Ю.И. 1986. Отряд Plecoptera — веснянки // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Л.: Наука. Т.1. С.172–234.
- Жильцова Л.А., Леванидова И.М. 1978. Новые виды веснянок (Plecoptera) с Дальнего Востока // Новые виды животных. Труды Зоологического института АН СССР. Л. С.3–29.
- Жильцова Л.А., Леванидова И.М. 1984. Аннотированный каталог веснянок (Plecoptera) Советского Дальнего Востока // Биология пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.18–45.
- Жильцова Л.А., Тесленко В.А. 1989. Описание *Levanodovia mirabilis* gen. et sp. n. и определительная таблица личинок родов Perlodinae (Plecoptera, Perlodidae) Дальнего Востока // Систематика и экология речных организмов. Владивосток: ДВО АН СССР. С.5–14.
- Жильцова Л.А., Тесленко В.А. 1997. Отряд Веснянки. Plecoptera // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т.3. Паукообразные и низшие насекомые. СПб. С.247–264. 364–399.
- Запёкина-Дулькейт Ю.И., Дулькейт Г.Д. 1980. Fauna веснянок (Plecoptera, Insecta) и их роль в природе и водоёмов Сибири // Труды Государственного Заповедника «Столбы». Вып.12. С.53–90.
- Засыпкина И.А., Рябухин А.С., Макарченко Е.А., Макарченко М.А. 1996. Обзор амфибиотических насекомых Северо-Востока Азии. Препринт. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 116 с.
- Засыпкина И.А. 2004. Таксономическое разнообразие фауны амфибиотических насекомых (Insecta: Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) отдельных районов Охотско-Колымского нагорья. Fauna, вопросы экологии, морфологии и эволюции амфибиотических и водных насекомых России // Материалы II Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж. С.65–73.
- Затравкин М.Н., Богатов В.В. 1987. Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР. 153 с.
- Карта Четвертичных отложений Арктики и Субарктики. 1965. Масштаб 1:5 000 000 // Загорской М.Г. (ред.): М.–Л.: Министерство геологии СССР. НИИГА.
- Каррей Д. 1968. Позднечетвертичная история материковых шельфов США // Четвертичный период в США. Т.1. Ч.2. М. С.451–472.
- Короткий А.М., Карапурова Л.П., Белянина Н.И., Павлюткин Б.И. 1982. Четвертичные озёрные трансгрессии в Уссурийско-Ханкайской впадине // Познекайнозойская история озёр в СССР. Новосибирск: Наука. С.109–117.
- Короткий А.М., Никонова Р.И. 1965. К вопросу об истории формирования долин Улахэ, Даубихе, Шетухе // Вопросы геоморфологии и морфотектоники южной части Дальнего Востока. Владивосток. С.15–19.
- Криволукская Г.О. 1973. Энтомофауна Курильских островов. Л.: Наука. 313 с.
- Крыжановский О.Л. 2002. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М: Товарищество научных изданий КМК. 237 с.
- Куренцов А.И. 1975. К вопросу о фаунистических взаимоотношениях крупных зоogeографических подразделений Восточной Палеарктики и Неарктики // VI Всесоюзная зоogeографическая конференция «Актуальные вопросы зоogeографии». Кишинёв: «Пятиница». С.135–136.
- Куренцов А.И. 1965. Зоogeографическое районирование Дальнего Востока в связи с задачами паразитологических ис-

- следований // Записки Приморского филиала Географического общества СССР. Владивосток. Т.1. Вып.ХХIV. С.17–25.
- Лабай В.С. 1999. Атлас определитель высших ракообразных (Crustacea: Malacostraca) пресных и солоноватых вод остро-ва Сахалин // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. Т.2. Южно-Сахалинск: Сахалинское областное книжное изда-тельство. С.59–73.
- Леванидов В.Я. 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Известия ТИНРО. Т.67. 243 с.
- Леванидов В.Я. 1976. Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского полуострова // Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.104—122.
- Леванидов В.Я., Вшивкова Т.С. 1978. Донные сообщества двух водотоков в окрестностях Чаплинских минеральных источников (бухта Провидения) // Систематика и биология пре-сноводных организмов Северо-Востока Азии. Т.49. С.37–45.
- Леванидов В.Я., Леванидова И.М., Николаева Е.А. 1978. Бенти-ческие сообщества рек Корякского нагорья, Пенжинь и Северо-Западной Камчатки // Систематика и биология пре-сноводных организмов Северо-Востока Азии. Т.49. С.3–36.
- Леванидов В.Я., Леванидова И.М., Николаева Е.Т. 1978. Годовая динамика бентоса р. Кирпичной (юго-восточная Камчатка) // Систематика и биология пресноводных организмов Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.27–36.
- Леванидова И.М. 1970а. Экология и зоогеография веснянок, подёнок, ручейников рек Камчатки // Известия ТИНРО. Т.73. С.100–114.
- Леванидова И.М. 1970б. Веснянки Камчатского полуострова (эколого-географический очерк) // Известия ТИНРО. Т.78. С.203–224.
- Леванидова И.М. 1976. Ephemeroptera и Trichoptera Чукотского полуострова // Пресноводная фауна Чукотского полуостро-ва. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.38–56.
- Леванидова И.М. 1982. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Фаунистика, экология, зоогеография Ephemeroptera, Plecoptera и Trichoptera. Л. 215 с.
- Леванидова И.М., Кохменко Л.В. 1970. Количественная харак-теристика бентоса текучих водоёмов Камчатки // Известия ТИНРО. Т.73. С.88–99.
- Леванидова И.М., Жильцова Л.А. 1976. Веснянки (Plecoptera) Чукотского полуострова. // Пресноводная фауна Чукотско-го полуострова. Труды Биологического почвенного института ДВО РАН. Владивосток. Т.36 Вып.139. С.15–37.
- Лелей А.С., Стороженко С.Ю., Холин С.К. 2002. Насекомые (Insecta) // Раствительный и животный мир Курильских островов. Материалы Международного Курильского проек-та. Владивосток: Дальнаука. С.96–108.
- Лелей А.С. 2005. Дорожные осы (Hymenoptera, Pompilidae) острова Сахалин // Раствительный и животный мир острова Сахалин. Материалы Международного Сахалинского проек-та. Ч.2. Владивосток: Дальнаука. С.122–140.
- Макарченко Е.А., Леванидова И.М., Жильцова Л.А. 1980. Пред-варительные данные по фауне водных беспозвоночных ос-трова Врангеля // Fauna пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.3–12.
- Макарченко Е.А., Макарченко Е.А. 1981. Биомасса и структура сообщества пресноводных беспозвоночных реки Сомни-тельная (остров Врангеля) // Беспозвоночные животные в экосистемах лососёвых рек Дальнего Востока. Владивос-ток: ДВНЦ АН СССР. С.44–51.
- Макарченко Е.А., Макарченко М.А., Сиротский С.Е. 1999. Зо-бентос верховьев р. Бурея // Труды Государственного при-родного заповедника «Буреинский». Хабаровск. С.101–108.
- Москевича И.М. 1974. Пресноводная малакофауна нижней части бассейна Амура. Автореф. дисс. . канд. биол. наук. Ленинград. 22 с.
- Назаркин М.В. 1993. Пресноводные рыбы из позднечетвертич-ных отложений Восточно-Сибирского моря // Вопросы ихтиологии. Т.32. Вып.5. С.48–56.
- Нечаев В.А. 2005. Обзор фауны птиц (Aves) Сахалинской обла-сти // Раствительный и животный мир острова Сахалин.
- Материалы Международного Сахалинского проекта. Ч.2. Владивосток: Дальнаука. С.246–327.
- Парпуря И.З. 1989. О происхождении ихтиофауны рек Северного Приморья // Вопросы ихтиологии. Т.29. Вып.3. С.506–508.
- Потиха Е.В., Жильцова Л.А. 1986. Новые данные по фауне веснянок (Plecoptera) Сихотэ-Алинского биосферного госу-дарственного заповедника // Донные организмы пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.48–56.
- Потиха Е.В., Жильцова Л.А. 1996. К фауне и экологии веснянок (Plecoptera) Сихотэ-Алинского биосферного заповедника // Энтомологическое обозрение. Т.73. Вып.3. С.567–573.
- Потиха Е.В., Жильцова Л.А. 2001. Fauna веснянок (Plecoptera) Сихотэ-Алинского государственного заповедника // Fauna, проблемы экологии, этиологии и физиологии амфибиотичес-ких и водных насекомых России. Материалы VI Всероссий-ского трихоптерологического симпозиума. I Всероссий-ский симпозиум по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж. С.50–54.
- Потиха Е.В., Жильцова Л.А. 2005. Fauna веснянок Центрально-го Сихотэ-Алия с описанием нового вида // Энтомологи-ческое обозрение. Т.85. №8. С.902–908.
- Прозорова Л.А. 1986. Состав и биогеографическая характерис-тика малакофауны брюхоногих Чаунской низменности // Донные организмы пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С.39–47.
- Прозорова Л.А. 2000. Анnotatedный список водных моллюс-ков бассейна озера Ханка // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып.4. С.1–29.
- Прозорова Л.А. 2001. Особенности распространения пресно-водной малакофауны на Дальнем Востоке России и его биогеографическое районирование // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. I. Владивосток: Дальнаука. С.112–125.
- Прозорова Л.А., Саенко Е.М., Богатов В.В. 2002. Пресноводные моллюски // Раствительный и животный мир Курильских островов. Материалы Международного Курильского проек-та. Владивосток: Дальнаука. С.82–95.
- Прозорова Л.А., Шедько М.Б. 2003. Моллюски озера Азабачье (Камчатка) и их биоценотическое значение// Труды Кам-чатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН. Вып.IV. Петропавловск-Камчатский. Камчатский пе-чатный двор. Книжное издательство. С.120–151.
- Прошалкин М.Ю., Лелей А.С., Купянская А.Н. 2004. Fauna пчёл острова Сахалин // Раствительный и животный мир острова Сахалин. Материалы Международного Сахалин-ского проекта. Ч.1. Владивосток. Дальнаука. С.154–192.
- Семёнов-Тян-Шанский А.П. 1935. Пределы и зоогеографичес-кие подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического рас-пределения жестокрылых насекомых. (С картой) // Труды Зоологического института. Т.2. Вып.2–3. С.397–410+ карта.
- Старобогатов Я.И. 1970. Fauna моллюсков и зоогеографичес-кое районирование континентальных водоёмов земного шара. Л. 372 с.
- Старобогатов Я.И. 1986. Плиоцен-плейстоценовые связи, про-исхождение и зоогеография малакофауны азиатской окраины Берингии // Биogeография Берингийского сектора Су-барктики. Владивосток. ДВНЦ АН СССР. С.93–99.
- Стороженко С.Ю. 2005. Прямокрылые насекомые (Orthoptera) острова Сахалин // Раствительный и животный мир острова Сахалин. Материалы Международного Сахалинского проек-та. Ч.2. Владивосток. Дальнаука. С.106–122.
- Таранец А.Я. 1938. К зоогеографии Амурской переходной области на основе изучения пресноводной ихтиофауны // Вестник Дальневосточного филиала АН СССР. Т.32. Вып.5. С.99–114.
- Тесленко В.А. 1986. Оценка гидробиологического режима реки Рудная по составу донных беспозвоночных // Донные орга-низмы пресных вод Дальнего Востока. Владивосток. ДВО АН СССР. С.116–127.
- Тесленко В.А. 1992. Отряд Plecoptera. Насекомые Хинганского заповедника. Ч.1. Владивосток. Дальнаука. С.52–55.
- Тесленко В.А. 2002. Амфибиотические насекомые// Раствитель-ный и животный мир Курильских островов. Материалы Международного Курильского проекта. Владивосток. Даль-наука. С.109–117.

- Тесленко В.А. 2003. Ареалогический анализ фауны веснянок (Plecoptera) Дальнего Востока // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып.2. Владивосток. Дальнаука. С.187–195.
- Тесленко В.А. 2004. Новые находки веснянок (Plecoptera) на островах Сахалин и Монерон // Растительный и животный мир острова Сахалин. Материалы Международного Сахалинского проекта. Ч.1. Владивосток. Дальнаука. С.149–153.
- Тесленко В.А. 2005. Веснянки (Plecoptera) // Красная книга Приморского края. Животные. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Официальное издание. Владивосток: АВК «Апельсин». С.118–121.
- Тесленко В.А. 2006. Обзор фауны веснянок (Plecoptera) Восточно-Маньчжурских гор // Растительный и животный мир заповедника «Кедровая Падь». Владивосток. Дальнаука. С.63–90.
- Тесленко В.А., Жильцова Л.А. 2003. Личинки палеарктических видов рода *Isocapnia* (Plecoptera, Capniidae) // Зоологический журнал. Т.82. №.3. С.354–365.
- Тиунова Т.М., Тесленко В.А., Арефина Т.И. 1997. Фаунистические списки основных групп амфибиотических насекомых реки Бикин // Экосистемы бассейна реки Бикин. Человек, среда, управление. Владивосток. ДВО РАН. С.106–112.
- Тиунова Т.М., Тесленко В.А., Арефина Т.И., Макарченко М.А., Зорина О.В. 2003. Фауна амфибиотических насекомых реки Барабашека (Южное Приморье) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып.2. Владивосток. Дальнаука. С.61–69.
- Чебанова В.В., Николаева Е.Т. 1981. Бентос ключа Карымский (Юго-Западная Камчатка) // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток. ДВНЦ АН СССР. С.38–41.
- Чебанова В.В. 2004. Состав и структура сообществ амфибиотических насекомых малых горных рек Камчатки и Корякии // Fauna, вопросы экологии, морфологии и эволюции амфибиотических и водных насекомых России. Материалы II Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж. С.233–242.
- Черешнев И.А. 1996. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока Азии. Владивосток. Дальнаука. 197 с.
- Черешнев И.А. 1998. Биogeография фауны пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток. Дальнаука. 131 с.
- Шедъко С.В., Шедъко М.Б., Питч Т.В. 2005. *Pungitius polyakovii* sp.n. — новый вид девятниглой колюшки (Gasterosteiformes, Gasteidae) с юго-востока острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин. Материалы Международного Сахалинского проекта. Ч.2. Владивосток. Дальнаука. С.223–233.
- Юрцев Б.А. 1974. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л. Наука. 159с.
- Худяков Г.И., Кураков А.П., Короткий А.М. 1972. О развитии речной сети в южной части Советского Дальнего Востока // Юг Дальнего Востока. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука. С.339–383.
- Du Y., He J., Ma Y. 1999. A preliminary study on the distribution of the family Perlidae (Plecoptera: Perlodea) // Zoological Research. Vol.20. No.3. P.189–195.
- Eskov K.Yu. Geographical history of insects: <http://paleontomolog.ru/New/geography.html>.
- Felsenstein J. 1985. Confidence limits on Phylogenies: an approach using the bootstrap // Evolution. No.39. P.783–791.
- Fujii S., Lim C.C., Tjia H.D. 1971. Sea level changes in Asia the past 11000 years // Quaternaria. Vol.14. P.211–216.
- Ham, S.A., Bae Y.J. 2002. The stonefly genus *Megaleuctra* (Plecoptera: Leuctridae) new to East Palearctic Region, with description of *Megaleuctra saebat* new species // Entomological News. No.113/5. P.336–361.
- Jin Y.H., Bae Y.J. The wingless stonefly family Scopuridae (Plecoptera) in Korea // Aquatic Insects. 2005. Vol.27. No.1. P.21–34.
- Kim J.S., Bae Y.J., Zhiltzova L.A. 1998. Bibliographic review, systematic status, and biogeographic notes on Korean and Far East Russian stoneflies (Insecta: Plecoptera) with their new Korean records // Korean Journal of Biological Science. No.2. P.419–425.
- Kruglov N.D., Starobogatov Ya.I. 1993. Guide to recent mollusks of northern Eurasia. 3. Annotated and illustrated catalog of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata Lymnae-
- formes) of Palaearctic and adjacent river drainage areas. Part I. // Rutenica. Vol.3. No.1. P.65–92.
- Legendre L., Legendre P. 1983. Numerical ecology. Developments in environmental modeling. 3. Elsevier Scientific Publication. Co. Amsterdam. xvi + 419 p.
- Levanidova I.M., Zhiltzova L.A. 1979. An annotated list of the Stoneflies (Plecoptera) of the Soviet Far East // International Review ges. Hydrobiologia. Vol.64. No.64. P.551–576.
- Levanidova I.M., Teslenko V.A., Luckyanchenko T.I. 1988. Research on ecosystems of salmon rivers of Far East: longitudinal zonation and distribution of macrozoobenthos. Vladivostok. FEB USSR AS. Preprint. 53 p.
- Pavlicek A., Hrda S., Flegr J. 1999. FreeTree — 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 Biologica Praha. Vol.45. P.97–99.
- Ra C.H. Baik S.K., Cho Y.G. A new species of *Pteronarcys* (Pteronarcidae, Plecoptera, Insecta) from Korea // Korean Journal of Systematic Zoology. Vol.7. No.1. P.117–126.
- Ricker, W.E. 1964. Distribution of Canadian stoneflies // Gewassss. Abwass. Vol.34–35. P.50–71.
- Shed'ko S.V. 2001. On species composition of smelts (Osmeridae) in water's of Primor'e // Joural of Ichthyology. Vol.41. No.2. P.164–167.
- Shimizu T. 2001. Biodiversity of Asian streams with particular references to stonefly studies in Japan // The 21st Century and Aquatic Entomology in East Asia. Proceeding of the 1st Symposium of Aquatic Entomologists in East Asia. P.11–21.
- Stark B. P., Nelson C.R. 1994. Systematics, phylogeny and zoogeography of the genus *Yoraperla* (Plecoptera: Perlidae) // Entomologica Scandinavica. No.25. P.241–273.
- Stewart K.W., Stark B.P. 2002. Nymphs of North American Stonefly Genera (Plecoptera). Second edition. The Caddis Press. Columbus/Ohio. 510 p.
- Stewart K.W., Ricker W.E. 1997. Stoneflies (Plecoptera) of the Yukon // Insects of Yukon. Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods). Ottawa. P.201–222.
- Teslenko V.A. 1995. Stoneflies (Insecta: Plecoptera) of the Ussuri River Basin // Report of the Structure and Function of River Ecosystems of the Far East. Pt.3. P.38–44.
- Teslenko V.A. 2003. Zoogeography of the stoneflies (Plecoptera) of the Kuril Archipelago // Giano E. (ed.): Research Update on Ephemeroptera and Plecoptera. University of Perugia. P.421–428.
- Teslenko V.A., Zhiltzova L.A. 1992. A new species of the genus *Mesyatsia* Ricker from the South Primorye (the Soviet Far East) // Aquatic Insects. Vol.14. No.1. P.57–63.
- Teslenko, V.A., Minakawa N., Kraft G.F., Gara R.I. 1997. Stoneflies of the Southern Kuril Islands // Landolt P., Satori M. (eds.): Ephemeroptera, Plecoptera: Biology–Ecology–Systematics. Fribourg. P.193–198.
- Teslenko V.A., Zhiltzova L.A. 1997. New and little known species of stoneflies (Plecoptera: Nemouridae and Perlodidae) from Russian Far East // Aquatic Insects. Vol.19. No.1. P.23–35.
- Teslenko V.A., Minakawa N. 1999. Two New species of the Genus *Stavsolus* Ricker from the Asian Far East (Plecoptera: Perlodidae) // Aquatic Insects. Vol.21. No.1. P.19–32.
- Teslenko V.A., Minakawa N. 2001. New data on the stonefly fauna (Plecoptera) of the Northern Kuril Islands // Russian Entomological Journal. Vol.10. No.2. P.1–4.
- Uchida S., Maruyama H. 1987. What is *Scopura longa* Urno, 1929 (Insecta, Plecoptera)? A revision of the genus // Zoological Sciences. Vol.4. P.699–709.
- Vinson M.R., Hawkins C.P. 2003. Broad-scale geographical patterns in local stream insects genera richness // Ecography. Vol.26. P.751–767.
- Zhiltzova L.A., Teslenko V.A., Zwick P. 1993. A new species of genus *Kogotus* Ricker from Southern Primorye (the Russian Far East) (Plecoptera: Perlodidae) // Aquatic Insects. Vol.15. No.3. P.177–184.
- Zhiltzova L.A., Teslenko V.A. 2001. *Zapada* Ricker, a new genus of the Nemourinae (Nemouridae: Plecoptera) for Asia // Russian Entomological Journal. Vol.11. No.2. P.2–7.
- Zwick P., Teslenko V.A. 2001. New synonymy in *Pteronarcys* (Plecoptera: Pteronarcidae) // Aquatic Insects. Vol.23. No.2. P.163–166.