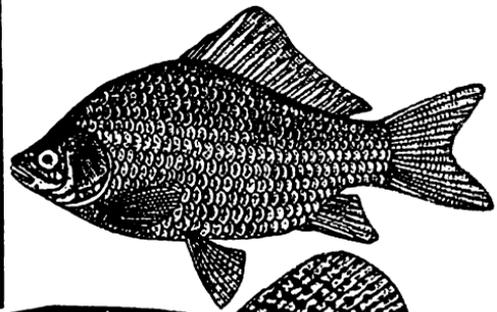
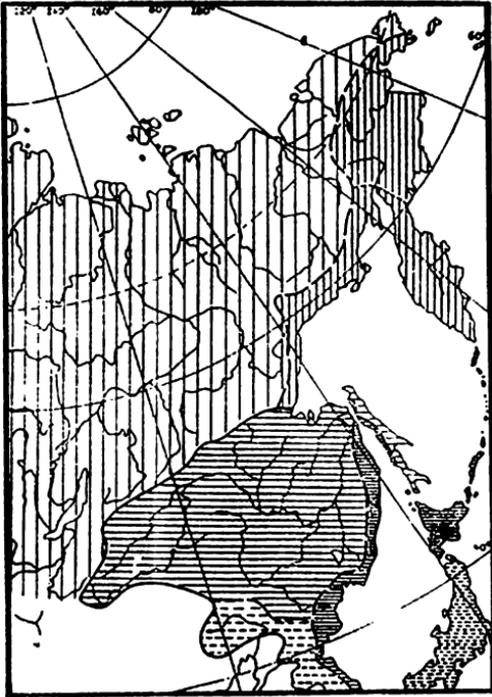


*И.А. Черешнев*

# **БИОГЕОГРАФИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**



Черешнев И. А. **Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России.** Владивосток: Дальнаука, 1998. 131с.

Пресноводная ихтиофауна региона характеризуется значительным таксономическим и экологическим разнообразием. Наиболее многочисленны карповые и лососевые рыбы; довольно много эндемичных таксонов и типично пресноводных рыб. Показаны резкие фаунистические различия между северо-восточной и южной частями ДВР: в первой преобладают палеоарктические и неарктические таксоны, во второй - сино-индийские. Разработана новая схема зоогеографического районирования региона, на территории которого расположены районы Палеоарктической области и двух переходных областей - Берингийской и Амурской. Различия в составе ихтиофаун между двумя частями ДВР свидетельствуют о длительном и обособленном их развитии. Показано, что наиболее важным палеогеографическим фактором расселения в северо-восточной части ДВР были позднекайнозойские крупные колебания уровня моря, обнажившие прилегающие пространства шельфа с возникновением на них древних речных систем. В южной части, напротив, решающее значение принадлежало тектонически обусловленным перехватам смежных верховьев рек и изменению направления их стока. Предложена новая реконструкция истории формирования пресноводной ихтиофауны ДВР на основе синтеза биогеографических и палеогеографических данных. Рассмотрена возможность применения дисперсалистской и викариантной моделей расселения для объяснения современного распространения пресноводных рыб на территории ДВР. Приведен полный список таксонов пресноводной ихтиофауны региона, а также списки видов рыб его отдельных зоогеографических районов.

Биогеографам, ихтиологам, специалистам по охране природы и заповедному делу, студентам и преподавателям биологических и географических факультетов высших учебных заведений.

Ил. 4, табл. 4, библи. 224.

Chereshnev I.A. **Biogeography of freshwater fish fauna in the Russian Far East.** Vladivostok: Dalnauka, 1998. 131p.

Freshwater fish fauna is characterized by high taxonomical and ecological diversity. The most numerous groups are Cyprinidae and Salmonidae. Endemic taxa as well as typical freshwater species are rather numerous. Distinct faunistic differences between north-eastern and southern parts of FER are shown. Palearctic and Nearctic taxa predominate in the first part, while Chinese-Indian - in the second. New scheme of zoogeographical division of FER, which contains areas of Palearctic region and two transitional - Beringian and Amur regions - is developed. The distinctions in fish fauna structure between two parts of FER testify to their long and detached development. It is shown that important paleogeographical factor of settling in the north-eastern part of FER were large late Cenozoic fluctuations of sea level, which revealed the adjacent shelf areas with occurrence of ancient river systems on them. In the southern part, on the contrary, the deciding significance belonged to tectonically caused interceptions of adjacent upper parts of rivers and changes of their drain directions. New reconstruction of formation history of freshwater fish fauna of FER on the basis of synthesis of biogeographical and paleogeographical data is offered. The opportunity of application of dispersalistic and vicariant models of settling of fishes on the FER territory is considered. The complete list of taxa of freshwater fish fauna of the region, and also lists of species of fishes of its separate zoogeographical regions is also given.

Утверждено к печати Ученым советом Института биологических проблем Севера  
Ответственный редактор д. б. н. В.В. Богатов  
Рецензент к. б. н. В.В. Волобуев

Дальний Восток России (ДВР) занимает обширную территорию суши восточного обрамления Азии, расположенную между приблизительно 43 и 76° с. ш. Значительное широтное протяжение ДВР - от арктических пустынь на севере до субтропиков южного Приморья на юге - определяет высокое разнообразие климатических условий региона в целом, в т. ч. и его пресноводных бассейнов. Территорию ДВР омывают арктические моря - Восточно-Сибирское и Чукотское, а также три моря бассейна Тихого океана - Берингово, Охотское и Японское. Арктические и Берингово моря имеют протяженные мелководные шельфовые зоны, простирающиеся на сотни километров от берегов до изобаты 200 м. Шельф Охотского моря также достаточно обширен, но погружен на большую глубину (примерно до 500 м). В Японском море мелководья занимают только его северную часть, остальная акватория лежит над большими глубинами, которые начинаются почти сразу от берегов. Арктические моря широко открыты в сторону Полярного бассейна, тогда как Берингово, Охотское и Японское четко ограничены от Тихого океана островными дугами (Командорско-Алеутской, Курильской и Сахалино-Японской). Формирование рельефа земной поверхности и дна морей ДВР происходило на протяжении всего Кайнозоя и в основном закончилось к концу плейстоцена, хотя в некоторых тектонически активных районах продолжается и в настоящее время. Наиболее существенные перестройки рельефа происходили в конце третичного (миоцен - плиоцен) и в четвертичном периодах. Они были обусловлены оживлением тектонической и вулканической деятельности, климатическими изменениями (прогрессирующее похолодание), неоднократными крупными геогидрократическими колебаниями уровня моря, амплитуда которых достигала нескольких сотен метров, развитием мощных (особенно в северных районах) покровных, полупокровных и горно-долинных оледенений. В регрессивные эпохи обнажались обширные шельфовые пространства (до изобат 200-300 м) и на них возникали древние речные системы, включавшие смежные реки близлежащих, а иногда значительно удаленных (на территории Берингии) участков морского побережья. Во время повышения уровня моря морские воды затапливали приморские низменности и по речным долинам проникали на различные расстояния в глубь континентов в зависимости от мощности трансгрессии. Тектоническая активность в горных районах изменяла наклон земной поверхности, что приводило к перераспределению

стока рек или их отдельных участков в направлениях других речных и морских бассейнов. К окончанию третичного периода (плиоцен) относится формирование крупных глубоководных впадин восточных арктических морей, в юго-западной части Берингова, в южной Охотского и центральной Японского морей (Дальний Восток и берега морей ..., 1982).

Сложная история геологического развития ДВР в целом и его отдельных районов определили облик, пути и факторы формирования его пресноводной ихтиофауны, которые наряду с общими закономерностями характеризуются достаточно яркими региональными особенностями.

В данной работе обсуждаются особенности современного распространения таксонов рыб, состав ихтиофауны пресных водоемов региона, ее генезис и родственные связи с пресноводной ихтиофауной сопредельных территорий Азии и Северной Америки. В рассматриваемую территорию включены участки суши и прилегающие острова к востоку от водораздела между реками Яной и Индигиркой до Берингова пролива и далее к югу по водоразделу между бассейнами Северного Ледовитого и Тихого океанов на материковом побережье Охотского и Японского морей.

Территория ДВР чрезвычайно богата пресными водоемами различного типа. Здесь, в обширных одноименных низменностях, расположены бассейны четырех крупных рек - Индигирки, Колымы, Анадыря и Амура (одной из самых больших рек мира). Реки арктического побережья имеют протяженные равнинные участки и меридиальное направление стока. Реки, впадающие в Тихий океан, текут в широтном направлении (за исключением р. Пенжины и самых больших рек Сахалина - Тыми и Пороная). Лишь очень немногие из них, самые крупные - Амур, Анадырь, Камчатка, Пенжина, Уда, Тугур, Тымь, Пороная - относятся к равнинным рекам, хотя их притоки горного и полугорного типа. Подавляющее же большинство рек тихоокеанского побережья - короткие горные и полугорные водотоки, называемые по классификации В. Я. Леванидова (1981) «лососевыми реками». Весьма большим разнообразием отличаются озерные водоемы ДВР, которые по генезису относятся к следующим типам: термокарстовые, пойменные, ледниковые, плотинные, вулканические, метеоритные, тектонические, лагунные. Самые крупные (по площади и объему водной массы) озера - Ханка, Курильское, Кроноцкое, Красное, Эльгыгытгын. Особенно богата тундровыми озерами Колымо-Индигирская низменность.

Для биогеографического анализа использован разработанный Г. У. Линдбергом (1972) «биогеографический метод познания (реставрации) событий недавнего прошлого». Сущность его «...заключается в признании диалектического единства фауны (флоры) и населяемой ею территории», что заставляет рассматривать их как два совершенно равноправных объекта изучения

биогеографа, ставящего перед собой задачу вскрыть существующую между ними связь в процессе их исторического развития» (Линдберг, 1972. С 15, 16). Близкое к этому положение сформулировано К. Паттерсоном (1988), который определил две принципиальные задачи, стоящие перед современной биогеографией следующим образом: «... использовать особенности распространения организмов как ключ к познанию истории Земли и понять их при помощи гипотез относительно истории развития Земли и эволюции живой природы. Первая задача подразумевает изучение самой картины распространения организмов, вторая - его объяснение» (С. 12).

Для реставрации истории формирования пресноводных ихтиофаун Г. У. Линдберг (1972) использовал в качестве биогеографических индикаторов типично пресноводных рыб (объект биологического изучения), а также населенные ими геоморфологически хорошо изолированные в настоящее время друг от друга речные системы (объект географического изучения). Типично пресноводные рыбы обладают резко выраженной стеногалинностью, и для их распространения морские пространства с водой нормальной солености представляют непреодолимую преграду. Следовательно, они способны расселяться только в пределах речных бассейнов, которые для них являются характерными и четко очерченными в своих границах биохорами. Типично пресноводные рыбы по Г. У. Линдбергу (1972) соответствуют генеративно пресноводным, или археолимническим, рыбам по терминологии К. Паттерсона (Patterson, 1975), т. е. по происхождению связанные с пресными водами в прошлом и постоянно живущие в них в современную эпоху.

Обмен фаунами типично пресноводных рыб между изолированными друг от друга речными системами возможен лишь при условии установления непосредственного контакта между ними (Линдберг, 1972). Такие ситуации могли возникать при регрессиях моря и восстановлении древних шельфовых палеорек, а также при тектонических движениях земной коры, приводивших к изменению рисунка гидросети и перераспределению стока. Оба эти явления неоднократно происходили с разной интенсивностью и амплитудой в истории геологического развития земной поверхности ДВР, причем первое имело наиболее важное значение для формирования современного состава пресноводной ихтиофауны всего региона в целом, а также его отдельных районов.

Наиболее крупные обобщения (на тот период знаний), касающиеся биогеографии пресноводных рыб, генезиса и родственных связей пресноводной ихтиофауны ДВР в целом, принадлежат Л. С. Бергу (1948, 1949а, б; 1962) и Г. У. Линдбергу (1972). Позже, в процессе исследований по данным проблемам, появились работы регионального характера для территорий Якутии (Кириллов, 1972), Северо-Востока Азии и Берингии (Walters, 1955; Андреев.

Решетников, 1978, 1981; Решетников, 1980; Черешнев, 1986, 1996), Камчатки (Куренков, 1965), Сахалина (Никифоров и др., 1987, 1993; Никифоров, Гришин, 1989) и Приморья (Парпура, 1989; Парпура, Семенченко, 1989). Ретроспективный анализ истории формирования пресноводной ихтиофауны Сибири и Дальнего Востока России на основании изучения ископаемых находок рыб сделан Е. К. Сычевской (1986, 1989).

Необходимо отметить одно важное методологическое обстоятельство биогеографических исследований. По справедливому замечанию П. Г. Гринвуда (1988), основой для биогеографических построений должны быть обстоятельно разработанные систематика и филогения таксонов, составляющих фауну рассматриваемой территории. В противном случае биогеографические исследования будут находиться на первоначальном уровне обобщения, т. е. «биобухгалтерии» (1. с.). Для большинства пресноводных рыб ДВР филогения или не разработана, или разработана крайне поверхностно, что вынуждает ограничить данное биогеографическое исследование именно уровнем «биобухгалтерии», иными словами, рассматривать генезис и родственные связи фаун отдельных рек, районов и всего ДВР на основании их современного таксономического состава и распространения в регионе, привлекая, по возможности, также имеющиеся данные по филогении и палеонтологии отдельных видов и групп рыб.

Частичное финансирование работы осуществлялось за счет средств, выделенных по ГНТП России «Биологическое разнообразие» (проекты 2. 3. 43 и 7. 1. 6), Международного научного фонда (проекты NOF000 и NOF300), Российского фонда фундаментальных исследований (проект 94-04-11227).

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА  
ПРЕСНОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЫ  
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Систематический состав пресноводной ихтиофауны ДВР отличается значительным разнообразием и численностью таксонов рыбообразных и рыб. В пресных водах региона обитают представители двух классов, 13 отрядов, 28 семейств, 97 родов и 173 видов с 18 подвидами (Приложение 1). Один вид - американская сельдь-шед (*Alosa sapidissima*) - не является нативным дальневосточным видом; он был успешно акклиматизирован в конце прошлого столетия в бассейне Тихого океана с атлантического побережья Северной Америки (Световидов, 1952).

Распределение подвигов, видов и родов по семействам приведено в табл. 1, из которой следует, что наиболее представительно в составе пресноводной ихтиофауны ДВР семейство карповых Cyprinidae (34 рода, 51 вид с 9 подвидами). Далее по числу родов следуют семейства Gobiidae (9 родов, 16 видов), Salmonidae (7, 28), Cobitidae (5, 5), Cottidae (5, 8). В семействах Osmeridae, Coregonidae, Pleuronectidae, Bagridae по 3 рода, но у сиговых насчитывается гораздо больше видов (14), чем у корюшковых (5), камбаловых (3), косатковых (5).

Остальные 19 семейств представлены 1-2 родами и 1-4 видами.

В составе ихтиофауны пресных вод ДВР имеются эндемичное (берингское) семейство Dallidae, роды *Dallia* (также берингский), *Salvethymus* и *Preudaspius* (оба региональные эндемики). Эндемичных видов и подвигов, обитающих только на ДВР, довольно много: *Acipenser schrencki*, *Huso dauricus*, *Acanthorhodeus asmussii*, *A. chankaensis*, *Squalidus chankaensis*, *Leuciscus waleckii waleckii*, *L. waleckii tumensis*, *Opsariichthys uncirostris amurensis*, *Phoxinus czekanowskii czerskii*, *Ph. czekanowskii suifunensis*, *Ph. lagowskii oxycephalus*, *Ph. perenurus sachalinensis*, *Ph. perenurus mantschuricus*, *Pseudaspius leptcephalus*, *Rhodeus lighti amurensis*, *Microphysogobio tungtingensis amurensis*, *Cobitis lebedevi*, *C. lutheri*, *Leptobotia mantschurica*, *Catostomus catostomus rostratus*, *Leiocassis brashnikovi*, *L. herzensteini*, *Mystus mica*, *Silurus soldatovi*, *Esox reichertii*, *Dallia admirabilis*, *D. pectoralis*, *D. delicatissima*, *Coregonus anaulorum*, *C. chadary*, *C. subautumnalis*, *C. sardinella kamtschatica*, *C. ussuriensis*, *Thymallus arcticus mertensi*, *Th. grubei*, *Parasalmo mykiss*, *P. penshinensis*, *Salvelinus albus*, *S. andriashevi*, *S. czerskii*, *S. curilus*, *S. elgyticus*, *S. kronocius*, *S. krogiusae*, *S. levanidovi*, *S. neiva*, *S. schmidtii*,

*Salvethymus svetovidovi*, *Cottus poecilopus volki*, *Chaenogobius taranetzi*, *Rhinogobius brunneus lindbergi*, *Channa argus warpachowskii*. Общее число эндемичных видов - 37, подвидов - 15 (табл. 2). Наибольшее число эндемичных видов в семействах *Salmonidae* (13), *Cyprinidae* (5) и *Coregonidae* (4). Причем больше всего видовых эндемиков насчитывается в роде *Salvelinus* (10), а подвидовых - в роде *Phoxinus* (5). В сем. *Cyprinidae* самое большое количество родов (8), имеющих в своем составе эндемичные виды (4) или подвиды (5). В остальных семействах только 1 (чаще) - 3 рода содержат эндемичные виды и подвиды рыб.

Почти половину ихтиофауны составляет группа типично пресноводных рыб - 14 семейств, 56 родов, 84 вида и 12 подвидов. Среди них преобладает сем. *Cyprinidae* (33 рода, 48 видов и 9 подвидов) (табл. 3). Остальные таксоны пресноводной ихтиофауны ДВР относятся к эвригалинным рыбам, способным обитать в воде с различной соленостью. Это представители семейств *Petromyzontidae*, *Acipenseridae*, *Clupeidae*, *Osmeridae*, *Salangidae*, *Lotidae*, *Gasterosteidae*, *Syngnathidae*, *Cottidae*, *Serranidae*, *Mugilidae*, *Gobiidae*, *Pleuronectidae*, *Tetraodontidae*; роды *Tribolodon* (*Cyprinidae*), *Silurus* (*Siluridae*), *Coregonus* и *Stenodus* (*Coregonidae*), *Parasalmo*, *Parahucho* и *Oncorhynchus* (*Salmonidae*): виды *Salvelinus alpinus*, *S. albus*, *S. andriashevi*, *S. curilus*, *S. krogiusae*, *S. levanidovi*, *S. leucomaenis*, *S. malma*, *S. taranetzi* (*Salmonidae*). В данной экологической группе доминируют семейства *Gobiidae* (9 родов, 16 видов), *Salmonidae* (13, 15), *Cottidae* (5, 8) и *Coregonidae* (2, 12). Необходимо отметить, что большинство эвригалинных видов тесно связаны с пресными водами в наиболее важные периоды жизни - размножение, эмбриогенез и ранний онтогенез.

Ихтиофауна пресных вод ДВР характеризуется смешанным обликом не только по устойчивости видов к изменениям солености воды, но и по предпочитаемому термическому режиму водоема, а также по наиболее вероятным климатическим и географическим районам происхождения. С учетом этих особенностей в совокупности с имеющимися палеонтологическими данными и современным распространением групп рыб (Берг, 1948, 1949а, б; Дарлингтон, 1966; Линдберг, 1972; Сычевская, 1976, 1979, 1986, 1988, 1989; Глубоковский, 1995; Богущая, Насека, 1996; Jayaram, 1977; Sawada, 1982; Nelson, 1984) в пресноводной ихтиофауне ДВР возможно (достаточно условно) выделение следующих групп видов.

1. Субарктическая палеарктическая - *Lethenteron kessleri*, *Acipenser baeri*, *Dallia admirabilis*, *D. delicatissima*, *D. pectoralis*, *Coregonus anaulorum*, *C. autumnalis*, *C. lavaretus pidschian*, *C. muksun*, *C. nasus*, *C. peled*, *C. sardinella*, *Stenodus leucichthys nelma*, *Thymallus arcticus pallasi*, *Salvelinus alpinus*, *S. andriashevi*, *S. boganidae*, *S. czerskii*, *S. elgyticus*, *S. taranetzi*, *Salvethymus svetovidovi*, *Lota lota leptura*.

**ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПРЕСНОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЫ  
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

Семейства	Роды	Виды	Подвиды
1. Petromyzontidae	2	4	-
2. Acipenseridae	2	4	-
3. Clupeidae	1	1	-
4. Cyprinidae	34	51	9
5. Cobitidae	4	6	-
6. Balitoridae	1	1	-
7. Catostomidae	1	1	-
8. Bagridae	3	5	-
9. Siluridae	2	2	-
10. Esocidae	1	2	-
11. Dallidae	1	3	-
12. Osmeridae	3	5	-
13. Salangidae	1	1	-
14. Coregonidae	3	14	1
15. Thymallidae	1	2	3
16. Salmonidae	7	28	1
17. Lotidae	1	1	1
18. Gasterosteidae	2	4	-
19. Syngnathidae	1	1	-
20. Cottidae	5	8	2
21. Serranidae	2	2	-
22. Percidae	2	2	-
23. Mugilidae	1	2	-
24. Eleotridae	2	2	-
25. Gobiidae	9	16	1
26. Channidae	1	1	-
27. Pleuronectidae	3	3	-
28. Tetraodontidae	1	1	-
<b>Общее:</b>	<b>97</b>	<b>173</b>	<b>18</b>

2. Субарктическая неарктическая - *Coregonus laurettae*, *Prosopium coulteri*, *P. cylindraceum*, *Thymallus arcticus signifer*, *Cottus cognatus cognatus*.

3. Бореальная палеарктическая - *Lethenteron reissneri*, *Acipenser medirostris*, *A. schrencki*, *Huso dauricus*, *Carassius carassius jacuticus*, *Leuciscus leuciscus baikalensis*, *Phoxinus czekanowskii*, *Ph. perenurus*, *Ph. phoxinus*, *Rhodeus sericeus*, *Tribolodon brandti*, *T. hakonensis*, *T. ezoe*, *Silurus soldatovi*, *Esox lucius*, *E. reichertii*, *Hypomesus japonicus*, *H. nipponensis*, *Coregonus chadary*, *C. subautumnalis*, *C. sardinella kamtschatica*, *C. ussuriensis*, *Th. arcticus mertensi*, *Th. grubei*, *Brachymystax lenok*, *B. savinovi*, *Hucho hucho taimen*, *Parahucho perryi*, *Oncorhynchus gorbuscha*, *O. keta*, *O. masu*, *Parasalmo mykiss*, *P. penshinensis*, *Salvelinus albus*, *S. curilus*, *S. kronocius*, *S. krogiusae*, *S. levanidovi*, *S. leucomaenis*, *S. malma*, *S. neiva*, *S. schmidti*, *Lota lota lota*, *Pungitius sinensis*, *P. tymensis*, *Cottus amblystomopsis*, *C. czerskii*, *C. cf. poccilopus*, *Mesocottus haitej*, *Gymnocephalus cernuus*, *Perca fluviatilis*.

4. Бореальная неарктическая - *Alosa sapidissima*, *Catostomus catostomus*, *Oncorhynchus nerka*, *O. kisutch*, *O. tschawytscha*.

5. Субтропическая сино-индийская - виды родов *Abbottina*, *Acanthorodeus*, *Aphyocypris*, *Carassius*, *Chanodichthys*, *Stenopharyngodon*, *Culter*, *Cyprinus*, *Elopichthys*, *Gnathopogon*, *Gobio*, *Gobiobotia*, *Hemibarbus*, *Hemiculter*, *Hypophthalmichthys*, *Ladislavia*, *Leuciscus*, *Microphysogobio*, *Megalobrama*, *Mylopharyngodon*, *Opsariichthys*, *Parabramis*, *Plagiognathops*, *Pseudaspius*, *Pseudogobio*, *Pseudorasbora*, *Rhodeus*, *Romanogobio*, *Sarcocheilichthys*, *Saugogobio*, *Squalidus*, *Squaliobarbus*, *Xenocypris*, *Cobitis*, *Lefua*, *Leptobotia*, *Misgurnus*, *Nemacheilus*, *Parasilurus*, *Salangichthys*, *Syngnathus*, *Lateolabrax*, *Siniperca*, *Mugil*, *Hypseleotris*, *Percottus*; все виды и роды семейства *Gobiidae*; *Sphaeroides*; виды *Leuciscus waleckii*, *Phoxinus lagowskii*.

6. Тропическая сино-индийская - роды *Leiocassis*, *Mystus*, *Pelteobagrus*, *Channa*.

7. Тихоокеанская (морская) бореальная - *Entosphenus tridentatus*, *Lethenteron japonicum japonicum*, *Osmerus mordax dentex*, *Hypomesus olidus*, *Mallotus villosus catervarius*, *Megalocottus platycephalus*, *Myoxocephalus stelleri*, *Triglopsis quadricornis*, *Platichthys stellatus*, *Pleuronectes pinnifasciatus*.

8. Циркумполярная - *Liopsetta glacialis*.

9. Циркумбореальная - *Gasterosteus aculeatus*, *Pungitius pungitius*.

Анализ родового состава выделенных эколого-географических групп показывает, что в 1-й и 2-й резко доминируют виды и подвиды надсемейства *Salmonoidea* (*Coregonus*, *Prosopium*, *Thymallus*, *Salvelinus*, *Salvethymus*) и *Dalliidae*. В 3-й и 4-й группах *Salmonoidea* по числу видов и родов также самое представительное (*Coregonus*, *Thymallus*, *Brachymystax*, *Hucho*,

**ЭНДЕМИЧНЫЕ ТАКСОНЫ ПРЕСНОВОДНОЙ ИХТНОФАУНЫ  
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

Семейства, роды	Число	
	видов	подвидов
1. Acipenseridae	2	-
Huso	1	-
Acipenser	1	-
2. Cyprinidae	5	9
Acanthorhodeus	2	-
Squalidus	1	-
Opsariichthys	-	1
Leuciscus	1	1
Phoxinus	-	5
Pseudaspius	1	-
Rhodeus	-	1
Microphysogobio	-	1
3. Cobitidae	3	-
Cobitis	2	-
Leptobotia	1	-
4. Catostomidae	-	1
Catostomus	-	1
5. Bagridae	3	-
Leiocassis	2	-
Mystus	1	-
6. Siluridae	1	-
Silurus	1	-
7. Esocidae	1	-
Esox	1	-
8. Dalliidae	3	-
Dallia	3	-
9. Coregonidae	4	1
Coregonus	4	1
10. Thymallidae	1	1
Thymallus	1	1
11. Salmonidae	13	-
Parasalmo	2	-
Salvelinus	10	-
Salvethymus	1	-
12. Cottidae	-	1
Cottus	-	1
13. Gobiidae	1	1
Chaenogobius	1	-
Rhinogobius	-	1
14. Channidae	-	1
Channa	-	1
Общее:	37	15

**КОЛИЧЕСТВО ТИПИЧНО ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ В ИХТИОФАУНЕ  
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

Семейства	Роды	Виды	Подвиды
1. Cyprinidae	33	48	9
2. Cobitidae	4	6	-
3. Balitoridae	1	1	-
4. Catostomidae	1	1	-
5. Bagridae	3	5	-
6. Siluridae	1	1	-
7. Esocidae	1	2	-
8. Dalliidae	1	3	-
9. Coregonidae	1	2	-
10. Thymallidae	1	2	3
11. Salmonidae	4	8	-
12. Percidae	2	2	-
13. Eleotridae	2	2	-
14. Channidae	1	1	-
Общее:	56	84	12

Parahucho, Oncorhynchus, Parasalmo, Salvelinus), но заметно увеличивается доля Acipenseridae (Acipenser, Huso), Cyprinidae (Carassius, Leuciscus, Phoxinus, Rhodeus, Tribolodon), Esocidae, Osmeridae, Gasterosteidae, Cottidae, Percidae. 5-я и 6-я группы содержат подавляющее число видов и родов Cyprinidae, всех Cobitidae, Gobiidae, Bagridae и Eleotridae. 7-я группа состоит исключительно из морских, широко распространенных в северной части Тихого океана Petromyzontidae, Osmeridae, Cottidae, Pleuronectidae. Наконец, 8-я и 9-я группы - весьма малочисленны, они включают широко распространенные виды родов Liopsetta (Pleuronectidae), Gasterosteus и Pungitius (Gasterosteidae). Наибольшее число типично пресноводных рыб в 5-й и 6-й группах (45 родов, 61 вид) при очень незначительной доле эвригалинных рыб. В 1-4-й группах таких рыб существенно меньше - в целом 11 родов и 29 видов; здесь, напротив, доминируют эвригалинные рыбы.

## ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ И ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ НА ЕГО ТЕРРИТОРИИ

Согласно классической схеме зоогеографического районирования России и сопредельных стран на основании распространения пресноводных рыб (Берг, 1933, 1949б), территории ДВР, лежащие к северу от бассейна Амура (примерно в  $56^{\circ}$  с. ш.), входят в состав округов и участков Ледовитоморской (арктическое побережье) и Тихоокеанской (тихоокеанское) провинций Циркумполярной подобласти Голарктики. Южнее находится Амурская переходная область, включающая 4 провинции (рис. 1).

1. Амурская с округами: Амурским (бассейны рек Уда, Тугур, Амур, Шантарские острова, небольшой участок побережья на северо-западе Сахалина) и Сахалинским (восточный и южный Сахалин).

2. Приморская: с округами Приморским (материковое побережье Японского моря к югу от устья Амура до юга Кореи - Пусана и остальное побережье западного Сахалина) и Хоккайдским (о-в Хоккайдо и весь Курильский архипелаг).

3. Корейско-Маньчжурская (западная и южная Корея, верховья рек Ялу и Ляохэ).

4. Японская (острова Хонсю, Сикоку, Кюсю).

Первая провинция полностью, вторая - частично входят в состав ДВР, третья и четвертая расположены вне территории ДВР.

Более детальное районирование южной части ДВР (Амурской переходной области) несколько позднее разработал А. Я. Таранец (1938). Сохранив в своей схеме те же провинции области, которые выделил Л. С. Берг (1933, 1949б), А. Я. Таранец (1938) обосновал введение несколько новых округов в составе Амурской и Приморской провинций, а также изменил (в некоторых случаях довольно существенно) их границы. По мнению этого автора (Таранец, 1938), районирование южной части ДВР на основании распространения пресноводных рыб может быть представлено в следующем виде:

## АМУРСКАЯ ПЕРЕХОДНАЯ ОБЛАСТЬ

### 1. Амурская провинция

Нижнеамурский округ

Среднеамурский округ

Верхнеамурский округ

Верхнеаргунский округ

(все округа провинции расположены в пределах бассейна Амура)

### 2. Приморская провинция

Североприморский округ

Сихотэ-Алинский район

(территория восточного склона Сихотэ-Алиня к югу от прол. Невельского до м. Поворотного)

Западносахалинский район

(территория западного побережья Сахалина к югу от прол. Невельского до м. Крильон)

Южноприморский округ

район Уссурийского залива

район р. Суйфун (р. Раздольная)

район р. Тумень-Ула

Восточносахалинский округ

(территория восточного побережья Сахалина)

Прилиманский округ

(территория бассейнов рек Уда и Тутур)

Округ о-ва Хоккайдо

### 3. Корейско-Маньчжурская провинция

(в границах, принятых Л. С. Бергом)

### 4. Японская провинция

(в границах, принятых Л. С. Бергом)

В обеих схемах районирования южной части ДВР вызывает сомнение отнесение Японской провинции (острова Хонсю, Кюсю и Сикоку) к Амурской переходной области. По мнению Г. У. Линдберга (1947), на которое имеется ссылка в работе Л. С. Берга (1949б. С. 1274), вся фауна типично пресноводных семейств юго-восточной Японии представляет собой целиком дериват ихтиофауны рек Хуанхэ, Янцзы и юго-западной Корен. Поэтому, вероятно, правильнее относить эти территории Японии к Сино-Индийской области в понимании Л. С. Берга (1962). Действительно, сходство ихтиофаун Амурской области и Японской провинции в целом незначительно даже на уровне высших таксонов (подсемейств и выше). Но на уровне родов и видов ихтиофауна Японии отличается от амурской гораздо более высоким уровнем эндемизма (4 эндемичных рода и более 40 эндемичных видов) (Богуцкая, Насека,

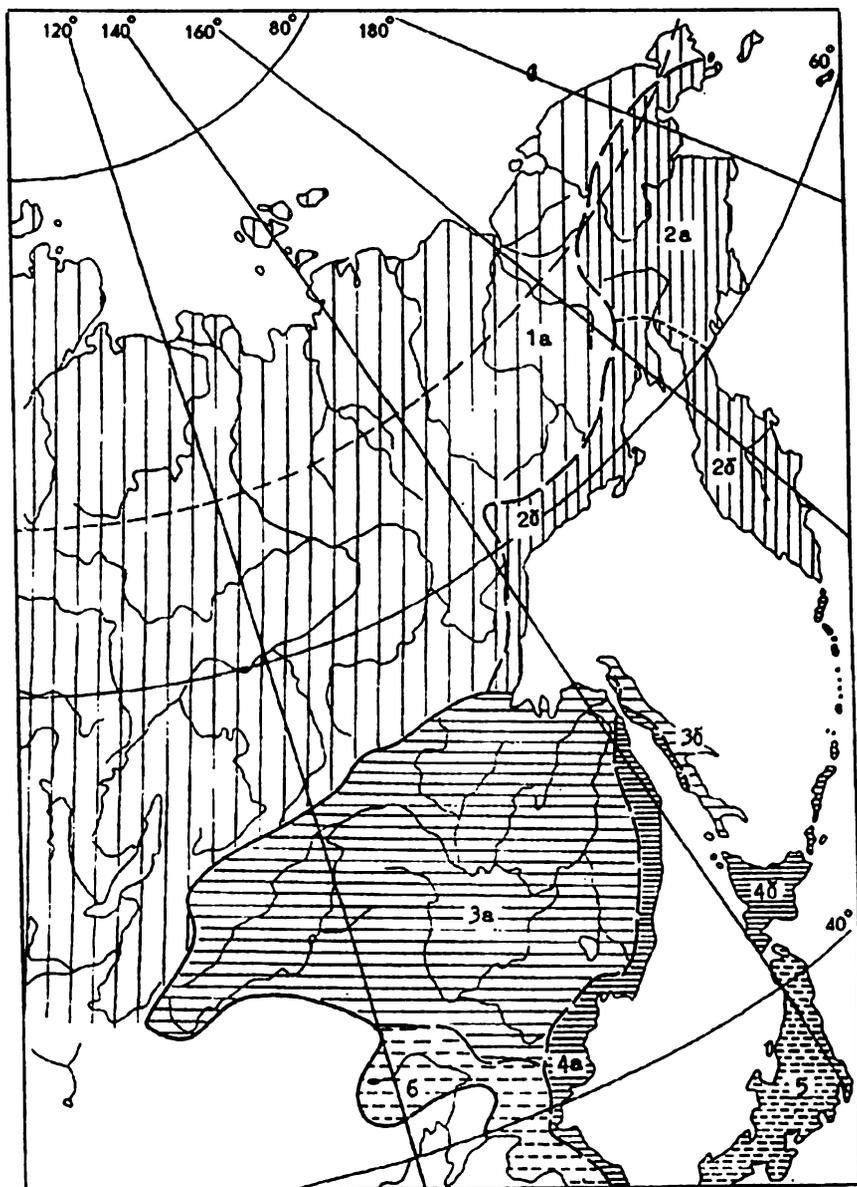


Рис. 1. Зоогеографическое районирование Дальнего Востока России и прилежащих территорий Азии по Л. С. Бергу (19496). Вертикальной штриховкой показаны округа и провинции Голарктической области, горизонтальной - Амурской переходной области. Цифрами обозначены: 1а - Сибирский округ Ледовитоморской провинции; 2а, 2б - Анадырский и Охотско-Камчатский округа Тихоокеанской провинции; 3а, 3б - Амурский и Сахалинский округа Амурской провинции; 4а, 4б - Приморский и Хоккайдский округа Приморской провинции; 5 - Японская провинция; 6 - Корейско-Манджурская провинция

1996; Goto, 1987). Так, из всего числа семейств (48) общими для этих зоогеографических подразделений являются 19, в т. ч. всего 6 семейств типично пресноводных рыб - Cyprinidae, Cobitidae, Bagridae, Siluridae, Eleotridae, Channidae. Из 168 родов - 46 общих, в т. ч. 21 род типично пресноводных рыб (Aphyocypris, Opsariichthys, Phoxinus, Pseudorasbora, Hemibarbus, Cyprinus, Carassius, Misgurnus, Pseudobagrus, Parasilurus, Channa, Cobitis, Gnathopogon, Hypseleotris, Squalidus, Rhodeus, Sarcocheilichthys, Siniperca, Leptobotia). Среди 310 видов - общих 52 и из них всего 13 типично пресноводных рыб (Opsariichthys uncirostris, Aphyocypris chinensis, Phoxinus lagowskii, Pseudorasbora parva, Abbottina rivularis, Hemibarbus labeo, Cyprinus carpio, Carassius carassius, C. auratus, Misgurnus anguillicaudatus, Pelteobagrus fulvidraco, Parasilurus asotus, Channa argus). Как видно из данного перечня, все общие таксоны типично пресноводных рыб Амурской и Японской провинций относятся к субтропической и тропической сино-индийским группам рыб (см. главу I).

Следует отметить, что подавляющее число других таксонов пресноводных рыб Японской провинции рангом от вида и выше также принадлежат к данным группам рыб. Исключение составляют такие семейства, как Petromyzontidae, Acipenseridae, Osmeridae, Salmonidae, Gasterosteidae, Cottidae, Pleuronectidae, представители которых относятся к эвригалинным субарктической и бореальной палеарктической, тихоокеанской бореальной, циркумполярной, циркумбореальной группам рыб, имеющих в большинстве своем очень широкое распространение в Северной Пацифике и даже в Северном полушарии. Эвригалинность представителей перечисленных семейств значительно снижает их ценность для биогеографических построений (Линдберг, 1972), т. к. позволяет только весьма приблизительно оценивать родственные связи между ихтиофаунами районов, пути, направления, сроки расселения и заселения рыбами пресноводных бассейнов.

Вместе с тем отнесение о-ва Хоккайдо к Приморской провинции Амурской области вполне оправдано, т. к. ихтиофауна острова чрезвычайно сходна с ихтиофауной южного Сахалина и содержит те же виды рыб, в т. ч. многие общие типично пресноводные виды (Phoxinus phoxinus, Nemacheilus toni, Lefua costata) (Goto, 1987; Goto, Nakano, 1994).

Может возникнуть резонный вопрос о статусе и принадлежности самой Амурской переходной области, которую Л. С. Берг (1949б, 1962) рассматривал как самостоятельную, не включая ни в одну из зоогеографических областей Северного полушария. По мнению Л. С. Берга (l. c.), Амурская переходная область характеризуется смешением форм, свойственных ледовитоморской провинции, с формами сино-индийского происхождения. К первым относятся роды Lethenteron, Acipenser, Huso, Carassius, Cyprinus, Gobio, Leuciscus, Phoxinus, Rhodeus, Cobitis, Misgurnus, Nemacheilus, Parasilurus,

Silurus, Esox, Hypomesus, Mallotus, Osmerus, Coregonus, Thymallus, Brachymystax, Hucho, Oncorhynchus, Parasalmo, Salvelinus, Lota, Gasterosteus, Pungitius, Cottus, представители которых, или близкие к ним формы и виды, распространены в северной части Тихого океана (в т. ч. несколько видов в Северной Америке), Арктике, Сибири, Центральной и Южной Европе (в приведенной выше классификации большинство из них отнесены к субарктической и бореальной палеарктической и неарктической группам). Хотя некоторые из этих родов сино-индийского происхождения, входящие в их состав широкораспространенные виды, скорее всего, сформировались именно за пределами Амура. Без сомнения, данное положение справедливо для таких близких амурским эндемичным видам Понто-арало-каспийской провинции Голарктики, как *Rhodeus sericeus amarus*, *Misgurnus fossilis*, *Syrpinus carpio*, *Silurus glanis*, *Parasilurus aristotelis*, а также видов родов *Leuciscus*, *Gobio*, *Phoxinus*, *Cobitis*, *Nemacheilus*. Ко второй группе относятся многочисленные представители родов и семейств сино-индийской тропической и субтропической фаун (см. главу I). Поэтому становится понятна логика Л. С. Берга (1949б, 1962) о выделении особого - переходного - типа зоогеографических областей для территорий и речных бассейнов, в которых рыбные сообщества включают таксоны рыб, вселившихся сюда из разных географических центров происхождения и имеющих разный геологический возраст возникновения (см. также главу III). По той же причине нельзя согласиться с мнением Г. В. Никольского (1956), который рассматривает бассейн Амура как границу между Голарктической и Сино-индийской областями, т. к. подобная граница предусматривает наличие четкого географического ориентира (водоразделы, проливы, русла рек) и непонятно, по какому из них производить разграничение этих двух областей Северного полушария. В этой связи уместно вспомнить заключение Ф. Дарлингтона (1966) о том, что границы некоторых областей могут быть выражены нечетко (например, Индо-малайской), поскольку наблюдается взаимное проникновение смежных фаун. Для пресноводных рыб именно в бассейне Амура (и в целом в Амурской переходной области) наблюдается такая «нечеткость», послужившая основанием для выделенной на данной обширной территории специфической переходной области, аналогов которой нет в Северном полушарии.

Предложенная Л. С. Бергом (1933, 1949б) схема районирования ДВР длительное время принималась без изменений. Вместе с тем обширные пространства региона, в частности Северо-Востока России, отдельные районы южной части ДВР оставались крайне слабо изученными в ихтиологическом отношении. В результате фаунистических и таксономических исследований последних десятилетий были получены новые многочисленные данные о пресноводной ихтиофауне отдельных труднодоступных территорий Северо-

Востока России, что потребовало пересмотра существующей и разработки иной схемы районирования Восточной Арктики и Северной Пацифики (Черешнев, 1996). В новой схеме сохранена иерархия зоогеографических подразделений, принятая в российской ихтиологии (Берг, 1949б; Решетников, 1980): высшей категорией является «область», далее следует «провинция», «округ» и «район». Категория «района» соответствует понятию «минимального выдела», т. е. территории, неразделимой далее методами биогеографии (Старобогатов, 1982) и населенной, по крайней мере, одним эндемичным видом (Nelson, Platnick, 1981).

Принципиальные отличия новой схемы районирования от существовавшей ранее заключается в следующем.

Голарктическая область в понимании Л. С. Берга (1962) не является фаунистически единой, а состоит из двух самостоятельных областей - Палеарктической и Неарктической. Независимая эволюция ихтиофаун этих областей (континентов) по палеонтологическим данным существует с конца палеогенового времени (олигоцен) (Сычевская, 1986, 1988), что послужило причиной значительной дивергенции фаун, определившей существенные различия, наблюдаемые в настоящее время. В частности, весьма высокий уровень эндемизма: в Палеарктике среди 97 родов пресноводных рыб эндемичные 57, среди 343 видов эндемиков 296 (Берг, 1949б); в Неарктике из 173 родов эндемичные 128, из 741 вида эндемиков 587 (Atlas..., 1980). Кроме того, в Неарктике из 46 семейств эндемичные 7, есть также эндемичный отряд (Percopsiformes) (Atlas..., 1980). Также показательно, что в фауне сем. Cyprinidae Неарктики, насчитывающей 216 видов, относящихся к 36 родам, нет общих видов и лишь один общий род (Phoxinus) с фауной Cyprinidae Палеарктики (Берг, 1949б; Atlas..., 1980).

Нет оснований проводить географическую границу между областями по Берингову проливу. Резкие фаунистические различия между Палеарктикой и Неарктикой проявляются на территориях крайнего Северо-Востока Азии к востоку от р. Колымы и Аляски и к западу от р. Маккензи.

Эти территории предложено выделить в Берингийскую переходную область (Черешнев, 1996: табл. 2, рис. 8), которая по своеобразию ихтиофауны удовлетворяет требованиям, предъявляемым к переходным областям (Берг, 1962), и характеризуется следующими особенностями:

обитанием эндемичного таксона высокого ранга - сем. Dalliidae (3 вида), эндемичных видов (*Salvelinus andriashevi*, *Coregonus lauretteae*) и форм (реликтовая жилия форма *Gasterosteus aculeatus*);

резко обедненным составом ихтиофауны (негативное свойство) на родовом и, особенно, на видовом уровнях;

смешанным составом ихтиофауны, включающей таксоны, различные

по центрам происхождения и геологическому возрасту возникновения;

большим морфологическим сходством конспецифичных популяций обитающих здесь видов друг с другом, чем с таковыми из сопредельных речных бассейнов Палеарктики и Неарктики.

Выделение Бегингийской переходной области послужило также основанием для разделения единой Тихоокеанской провинции Голарктики, в понимании Л. С. Берга (1962), на самостоятельные Азиатскую и Североамериканскую тихоокеанские провинции. По сходному принципу выделены Евразийская и Североамериканская ледовитоморские провинции (Черешнев, 1996: табл. 2, рис. 8).

Выявление и анализ видового состава рыб большинства речных бассейнов Северо-Востока Азии и сопредельных территорий Азии и Северной Америки позволили провести детальное районирование Восточной Арктики и Северной Пацифики на уровне низшей зоогеографической единицы - «района» (1. с. ).

Сходная ситуация существовала и в южной половине ДВР, хотя эта территория, в силу исторических причин, была несравненно лучше изучена фаунистически, чем северо-восток региона. Тем не менее и здесь в результате исследований последних десятилетий обнаружены и описаны новые формы и виды рыб, выявлен видовой состав ихтиофауны отдельных, неизученных речных бассейнов и районов, уточнены границы распространения многих видов, сделаны номенклатурные и таксономические изменения амурской ихтиофауны (Вронский, 1967; Громов, 1970; Клюканов, 1977; Гриценко, 1974; Гриценко, Костюнин, 1979; Пинчук, 1978, 1992; Васильева, 1988; Васильева, Васильев, 1985; Никифоров и др., 1987, 1993; Никифоров, Гришин, 1989; Парпура, 1989; Парпура, Семенченко, 1989; Зюганов, 1991; Линдберг, Федоров, 1993; Богущая, Насека, 1996). Хотя эти данные не вносят принципиальных изменений в схему районирования южной части ДВР Л. С. Берга (1933, 1949б) и А. Я. Таранца (1938), тем не менее они дают основание для пересмотра границ отдельных округов, провинций и более дробного районирования региона на уровне «района».

Таким образом, зоогеографическое районирование ДВР на основании распространения пресноводных рыб может быть представлено следующим образом (рис. 2, 3).

## I. ПАЛЕАРКТИЧЕСКАЯ ОБЛАСТЬ

Циркумполярная подобласть

Евразийская ледовитоморская провинция

Сибирский округ

Колымо-Индигирский район (1)

Азиатская тихоокеанская провинция

Анадырский округ



Рис. 2. Зоогеографическое районирование северо-восточной части Дальнего Востока России. Вертикальной штриховкой показаны районы Берингийской переходной области, горизонтальной - Палеарктической области. Цифры в скобках обозначают общее число видов рыб в ихтиофауне района, количество эндемиков, количество типично пресноводных рыб. Цифрами обозначены районы: 1 - Колымо-Индигирский (37, 2, 13); 2 - Чаунский (23, 0, 2); 3 - Амгузский (26, 1, 5); 4 - Колычинский (25, 1, 3); 5 - Крайний Восточнучукотский (25, 1, 3); 6 - Конергинский (22, 0, 2); 7 - Анадырский (34, 3, 7); 8 - Корякский (34, 2, 5); 9 - Южнокамчатский (30, 7, 4); 10 - Североохотский (26, 1, 4); 11 - Центральный охотский (29, 1, 9)

Конергинский район (6)

Анадырский район (7)

Камчатско - корякский округ

Корякский район (8)

Южнокамчатский район (9)

Охотский округ

Североохотский район (10)

Центральный охотский район (11)

Южноохотский район (12)

## II. БЕРИНГИЙСКАЯ ПЕРЕХОДНАЯ ОБЛАСТЬ

Берингийская провинция

Восточночукотский округ

Чаунский район (2)

Амгуэмский район (3)

Колючинский район (4)

Центральноберингийский округ

Крайний восточночукотский район (5)

## III. АМУРСКАЯ ПЕРЕХОДНАЯ ОБЛАСТЬ

Амурская провинция

Амурский округ

Шантарский район (13)

Амурский район (14)

Северосахалинский район (15)

Приморская провинция

Приморский округ

Североприморский район (16)

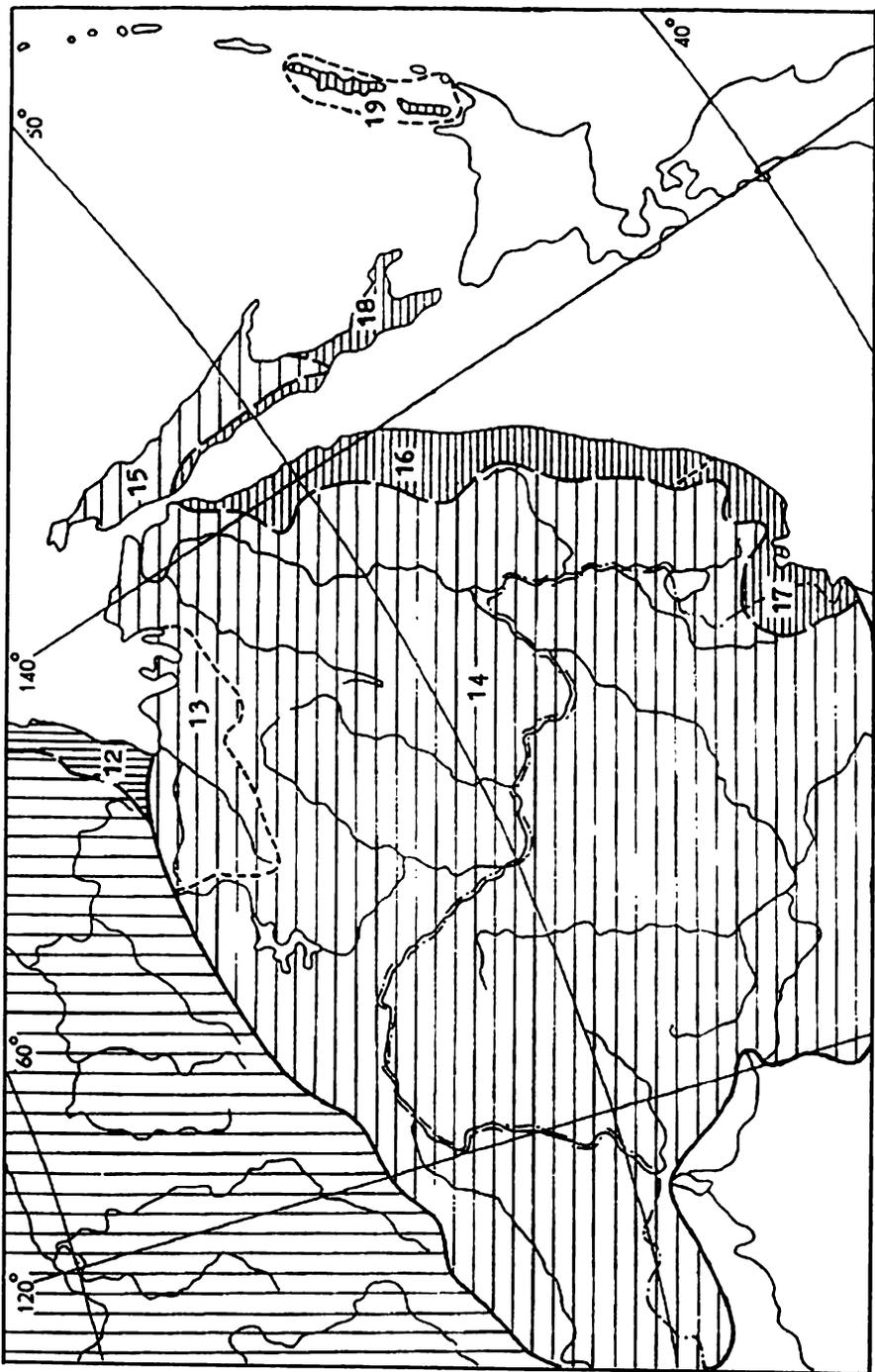
Южноприморский район (17)

Южносахалинский район (18)

Хоккайдский округ

Курильский район (19)

В предлагаемой схеме, в отличие от таковой А. Я. Таранца (1938), сознательно не приведено дробное районирование бассейна собственно Амура, показанного как единый район (Амурский) по следующим соображениям. Хотя еще Л. С. Бергом (1933, 1949б) было обращено внимание на то, что сино-индийские (теплолюбивые) виды рыб обитают главным образом в южных притоках Амура (бассейны рек Уссури, Сунгари), а ледовитоморские (холодолобивые) - в северных (бассейны рек Зеи, Амгунь и др.), последующие исследования показали отсутствие четкой границы и значительное смещение ареалов видов этих группировок (Никольский, 1956; Карасев, 1987), по-видимому, обусловленное циклическими изменениями климата. Среди до-



вольно большой (около 70 видов) группы сино-индийских видов рыб менее трети (около 20 видов) тяготеют к южной части бассейна, выходя, тем не менее, в среднее и нижнее течение Амура. Большинство остальных видов имеют широкое распространение от верховьев до прилиманых участков реки. Отсутствие подобной экологической специализации наблюдается и среди ледовитоморских элементов. Лишь у некоторых эвригаллиных проходных и генеративно морских видов проявляется тенденция к обитанию в районе нижнего течения и лимана Амура. В распространении по бассейну Амура эндемичных видов и подвидов также не наблюдается определенной закономерности.

В поддержку точки зрения Л. С. Берга (1949б, 1962) о необходимости придания Амурско-Маньчжурскому региону ранга самостоятельной области переходного характера недавно привели убедительные аргументы Н. Г. Богуцкая и А. М. Насека (1996), проделавшие таксономический и зоогеографический анализ ихтиофауны оз. Ханки и в целом Амурского бассейна. По мнению авторов, ихтиофауна Амуро-Маньчжурского региона характеризуется четко выраженным переходным характером, а степень выраженности северных и южных границ области приблизительно одинакова при оценке ее по соотношению северных и южных форм рыб. Так, на северной границе встречается 70% северных и 30% южных форм, а на южной соотношение их обратное - 70% южных и 30% северных (Богуцкая, Насека, 1996).

Границы зоогеографических подразделений территории ДВР показаны на рис. 2 и 3, где номера районов соответствуют таковым в предлагаемой схеме (в скобках), и в Приложении 2, характеризующем состав ихтиофауны каждого района. В связи с резкими фаунистическими различиями и для удобства обсуждения рассмотрены и проанализированы отдельно северо-восточная и южная части ДВР. Кроме того, для более полного понимания генезиса ихтиофауны каждого района и крупного региона ДВР привлечены данные по распространению и качественному составу фауны пресноводных моллюсков - группы водных организмов, обладающих сходной с пресноводными рыбами вагильностью, т. е. способностью к расселению преимущественно в пресных водах (Старобогатов, 1970, 1986). Поэтому районирование территории на основании распространения моллюсков в наибольшей степени совпадает с таковым для пресноводных рыб, что отражает общие закономер-

---

*Рис. 3. Зоогеографическое районирование южной части Дальнего Востока России. Вертикальной штриховкой показан Южноохотский район (12) Азиатской тихоокеанской провинции Палларктики, горизонтальной - районы Амурской переходной области. Цифровые обозначения в скобках, как на рис. 2. Цифрами обозначены районы: 13 - Шантарский (41, 0, 15); 14 - Амурский (105, 18, 66); 15 - Северосахалинский (54, 0, 22); 16 - Североприморский (35, 1, 5); 17 - Южноприморский (57, 2, 17); 18 - Южносахалинский (43, 1, 5); 19 - Курильский (29, 0, 0).*

ности путей и факторов формирования их фаун (Старобогатов, 1970, 1979, 1986; Черешнев, 1986, 1996).

## 2. 1. Северо-восточная часть Дальнего Востока России

**1. Колымо-Индибирский район.** Включает бассейны четырех рек Колымо-Индибирской низменности - Индибирку, Алазею, Чукочью и Колыму. Ихтиофауна чрезвычайно однообразная, различия между реками сводятся лишь к отсутствию некоторых реофильных видов рыб в Алазее и Чукочьей. Общее число видов 37, эндемиков - 2 (*Catostomus catostomus rostratus*, *Salvelinus czerskii*), типично пресноводных видов 13. Преобладают лососевидные рыбы семейств *Salmonidae* (3 рода, 7 видов), *Coregonidae* (3,8) и *Thymallidae* (1,1); всего 7 родов и 16 видов. Также относительно многочисленны сибирские карповые (3 рода и 5 видов). Ихтиофауна района в целом носит сибирский облик, но число видов в ней заметно меньше, чем в лежащих к западу крупных сибирских реках - Лене, Енисее и Оби. В реках Колымо-Индибирского района отсутствуют такие виды, как *Acipenser ruthenus* (Обь, Енисей), *Salvelinus drjagini* и *S. jacuticus* (Лена)<sup>1</sup>, *Hucho hucho taimen* (О., Е., Л.), *Coregonus tugun* (О., Е., Л.), *Thymallus arcticus arcticus* (О., Е.), *Rutilus rutilus* (О., Е., Л.), *Leuciscus idus* (О., Е., Л.), *Phoxinus lagowskii* (Л.), *Tinka tinka* (О., Е.), *Gobio gobio cynocephalus* (О., Е.), *G. soldatovi tungussicus* (Л.), *Cobitis granoei* (О., Е., Л.), *Cottus sibiricus* (О., Е., Л.), *S. gobio* (О.). Но во всех трех крупных сибирских реках отсутствует эндемичный голец Черского (*S. czerskii*), а также эндемичный сибирский подвид североамериканского чукучана *Catostomus catostomus rostratus*, ареал которого не выходит за пределы Колымо-Индибирской низменности. По водоразделу между реками Яной и Индибиркой проходит естественная зоогеографическая граница для пресноводных рыб, что обосновывает выделение Колымо-Индибирского района как самостоятельной единицы в зоогеографической структуре сибирской пресноводной ихтиофауны. Вместе с тем все крупные сибирские реки, от Оби до Колымы, населены практически единой фауной рыб - различия между ними сводятся лишь к существованию в некоторых из них эндемичных форм (например, в роде *Salvelinus*), а также разного числа видов. Таксономические различия между широко распространен-

---

<sup>1</sup> Далес - О. - Обь, Е. - Енисей, Л. - Лена.

ными видами из разных рек очень редко достигают подвидового уровня и обычно находятся на уровне различий между локальными формами или группами популяций. Это свидетельствует о геологически весьма молодом возрасте формирования сибирской ихтиофауны и существовании сравнительно недавних генетических связей между речными бассейнами в прошлом. Постепенное обеднение ихтиофауны Сибири к востоку от Оби может косвенно свидетельствовать в пользу преобладающего направления расселения ихтиофаун с запада на восток, тем более что некоторые сибирские виды проникли даже в реки бассейна Тихого океана и в Северную Америку. Такое широтное направление расселения могло успешно осуществляться лишь в периоды мощных регрессий моря в конце третичного - четвертичном периодах, когда на обширном осушенном шельфе Северного Ледовитого океана осуществлялся непосредственный контакт между близлежащими и даже сравнительно удаленными речными системами Сибири и Аляски (Черешнев, 1986, 1996). Древние затопленные ныне подводные долины сибирских и аляскинских рек обнаружены на шельфах многих арктических морей (Карта четвертичных отложений..., 1965). По-видимому, подобным образом могли расселиться все лимнофильные виды, экологически связанные с равнинными участками рек (осетровые, сиговые, карповые, окуневые, щука). Другой путь расселения, но также широтного направления, существовал через тектонически обусловленные перехваты верховьев рек и водораздельные приледниковые озера; такой способ расселения был предпочтителен для реофильных видов рыб (сиг-валек, хариус, чукучан, некоторые карповые, бычки). Фауна пресноводных моллюсков района довольно богатая и разнообразная. Она содержит более 30 видов азиатского, европейского и североамериканского происхождения, в т. ч. несколько эндемиков (Старобогатов, 1986; Богатов, Затравкин, 1990).

**2. Чаунский район.** Реки Чаунской губы, Петтымель и Раучуа. Ихтиофауна имеет также сибирский облик, но резко обеднена по сравнению с Колымо-Индибирской. В прошлом она, несомненно, относилась к колымской ихтиофауне, о чем свидетельствуют ископаемые остатки колымских видов (из позднеплейстоценовых отложений Чаунской губы), ныне отсутствующих здесь: *Catostomus catostomus*, *Esox lucius*, *Perca fluviatilis*, *Carassius carassius*, *Phoxinus phoxinus* (Назаркин, 1992). Число видов 23, эндемиков нет, типично пресноводных видов 2. Преобладают также *Salmonidae*, *Coregonidae*, *Thymallidae* (5 родов, 12 видов). Находки ископаемых колымских видов рыб в Чаунской губе свидетельствуют о том, что расселение сибирских видов на восток происходило при каждой регрессии моря и восстановлении генетических связей между реками (Колымой и Чауном). Но дальше к востоку многие сибирские элементы уже не могли продвинуться, т. к. этому препятство-

вал водораздел между шельфовыми равнинами Восточно-Сибирского и Чукотского морей, возникший в районе прол. Лонга (между о-вом Врангеля и арктическим побережьем Чукотки) (Черешнев, 1986). Вместе с тем одним из убедительных доказательств существования в прошлом более древних генетических связей бассейнов рек Индигирки, Колымы, рек Арктической Чукотки и Аляски, кроме ихтиологических данных (Черешнев, 1986, 1996), является наличие общих видов пресноводных моллюсков: *Cinctina helicoidea*, *C. sibirica*, *Limnaea jacutica*, *Sibirenauta sibirica*, *S. elondata*, *Anisus kamtshaticus*, *A. stroemi*, *Sphaerium capiduliferum*, *S. westerlundii*, *Musculium creplini*, *Lacustrina dilatata*, каждый из которых имеет или азиатское, или североамериканское происхождение (Старобогатов, 1986; Богатов, Затравкин, 1990). Кроме них в позднелайстоценовых отложениях Чаунской губы обнаружены *Limnaea fragilis* и крупный двустворчатый моллюск рода *Beringiana*, живущие ныне в р. Колыме, а также *L. fontinalis*, обитающая в бассейне Верхнего Амура (l. c.).

**3. Амгуэмский район.** Занимает только бассейн р. Амгуэмы. Ихтиофауна наиболее богатая и разнообразная по сравнению с остальными реками Восточной Чукотки. Характеризуется смешанным обликом и включает североамериканские, тихоокеанские и сибирские виды. Число видов 26, эндемик 1 (*Dallia admirabilis*), типично пресноводных рыб 5. Замечательна находка здесь североамериканского карликового валька *Prosopeum coulteri*, амгуэмские популяции которого удалены на тысячи километров от основного ареала вида в Северной Америке (Черешнев, Скопец, 1992). Ихтиофауна выделяется также высоким разнообразием форм у голецов рода *Salvelinus* и у сибирской ряпушки *Coregonus sardinella*. Преобладают лососевидные рыбы тех же семейств (6 родов, 14 видов). В Амгуэмском районе после большого перерыва ареала по арктическому побережью вновь появляются *Prosopeum cylindraceum* (ближайшее местонахождение на западе - р. Колыма, на юге - р. Анадырь) и *Phoxinus phoxinus* (реки Чаун и Анадырь), причем последний не известен к востоку от Амгуэмы, хотя экологические условия водоемов Чукотки повсеместно благоприятны для его существования. Вполне возможно было бы предположить вселение этих реофильных видов через верховья из р. Анадыря, но сравнительно-морфологическое изучение вальков Сибири и Северо-Востока Азии показало, что амгуэмский и анадырский вальки принадлежат к разным популяционным группировкам («арктической» и «бореальной»), которые были обособлены друг от друга генетически, по-видимому, со времен вселения валька в Азию из Северной Америки (Черешнев, 1991). Подобные различия существуют и между амгуэмским и анадырским голянами (неопубликованные данные). Кроме того, амгуэмский и анадырский чирьи, так же, как и вальки, относятся к разным популяционным группиров-

кам «арктической» и «бореальной», соответственно (Черешнев, 1991). Интересно отсутствие в Амгуэме сига-пыжьяна, который существует в близлежащих однотипных реках к востоку (Ванкарем, Ионивеем) и западу (Чаун) от Амгуэмы. Здесь же проходит, по-видимому, западная граница ареала на арктической Чукотке североамериканского слизистого подкаменщика; в бассейне Чауна уже встречается пестроногий подкаменщик, близкий к колымскому. В Амгуэмском районе более половины видов пресноводных моллюсков (6 из 10) распространены также в Северной Америке, т. е. имеют берингийские ареалы (Старобогатов, 1986; Богатов, Затравкин, 1990).

**4. Колочинский район.** Территория арктического побережья Чукотского полуострова между реками Амгуэма и Чегитунь. Ихтиофауна менее разнообразная, чем в Амгуэмском районе, также смешанного облика. Число видов 25, эндемик 1 (*Dallia delicatissima*), типично пресноводных рыб 3. Доминируют лососевидные рыбы тех же семейств (5 родов, 13 видов). В этом районе по бассейну р. Ионивеем проходит восточная граница ареала на арктическом побережье Азии таких видов, как чир *Coregonus nasus*, сиг-пыжьян *C. lavaretus pidschian* и сибирский хариус *Thymallus arcticus* (возможно также омуля *C. autumnalis* и нельмы *Stenodus leucichthys nelma*, если подтвердятся опросные сведения об их обитании в данном районе). Примечательна находка здесь берингийской даллии *Dallia pectoralis* (район оз. Иони) как пример расселения через водораздел из районов основного ареала, лежащего на беринговоморском побережье Чукотского полуострова.

**5. Крайний восточнчукотский район.** Территория побережья Берингова пролива и южной части Чукотского полуострова. Ихтиофауна более разнообразная, чем в предыдущем районе, за счет появления некоторых североамериканских видов. Число видов 25, эндемик 1 (*Salvelinus andriashevi*), типично пресноводных рыб 3. Здесь отсутствуют такие сиговые, как *Coregonus lavaretus*, *C. nasus*, *Stenodus leucichthys nelma*, появляется трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, представленная типичной морской формой и жилой реликтовой, живущей в горячих источниках. Доминируют также лососевидные рыбы (5 родов, 14 видов). В данном районе - единственном на Северо-Востоке Азии - встречаются такие североамериканские виды, как берингийский омуль *Coregonus laurettae*, аляскинский хариус *Thymallus arcticus signifer* и обыкновенный валец, недавно обнаруженный в одной из небольших рек, впадающих в Берингово море несколько южнее Мечигменского залива. Здесь же расположена азиатская часть ареала берингийской даллии (участок побережья от мыса Аччен на юго-западе до р. Инчоун на севере). Обитание всех трех североамериканских видов и берингийской даллии на крайней восточной оконечности Чукотки, острове Святого Лаврентия и полуострове Сьюард, образующих материковое обрамление Малой Берингии (Юрцев, 1974;

Черешнев, 1986), свидетельствует о весьма недавнем разрыве единых ареалов этих видов, восстановившихся в последнюю регрессию моря (Черешнев, 1996). Вероятнее всего, все эти виды обитали в крупном древнем оз. Мерклина, служившем в данное время водосборным бассейном на шельфе Берингова пролива. Здесь же обнаружены общие виды пресноводных моллюсков (*Physa chukchensis*, *Sibirenauta elongata*, *S. sibirica*, *Lymnala atkaensis*, *L. petersi*), известные только с восточного побережья Чукотского полуострова и западного побережья Аляски (Старобогатов, 1986). Примером расселения через перехваты верховьев рек является восточносибирский хариус *Thymallus arcticus pallasi*, проникший из р. Ионивеем в реки Мечигменского залива (но уже при высоком стоянии моря) и в данном районе больше нигде не встречающийся.

**6. Конергинский район.** Южная часть Чукотского полуострова к западу от м. Беринга до западного побережья Залива Креста. Ихтиофауна сходна с предыдущей, но здесь нет североамериканских *Coregonus laurettae*, *Thymallus arcticus signifer*, берингийской даллии, зато обитают - только в р. Эргувесма - такие виды арктической фауны, как *Coregonus lavaretus pidschian* и *Thymallus arcticus pallasi*. Впервые появляется камчатский хариус *Th. arcticus mertensi*. Число видов 22, эндемиков нет, типично пресноводных рыб 2 (подвиды сибирского хариуса). Доминируют, но в меньшей мере, чем в предыдущих районах, лососевидные рыбы (4 рода, 11 видов). Можно утверждать, что здесь, за исключением перечисленных выше видов рыб арктической фауны, обнаруженных только в одном речном бассейне района, сохранились очень немногие представители анадырской ихтиофауны, пережившие синхронное воздействие последнего оледенения и трансгрессии моря в ограниченных рефугиумах. О фаунистическом своеобразии данного района свидетельствует также находка пресноводного моллюска *Physella nuttallini*, встречающегося также на Северо-Западе Аляски, но пока не обнаруженного в других районах Северо-Востока Азии (Старобогатов, 1986).

**7. Анадырский район.** Территория бассейнов рек Анадырского лимана и к югу от него до водораздела с р. Алука. Ихтиофауна наиболее богатая и разнообразная на Крайнем Северо-Востоке Азии. Характеризуется также смешанным обликом с явным преобладанием сибирских (палеарктических) видов (18) над североамериканскими (6). Впервые появляются сибирские *Phoxinus perenurus*, *Ph. phoxinus*, *Esox lucius*, североамериканские *Alosa sapidissima* и *Prosopium cylindraceum*, отсутствующие на Восточной Чукотке. Число видов 34, эндемики - 1 род и 3 вида, типично пресноводных рыб 7. Примечательно высокое разнообразие гольцовых рыб (5 видов), из которых 1 род и 2 вида эндемичные (*Salvelinus elgyticus* и *Salvelinus svetovidovi*), а один вид (*Salvelinus boganidae*) представлен красивыми популяциями, удален-

ными на значительное расстояние от основного ареала на Таймыре. Эти 3 вида составляют эндемичное гольцовое сообщество древнего оз. Эльгыгтыгын. Несколько внутривидовых форм существует у сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Черешнев, 1996). Наиболее представительны лососевидные рыбы (7 родов, 18 видов), составляющие более половины всей ихтиофауны. Показательно отсутствие в Анадыре таких видов колымской ихтиофауны, как якутский карась, сибирский язз, гольян Чекановского, сибирский усатый голец, сибирский чукучан, муксун, пелядь, восточносибирский хариус, ленок, пестроногий подкаменщик и окунь, многие из которых являются реофильными видами и способны расселяться через перехваты верховьев рек. По-видимому, они появились в Колыме позднее того периода, когда возникла связь верховьев Анадыря и Колымы в районе Мечекрыннотвесмской впадины на границе плиоцена и плейстоцена, но существовала очень короткое время (Черешнев, 1996). В дальнейшем ихтиофауна Анадыря развивалась обособленно от сопредельных территорий и пополнялась исключительно за счет эвригалинных полупроходных и проходных видов рыб (миноги, тихоокеанские лососи, гольцы, нельма, корюшковые, колюшковые, слизистый подкаменщик), но уже со стороны моря. Речные бассейны, лежащие южнее Анадыря, содержат те же виды рыб, но их количество существенно меньше, и распространены они мозаично. Так, в р. Туманской нет сига-востряка, нельмы, щуки и озерного гольяна, в Пекульнейской озерно-речной системе кроме этих видов нет также чира и валька, в р. Хатырке - сига-востряка, нельмы, озерного гольяна и валька. Пресноводная малакофауна Анадыря довольно многочисленная и разнообразная, включает 23 вида, в т. ч. 2 вида крупных двустворчатых моллюсков *Beringiana beringiana* и *B. youkonensis*, обитающих также на Аляске. Кроме них еще 5 видов анадырской малакофауны известны в Северной Америке. Остальные виды встречаются в разных районах Северо-Востока Азии (Старобогатов, 1986; Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Затравкин, 1990).

**8. Корякский район.** Территория берингоморского и охотоморского побережий Корякского нагорья и Северной Камчатки. Ихтиофауна в целом сходна с анадырской, но отличается отсутствием на берингоморском побережье гольянов, *Coregonus anaulorum*, *C. nasus*, *C. lavaretus pidschian*, *Cottus cognatus* (последнего также на охотоморском), появлением здесь *Oncorhynchus masu*, *Salvelinus leucomaenis*, *Cottus cf. roecilopus*, *Platichthys stellatus*. Последние 3 вида есть и на охотоморском побережье района. Ихтиофауна охотоморского побережья более сходна с анадырской, чем берингоморского, но в целом сходства между обоими побережьями больше, чем каждого из них с Анадырским районом. Число видов 34, эндемик 1 (*Coregonus subautumnalis*), типично пресноводных рыб 5. Также доминируют лососевидные рыбы (5

родов, 14 видов). Пресноводная малакофауна относительно богатая и разнообразная (14 видов) и содержит виды, живущие в речных бассейнах сопредельных и довольно удаленных территорий (Кольма, Чаун, Амгуэма, Анадырь, материковое побережье Охотского моря, Северная Америка) (Старобогатов, 1986; Богатов, Затравкин, 1990). Интересно отсутствие здесь крупных двустворчатых моллюсков, известных из близлежащих рек к северу и югу от района, хотя, скорее всего, это объясняется его слабой малакологической изученностью.

9. Южнокамчатский район. Занимает всю южную половину Камчатки. Ихтиофауна характеризуется резким преобладанием рыб семейства Salmonidae (3 рода, 14 видов), среди которых в родах *Oncorhynchus* и *Salvelinus* насчитывается по 6 видов. Гольцы в данном районе выделяются большим разнообразием видов и форм. Примечательно присутствие на Камчатке двух эндемичных видов североамериканского рода *Parasalmo* (*P. mykiss* и *P. penshinensis*), отсутствие сиговых, за исключением эндемичной камчатской ряпушки *Coregonus sardinella kamtschatica*, удаленной на значительное расстояние от ареала вида *C. sardinella*. Есть основание считать, что камчатская ряпушка является самостоятельным видом (Куренков, Остроумов, 1965). В данном районе присутствует наибольшее число корюшковых рыб (4 вида). Число видов в ихтиофауне района 30, эндемичных 7, типично пресноводных 4. Именно бедность ихтиофауны типично пресноводными рыбами характеризует в целом данный район. Следует учесть, что из общего числа таких рыб лишь камчатский хариус заселяет два крупнейших речных бассейна района - реки Камчатки и Большой. Три других вида (гольцы - длинноголовый и носатый, камчатская ряпушка) являются локальными эндемиками, обитающими в ограниченных по площади водоемах. Примечательно, что даже многие эвригаллинные виды рыб не смогли заселить пресные водоемы района, в которых экологические условия вполне благоприятны для их обитания. Напротив, пресноводная малакофауна весьма богатая и разнообразная (более 30 видов), с высоким уровнем эндемизма (около 10 видов) (Старобогатов, 1986; Богатов, Затравкин, 1990), что также свидетельствует об обособленном развитии животного населения пресных водоемов данного района.

10. Североохотский район. Занимает территорию материкового побережья к югу от р. Гижиги до р. Ини. Ихтиофауна характеризуется крайней бедностью, особенно типично пресноводными рыбами. Среди них широко распространен только речной голяк *Phoxinus phoxinus*, остальные виды встречаются мозаично, и некоторые реки лишены типично пресноводных рыб. Число видов 26, эндемиков нет, типично пресноводных 4. Эндемичным видом для этого и Пенжинского районов является голец Леванидова *Salvelinus levanidovi*. Преобладают лососевидные рыбы (4 рода, 10 видов). Замечатель-

на находка в реках Тауйской губы амурского эндемика *Huso dauricus*, однако размножение его здесь не отмечено (Черешнев, 1996). Не менее интересен факт обитания в бассейне р. Тауй озерного голяна, не встречающегося ни в одной другой реке материкового побережья Охотского моря к северу до р. Пенжины. В бассейне р. Тауй и близлежащей р. Яны обитают изолированные популяции камчатского хариуса, удаленные на значительное расстояние от основного ареала подвида. Однако в других реках, впадающих также в Тауйскую губу и в р. Яму обитает другой подвид сибирского хариуса - восточносибирский хариус, вселившийся в реки побережья через верховья из р. Колымы. Таким же образом вселились в р. Наяхан обыкновенный валец и налим, неизвестные во всех других реках района. Малакофауна его пресных водоемов относительно богатая (около 20 видов), но содержит исключительно азиатские виды, живущие в сопредельных речных бассейнах (Колыма, Пенжина, Анадырь, Камчатка), в т. ч. несколько эндемичных (Старобогатов, 1986; Богатов, Затравкин, 1990).

**11. Центральный охотский район.** Включает территорию пяти близко расположенных самых крупных рек материкового побережья - Иня, Охота, Кухтуй, Ульбея, Урак. Ихтиофауна самая богатая и разнообразная на побережье, характеризуется смешанным составом. Здесь наряду с широкопросторными в Тихом океане проходными лососевыми, корюшковыми и колюшковыми рыбами впервые на побережье появляются такие сибирские виды, как *Esox lucius*, *Carassius carassius*, *Nemacheilus toni*, *Perca fluviatilis*. Число видов 29, эндемиков 1 (*Salvelinus neiva*), типично пресноводных 9. Наиболее представительны также лососевидные рыбы (4 рода, 10 видов). Вместе с перечисленными сибирскими видами в реках района также встречаются обыкновенный валец, восточносибирский хариус, озерный голян - вся эта большая группа типично пресноводных рыб вселилась сюда, несомненно, через верховья из сопредельных сибирских рек - Колымы, Индигирки и Лены (Черешнев, 1996). Пресноводная малакофауна данного района изучена крайне слабо - отсюда известно всего 4 вида, в т. ч. 1 эндемичный (Старобогатов, 1986; Богатов, Затравкин, 1990).

**12. Южноохотский район.** Расположен на территории материкового побережья между реками Ураком и Удой. Ихтиофауна изучена крайне слабо. Имеющиеся данные свидетельствуют об обитании в коротких горных реках района и их приустьевых пространствах корюшковых, колюшковых рыб и проходных лососевых родов *Oncorhynchus* и *Salvelinus*. Однако в наиболее крупной реке района Улье можно ожидать находки некоторых типично пресноводных рыб. Особенности всех трех районов Охотского округа являются отсутствие сиговых рыб родов *Coregonus* и *Stenodus*, редкая (всего в двух реках побережья) встречаемость валька *Prosopium cylindraceum*, очень

небольшое число карповых и типично пресноводных рыб. В данном отношении Охотский округ сходен с Южнокамчатским районом Камчатско - Корякского округа, где эти особенности выражены еще более резко.

В целом в пресноводной ихтиофауне северо-восточной части ДВР насчитывается 71 вид и 6 подвидов рыб, относящихся к 34 родам и 17 семействам. Эндемики представлены монотипическим семейством Dalliidae, родами Dallia и Salvethymus, 17 видами и 3 подвидами. Наибольшее число эндемиков в семействе Salmonidae - 1 род и 12 видов, причем 9 видов насчитывается в роде Salvelinus; два эндемичных вида и 1 подвид - в роде Coregonus (Coregonidae) и 1 эндемичный подвид - в роде Thymallus (Thymallidae). В остальных 13 семействах эндемичных таксонов нет. Типично пресноводные рыбы (24 вида) составляют треть всей ихтиофауны региона.

В ихтиофауне преобладают лососевидные рыбы трех семейств: Coregonidae (3 рода, 12 видов и 1 подвид), Thymallidae (1 род, 1 вид с 3 подвидами) и Salmonidae (5 родов, 24 вида), т. е. всего 37 видов, 4 подвида, 9 родов. Наибольшее число видов в родах Salvelinus (13), Coregonus (9 и 1 подвид), Oncorhynchus (6). Семейство Cyprinidae насчитывает 3 рода и 5 видов. В остальных семействах по 1 (чаще)-3 родам и такому же числу видов.

Подавляющее число таксонов относится к бореальной палеарктической эколого-географической группе, менее представительны субарктическая палеарктическая, субарктическая и бореальная неарктические, тихоокеанская бореальная, циркумполярная и циркумбореальная. Лишь 1 род (Nemacheilus) имеет субтропическое сино-индийское происхождение, хотя подвид N. Toni, скорее всего, сформировался все же в бореальной зоне Сибири.

Только в Колымо-Индигирском районе Coregonidae численно преобладают над Salmonidae. При продвижении к востоку и в бассейн Тихого океана доля последних возрастает, а первых снижается, особенно резко на Южной Камчатке и материковом побережье Охотского моря. Сходная закономерность наблюдается и в изменении числа типично пресноводных рыб. Напротив, количество таксонов, имеющих североамериканское происхождение, увеличивается к востоку и достигает максимума на Восточной Чукотке (в пределах азиатской части Берингской области).

Следует отметить, что все виды ихтиофауны региона - холодолюбивые рыбы с широким экологическим диапазоном. Большинство из них способно обитать в водоемах разного типа - озерах, медленно- и быстротекущих водотоках, приустьевых пространствах рек. Кроме них в ихтиофауне присутствуют 24 вида, ведущих проходной образ жизни (миноги, калуга, шед, корюшковые, омули, лососи, голец, колюшки), и 5 видов (морские подкаменщики, камбалы), живущие в прибрежных морских пространствах и эстуариях

рек. Примеры крайней экологической специализации очень малочисленны, в самом общем виде они присущи лишь типично пресноводным рыбам, которые могут жить только в пресной воде. Поэтому, учитывая данные обстоятельства, следовало бы ожидать гораздо более широкого распространения видов и однообразного состава ихтиофауны разных рек. Тем не менее наблюдаемое распространение видов на территории региона, напротив, крайне неравномерное, мозаичное и не объяснимо современными климатическими условиями водоемов и экологическими особенностями рыб. Иными словами, у многих видов рыб их фактические ареалы далеко не всегда совпадают с потенциальными, что свойственно не только типично пресноводным, но и большинству эвригалинных рыб. Полное соответствие между шириной ареала и экологическими требованиями рыб наблюдается только у представителей таких эвригалинных семейств, как *Osmeridae*, *Pleuronectidae*, родов *Megalocottus*, *Myoxocephalus*, *Pungitius*, видов *Salvelinus malma*, *Lethenteron japonicum*; в меньшей мере - у *Oncorhynchus keta*, *O. gorbuscha*, *Gasterosteus aculeatus*. Среди типично пресноводных рыб наибольшим ареалом обладает *Thymallus arcticus*, хотя распространение его подвидов далеко не равноценно.

Разумеется, некоторые экологические факторы создают непреодолимые ограничения для распространения отдельных видов рыб. К ним относятся, например, малая экологическая емкость горных рек для крупных видов (*Huso dauricus*, *Acipenser baeri*), отсутствие в таких реках подходящего нерестового субстрата (*Esox lucius*, *Perca fluviatilis*), сочетание низкой температуры воды с высокой соленостью арктических морей (*Gasterosteus aculeatus*), узкая специализация к питанию зоопланктоном и обитанию на большой глубине (*Salvelinus svetovidovi*), промерзание зимой арктических водотоков (проходные лососи и гольцы). Но все же проявление этих ограничений, как правило, имеет конкретный характер для отдельных видов и не объясняет современную картину распространения многих других видов в речных бассейнах региона.

Примечательно также, что далеко не всегда наблюдается соответствие между экологической емкостью, величиной и водностью речного бассейна и числом обитающих в нем видов рыб. Это справедливо только в отношении коротких горных рек региона. Однако для средних и крупных водоемов данная взаимосвязь часто отсутствует. Так, в сравнимых по протяженности и водности реках Амгуэме и Чауне, соответственно, 26 и 23 вида (в т. ч. 5 и 2 типично пресноводных). В более крупной р. Камчатке 23 (1) вида, в еще более крупной Пенжинке - 28 (5) видов, а в р. Кухтуй, заметно уступающей предыдущим рекам, 29 (8) видов. В самой крупной р. Колыме, которая более чем вдвое превосходит Анадырь, число видов рыб лишь ненамного больше - 36 (12) против 34 (7). Очевидно, что существовали также другие, кроме эко-

логических, факторы, определившие современный состав ихтиофауны речных бассейнов и районов региона.

Пресноводная малакофауна северной части ДВР в целом довольно богатая и разнообразная. Она насчитывает около 70 видов моллюсков, в т. ч. 12 эндемиков и такое же число видов, встречающихся, кроме того, в Северной Америке (преимущественно на Аляске) (Старобогатов, 1986; Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Затравкин, 1990). В большинстве случаев наблюдается хорошее совпадение между распространением пресноводных моллюсков и пресноводных рыб, иными словами, сходство речных бассейнов по малакофауне отражает таковое по ихтиофауне. Но имеются и исключения - например, по южнокамчатскому району, где фауна моллюсков гораздо богаче фауны рыб, особенно типично пресноводных. Несомненно, что моллюски, как и рыбы, могут более успешно расселяться лишь при непосредственных контактах речных бассейнов, т. е. в периоды регрессий моря и слияния близлежащих рек на осушенном шельфе. Однако в отличие от рыб - активных пловцов - моллюски не способны расселяться через перехваты верховьев и против градиента (течения). Вероятно, именно этим обстоятельством объясняется полное отсутствие моллюсков в древнем высокогорном оз. Эльгыгытгын на Чукотском нагорье. В то же время, у моллюсков больше способность к переживанию неблагоприятных климатических изменений (например, оледенений), т. к. биотопы их обитания могут быть крайне незначительны по величине. Поэтому моллюски часто обнаруживаются в районах, подвергавшихся оледенениям, которые либо бедны, либо лишены пресноводных рыб, вымерших вследствие похолодания или механического разрушения водоемов сползавшими с гор ледниками. Вместе с тем следует отметить важные физиологические и онтогенетические особенности крупных двустворчатых моллюсков, живущих в пресных водах северной части ДВР (*Dahurinaia middendorffi*, *Beringiana beringiana* и *B. youkonensis*), которые могли способствовать их широкому расселению даже через морские акватории. В первую очередь это относится к видам рода *Beringiana*, которые встречаются в крупных речных водоемах берингоморского побережья региона (реки Камчатка, Хатырка, Анадырь), на Аляске и Алеутских островах. Еще один эндемичный вид этого рода обитает на Северном Сахалине (*B. taranctzi*) (Затравкин, Богатов, 1987). Такой обширный ареал рода необъясним с точки зрения формирования рельефа земной поверхности, истории геологического развития шельфа и перестроек конфигурации речной сети дальневосточных морей в позднем кайнозое (Черешнев, 1986, 1996; Кафанов, 1991). В этой связи одним из возможных объяснений подобного феномена может быть предположение о расселении моллюсков на личиночной паразитической стадии (глохидий) на жабрах проходных рыб, способных преодолевать значительные

морские пространства за относительно короткое время в период летнего нагула. Известно, что глехидии инкапсулируются на жабрах рыб в течение 1 - 2 мес., поэтому морская вода с высокой соленостью не представляет для них опасности в данный период. Среди проходных рыб северной части Тихого океана в наибольшей степени удовлетворяет необходимым требованиям для расселения моллюсков тихоокеанский голец - мальма *Salvelinus malma*. Этот вид повсеместно распространен в бассейнах дальневосточных морей России и по тихоокеанскому побережью Северной Америки. Он способен совершать весьма протяженные (до 1700 км) морские миграции как между континентами (De Cisso, 1992), так и вдоль побережья (Шунтов и др., 1993), обладает достаточно длительным жизненным циклом, размножается и зимует обязательно в пресных водах (Берг, 1948; Савваитова, 1989; Гудков, 1990). Именно здесь велика вероятность заражения мальмы глехидиями, что подтверждается прямыми наблюдениями в оз. Азабачье (Камчатка), где у молоди мальмы длиной 11-15 см обнаружены глехидии, обитающей здесь же *Beringiana youkonensis* (Буторина, 1980), а также в р. Камчатке, где глехидии этого моллюска найдены у взрослых особей жилой и проходной мальмы (Пугачев, 1984). Поскольку роды моллюсков *Dahurinaia* и *Beringiana* считают по происхождению азиатскими (Старобогатов, 1986), а мальма представляет собой филогенетически молодой вид, возникший, скорее всего, также у азиатских берегов (Глубоковский, 1995), это объясняет конфигурацию ареалов моллюсков, повторяющую направление наиболее вероятного расселения мальмы в Северной Пацифике.

## 2. 2. Южная часть Дальнего Востока России

**13. Шантарский район.** Занимает территории бассейнов рек Уды, Тугура и рек Шантарских островов. Ихтиофауна резко отличается от таковой северо-восточной части ДВР и представляет собой обедненную амурскую фауну. Число видов 41, эндемиков нет, типично пресноводных рыб 15 видов. Преобладают *Salmonidae* (5 родов, 9 видов) и *Cyprinidae* (5, 8). Впервые появляются амурские эндемики *Thymallus grubei*, *Coregonus chadary*, *C. ussuriensis*, *Mesocottus haitej*, *Esox reichertii*, а также сибирские виды *Hucho hucho taimen*, *Brachymystax savinovi*, сино-индийские *Ph. lagowskii*, *Cobitis granoei*, *Misgurnus anguillicaudatus*. Пресноводная малакофауна изучена недостаточно, и при дальнейших исследованиях можно ожи-

дать гораздо большего ее разнообразия. Пока же из данного района известно всего 6 видов брюхоногих моллюсков, два из которых эндемичные, а остальные обитают также в бассейне Амура и водоемах Приморья (Богатов, Затравкин, 1990). Здесь также не обнаружены крупные двустворчатые моллюски, многочисленные в бассейне Амура (Затравкин, Богатов, 1987).

**14. Амурский район.** Включает всю территорию бассейна р. Амура. Ихтиофауна отличается весьма значительной численностью, и особенно разнообразием на родовом уровне. По числу видов в Северном полушарии амурская ихтиофауна уступает только р. Миссисипи. Число видов 105 (и 5 подвидов); эндемичные таксоны - 1 род (*Pseudaspius*), 18 видов (*Acipenser schrencki*, *Huso dauricus*, *Acanthorodeus asmussi*, *A. chankaensis*, *Squalidus chankaensis*, *Leuciscus waleckii*, *Pseudaspius leptcephalus*, *Cobitis lebedevi*, *C. lutheri*, *Leptobotia mantschurica*, *Leiocassis brashnikovi*, *L. herzensteini*, *Mystus mica*, *Silurus soldatovi*, *Esox reichertii*, *Thymallus grubei*, *Coregonus chadary*, *C. ussurensis*), 7 подвидов (*Phoxinus czekanowskii* *czerskii*, *Opsariichthys uncirostris amurensis*, *Gobio soldatovi soldatovi*, *Microphysogobio tungtingensis amurensis*, *Rhodeus lighti amurensis*, *Rhinogobius brunneus lindbergi*, *Channa argus wargachowskii*), типично пресноводных рыб 66 видов (более половины всей фауны). Наиболее представительно сем. Cyprinidae (34 рода, 48 видов и 5 подвидов), существенно меньше Salmonidae (5, 11), Cobitidae (5, 5), Osmeridae (3, 5), Bagridae (3, 5), Gobiidae (3, 3). Остальные семейства насчитывают 1-2 рода и такое же число видов. В сем. Cyprinidae самые многочисленные роды *Gobio* (3 вида, 1 подвид), *Phoxinus* (4, 3) и *Chanodichthys* (3 вида), *Sarcocheilichthys* (3). Cyprinidae доминируют и в группе типично пресноводных рыб (47 видов), Salmonidae - среди эвригалинных рыб (8). Период исследования ихтиофауны Амура весьма длительный, насчитывает уже более двух столетий (Никольский, 1956). Тем не менее обнаружение новых для бассейна и науки таксонов рыб (*Rhodeus lighti amurensis*, *Cobitis lebedevi*, *Mystus mica*) (Вронский, 1967; Громов, 1970; Васильева, Васильев, 1985) свидетельствует о том, что ихтиологическая изученность Амура, по-видимому, не окончательная. Поэтому не исключены находки новых видов рыб, особенно в тех группах, которые отличаются мелкими размерами и скрытым образом жизни, а также обитающих в удаленных и труднодоступных притоках Амура. В частности, очень мало известно об ихтиофауне р. Сунгари, расположенной за границей территории России. В добавление к анализу ихтиофауны Амурского района следует упомянуть также о новых для бассейна Амура рыбах, появление которых связано с деятельностью человека: охетобиуса *Ochetobius elongatus* (Kner), пестрого толстолобика *Aristichthys nobilis* (Richardson), обыкновенного судака *Stezostedion lucioperca* (Linnaeus) и обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus (Громов, 1963; Самуйлов, Свирс-

кий, 1976; Сакович, 1985; Карасев, 1987; Богуцкая, 1996; Богуцкая, Насека, 1996), причем окунь феноменально быстро достиг высокой численности в оз. Кенон и подавляет местную - амурскую - фауну рыб (Карасев, 1987).

Фауна брюхоногих и крупных двустворчатых пресноводных моллюсков Амура чрезвычайно богата и разнообразна. Первые представлены 54 видами 16 родов, относящихся к 9 семействам. Вторые, соответственно - 25 видами, 8 родами и 2 семействами. Среди двустворчатых моллюсков очень высокий уровень эндемизма - 23 вида, среди брюхоногих эндемичных 22 вида (более трети всей фауны) (Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Затравкин, 1990). Фауна моллюсков, как и пресноводных рыб, характеризуется смешанным составом. Здесь представлены роды и виды, различные по происхождению, - многочисленные сино-индийские, палеарктические, собственно амурские (эндемичные) (Старобогатов, 1970, 1982). Отдельные районы Амура, расположенные в древних котловинах, также различаются составом и генезисом малакофауны. Так, малакофауна Зейской котловины имеет смешанный состав и включает виды ангарского, колымо-камчатского и верхнеамурского комплексов (Старобогатов, 1982). Это косвенно свидетельствует о существовании древних связей р. Зей с ленским, удским и собственно амурским бассейнами, возникавшими периодически в связи с тектонически обусловленными перестройками гидросети в четвертичное время (Старобогатов, 1982). По мнению Я. И. Старобогатова (1970), по составу малакофауны бассейн Амура и в целом южная часть ДВР (включая Корею) относятся к Синоиндийской области в ранге Маньчжурской подобласти (южная часть ДВР целиком входит в состав Амурской провинции данной подобласти). Границы подобласти совпадают с таковыми Амурской переходной области Л. С. Берга (1949б), но авторы расходятся в трактовке зоогеографической принадлежности и ранга обсуждаемой территории. По-видимому, обе точки зрения правомочны, поскольку генетические связи между фаунами моллюсков должны быть более сильно выражены и консервативны по причине их несравненно худшей, чем у пресноводных рыб, способности к расселению. Тем не менее качественный состав малакофауны Амура так же, как и его ихтиофауны, подчеркивает фаунистическую уникальность этого речного бассейна.

**15. Северосахалинский район.** Включает территорию северо-западного побережья в пределах Амурского лимана до прол. Невельского и восточного побережья Сахалина к югу до зал. Терпения. Ихтиофауна Северосахалинского района, как и Шантарского, представляет собой обедненную амурскую фауну, причем наибольшим сходством с последней отличается прилиманский участок района, тогда как на восточном побережье число амурских видов заметно меньше. Однако появляются несколько видов, неизвестных в ихтиофауне Амура (*Tribolodon brandti*, *T. hakonensis*, *Parahucho pertyi*, *Pungitius*

tymensis, Cottus amblystomopsis, Chaenogobius urotactia). Число видов 54, эндемиков нет, типично пресноводных рыб 22 вида. Преобладают Cyprinidae (15 видов), Salmonidae (8), Osmeridae (5), Gasterosteidae (4). Общие виды (26) для водоемов обоих побережий Северосахалинского района - преимущественно эвригалинные рыбы (*Lethenteron japonicum*, *Acipenser medirostris*, *Huso dauricus*, *Tribolodon ezoe*, *T. hakonensis*, виды рода *Hypomesus*, *Mallotus villosus*, *Osmerus mordax*, *Parahucho perryi*, виды родов *Oncorhynchus*, *Sallivenus*, *Pungitius*, *Gasterosteus aculeatus*, морские Cottidae и Pleuronectidae). Общих же типично пресноводных рыб (8) очень немного (*Carassius auratus*, *Leuciscus waleckii*, *Phoxinus perenurus*, *Rhodeus sericeus*, *Cobitis granoei*, *Misgurnus anguillicaudatus*, *Nemacheilus toni*, *Esox reichertii*). Несомненно, что ихтиофауна восточного побережья района представляет собой обедненную ихтиофауну северо-западного. Следует также отметить, что перечисленные типично пресноводные рыбы, общие для водоемов северо-западного и восточного побережий Сахалина, являются в то же время общими для двух крупнейших рек острова - Тыми, имеющей северное направление стока, и Пороная, текущего в противоположном - южном - направлении (впадает в зал. Терпения). Но верховья этих двух рек расположены чрезвычайно близко друг к другу и отделены низким заболоченным водоразделом. Несомненно, в какие-то периоды существовала связь этих рек именно через их верховья, о чем свидетельствует сходство их ихтиофаун.

Примечательно, что в ихтиофауне Северосахалинского района присутствует практически весь экологический спектр видов, характерных для Амура. Это типичные реофильные (например, *Thymallus grubei*, *Brachymystax lenok*, *Phoxinus phoxinus*), специализированные лимнофильные (*Carassius auratus*, *Cyprinus carpio*, *Stenopharyngodon idellus*), эврибионтные (*Chanodichthys erythropterus*, *Leuciscus waleckii*, *Rhodeus sericeus*), проходные и солоноватоводные (виды родов *Oncorhynchus*, *Coregonus*, *Pungitius*, *Hypomesus*, *Parahucho*), морские (морские Cottidae и Pleuronectidae). Такое разнообразие экотипов рыб объясняют наличием различных, подходящих для их обитания биотопов в пресных водоемах района, что гарантировало успех выживания вселившихся в них рыб (Никифоров, Гришин, 1989).

Пресноводная малакофауна района чрезвычайно бедная - 7-8 видов, из которых 2 эндемичных (*Beringiana taranetzi* и *Lymnaea kafanovi*) (Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Затравкин, 1990). Причины этого феномена неясны, поскольку ихтиофауна района, напротив, довольно богатая, в т. ч. типично пресноводными амурскими видами. Многие же амурские моллюски обитают преимущественно в нижнем течении реки, поэтому они вполне могли бы вселиться в водоемы северного Сахалина во время последней регрессии моря и восстановления непосредственных контактов рек на дне Татарского про-

лива. Не исключено, что пресные водоемы Северсахалинского района все же недостаточно изучены в малакологическом отношении. Но также правомерна и иная точка зрения, рассматривающая пути формирования ихтиофауны района вне связи с восстановлением древней речной системы палео-Амура, включавшего северсахалинские реки (Никифоров, Гришин, 1989).

**16. Североприморский район.** Занимает территорию восточного побережья Приморья и западного Сахалина к югу от прол. Невельского до бух. Ольги в Приморье и оз. Айнского на Сахалине. Ихтиофауна обедненная, представлена в основном эвригалными рыбами; группа типично пресноводных рыб насчитывает всего 5 видов (*Phoxinus lagowskii oxucephalus*, *Lefua costata*, *Nemacheilus toni*, *Thymallus grubei*, *Brachymystax savinovi*). При этом распространение видов данной группы мозаичное, они встречаются не в каждой реке, и только *Nemacheilus toni* обитает на западном побережье Сахалина. Число видов 35, эндемичный 1 подвид (*Cottus poecilopus volki*). Преобладают виды сем. Salmonidae (7), Cottidae (5), Osmeridae (4); Cyprinidae насчитывают всего 2 вида. По справедливому замечанию А. Я. Таранца (1938), фауна типично пресноводных рыб восточного склона Сихотэ-Алиня (материкового побережья Североприморского района) представлена видами, населяющими горные и предгорные притоки Амура по другую сторону водораздела. Исключение составляет *Lefua costata* - обитатель равнинных рек и озер (Никольский, 1956). Сведения о наличии этого вида в данном районе содержатся в работе Г. У. Линдберга (1972), однако последующими исследованиями ихтиофауны североприморских рек (Парпура, 1989; Парпура, Семенченко, 1989) *Lefua costata* не был обнаружен. Западное побережье Сахалина, входящее в Североприморский район, содержит всего 1 вид из группы типично пресноводных рыб - *Nemacheilus toni*. Малакофауна североприморского района еще более бедная (но, может быть, также плохо изученная), чем Северсахалинского, и насчитывает все 3 вида брюхоногих моллюсков при полном отсутствии крупных двустворчатых моллюсков (Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Затравкин, 1990).

**17. Южноприморский район.** Расположен на территории юго-восточного побережья Приморья к югу от бух. Ольги, включает реки зал. Петра Великого и р. Тумыньцзян. Ихтиофауна относительно многочисленная и разнообразная, содержит большую группу амурских видов семейств Cyprinidae (10) и Cobitidae (4). Впервые появляется довольно представительная группа сем. Gobiidae (7 родов, 11 видов). Число видов в фауне 57, эндемичных 2 подвида (*Phoxinus czekanowskii suifunensis* и *Ph. lagowskii oxucephalus*), типично пресноводных рыб - 17 видов. Самые многочисленные семейства Cyprinidae (12), Gobiidae (11), Salmonidae (8). Следует отметить, что в ихтиофауне Южноприморского района содержится 14 видов типично пресновод-

ных рыб, общих с Северсахалинским районом. т. е. больше половины от состава фауны типично пресноводных рыб обоих районов (23 вида). Общими для этих двух районов являются *Carassius auratus*, *Cyprinus carpio*, *Leuciscus waleckii*, *Phoxinus lagowskii*, *Ph. perenurus*, *Ph. phoxinus*, *Rhodeus sericeus*, *Cobitis granoei*, *Lefua costata*, *Parasilurus asotus*, *Esox reichertii*, *Misgurnus auguillcaudatus*, *Nemacheilus toni*, *Percottus glehni*. В то же время в реках Южноприморского района отсутствуют такие виды, живущие в реках Северсахалинского, как *Acanthorhodeus chankaensis*, *Ctenopharyngodon idella*, *Chanodichthys erythropterus*, *Rhodeus lighti*, *Pseudaspius leptcephalus*, *Brachymystax lenok*, *Thymallus grubei*. Все перечисленные виды рыб встречаются также в бассейне оз. Ханка (Самуйлов, Свирский, 1976; Богуцкая, Насека, 1996), вблизи которого на Ханкайской низменности расположены верховные притоки Раздольной - крупнейшей реки южноприморского района. В этой реке состав ихтиофауны самый многочисленный, здесь присутствуют все виды рыб данного района. В других реках района, впадающих в зал. Петра Великого, распределение видов мозаичное, но скоррелировано с величиной речного бассейна - в мелких реках число видов рыб меньше, чем в более крупных (Линдберг, 1972). Особенностью этих небольших рек является отсутствие в них *Cyprinus carpio*, *Esox reichertii* и *Parasilurus asotus*, т. е. видов, имеющих в дефинитивном состоянии крупные размеры тела.

Пресноводная малакофауна Южноприморского района по таксономическому разнообразию и числу видов уступает лишь амурской. Она представлена 19 видами крупных двустворчатых и 30 видами брюхоногих моллюсков (Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Затравкин, 1990). При этом наибольшее число видов рыб встречается также в бассейне р. Раздольной. Чрезвычайно интересен факт, что в малакофауне крупных двустворчатых моллюсков Амура и Южноприморского района нет общих видов, всего лишь один общий подрод, а общность же между этими двумя районами существует только на уровне родов. Все крупные двустворчатые моллюски Южноприморского района являются эндемичными (или условно эндемичными) видами. Также эндемичные подроды *Pseudopotamida*, *Sujfununio*, *Cristariopsis* (Затравкин, Богатов, 1987). Необходимо отметить, что гложидии крупных двустворчатых моллюсков родов *Nodularia*, *Sinanodonta* и *Buldowskia* обнаружены как на типично пресноводных (*Leuciscus waleckii*, *Phoxinus lagowskii*, *Ph. perenurus*, *Esox reichertii*, *Parasilurus asotus*, *Nemacheilus toni*, *Cobitis granoei*, *Lefua costata*, *Gobio gobio*, *Percottus glehni*, *Rhodeus sericeus*), так и на эвригалинных (*Tribolodon brandti*, *Osmerus mordax*) видах рыб в бассейне р. Раздольной (Ермоленко, 1992). Некоторые виды моллюсков из рода *Buldowskia* кроме р. Раздольной имеют обширные ареалы и обитают также на значительном удалении от этой реки - в оз. Хасан, на о-ве Пуяттина и дальше к югу в Корее (Затравкин, Богатов, 1987).

**18. Южносахалинский район.** Включает остальные территории юго-западного и юго-восточного Сахалина. Ихтиофауна обеднена, особенно в отношении типично пресноводных рыб, из общего числа которых (5) лишь 2 (*Phoxinus phoxinus sachalinensis* и *Nemacheilus toni*) - аборигенные виды, остальные - акклиматизированные. Общее число видов 43, эндемичный подвид 1 (*Phoxinus phoxinus sachalinensis*), типично пресноводных рыб - 5 видов. Преобладают виды семейств Salmonidae (8), Gobiidae (8), Osmeridae (5). Пресноводная малакофауна района сильно обеднена (5 видов), но содержит 2 вида крупных двустворчатых моллюсков (*Kunashiria hasonensis*, *K. japonica*), живущих также на южных Курильских островах и в Японии (Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Затравкин, 1990).

**19. Курильский район.** Занимает территории только южных островов Курильской гряды (Кунашир, Шикотан, Итуруп). Ихтиофауна наиболее бедная в южной части ДВР, не содержит ни эндемичных, ни типично пресноводных рыб. Общее число видов 29, среди них преобладают Salmonidae (6), Gobiidae (6), Osmeridae (5). Фауна пресноводных моллюсков района малочисленная (6 видов крупных двустворчатых и 9 видов брюхоногих моллюсков), но все же существенно богаче, чем в Южносахалинском районе. Большинство видов моллюсков встречается также в пресных водоемах Японии (в основном на о-ве Хоккайдо), 1 вид (*Cristaria herculea*) распространен в Амуре (известен с о-ва Итуруп), а другой (*Beringiana beringiana*) имеет весьма обширный ареал, включающий Камчатку, р. Анадырь и Алеутские острова (Затравкин, Богатов, 1987). Факт наличия относительно богатой и разнообразной фауны пресноводных моллюсков в Курильском районе при полном отсутствии здесь типично пресноводных рыб чрезвычайно интересен и трудно объяснить с точки зрения палеогеографии района.

В целом в пресноводной ихтиофауне южной части ДВР, входящей полностью в состав Амурской переходной области, насчитывается 131 вид с 15 подвидами, относящиеся к 89 родам и 24 семействам. Эндемики представлены 1 родом (*Pseudaspius*), 21 видом и 12 подвидами. Эндемичные таксоны имеются в 11 семействах, 25 родах. Наибольшее число их в семействе Cyprinidae - 1 род, 5 видов и 9 подвидов; по два эндемичных вида в родах *Leiocassis* и *Coregonus*; больше всего эндемичных подвидов у видов рода *Phoxinus* - 5. Типично пресноводные рыбы (58 видов) составляют почти половину всей ихтиофауны.

В ихтиофауне преобладают представители семейств Cyprinidae (34 рода, 48 видов, 9 подвидов), Gobiidae (9, 16, 1), Salmonidae (6, 13, 1), Cobitidae (5, 6, 0), Bagridae (3, 5), Cottidae (5, 6, 2). В остальных семействах по 1-3 рода и такому же числу видов.

Больше всего в ихтиофауне таксонов, относящихся к субтропической сино-индийской эколого-географической группе (52 рода, 80 видов). Бореальная палеарктическая группа существенно меньше - 19 родов, 34 вида. Отсутствуют виды обеих субарктических и циркумполярной групп, весьма малочисленны остальные группы. В пресноводной малакофауне южной части ДВР также резко доминируют сино-индийские таксоны при очень высоком эндемизме, особенно на видовом и, в меньшей степени, - на подродовом уровнях (Старобогатов, 1970; Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Затравкин, 1990).

В северных районах Амурской области преобладают представители семейств Cyprinidae (34 рода, 46 видов) и Salmonidae (5, 11) при очень небольшом числе Gobiidae (3, 3). В южных, напротив, доля последних заметно возрастает: в Южноприморском районе соотношение Gobiidae и Cyprinidae примерно одинаковое, а в Южносахалинском и Курильском районах Gobiidae вместе с Salmonidae занимают доминирующее положение.

Число видов в ихтиофауне в целом положительно связано с величиной речного бассейна. Больше всего видов в самом крупном - Амурском речном бассейне, меньше всего - в коротких горных реках восточного склона Сихотэ-Алиня (Приморье), западного Сахалина и Курильских островов. Однако имеются и исключения из этой закономерности. Так, в коротких речках ограниченной территории Северосахалинского района обитает больше видов рыб (54), чем в гораздо более крупных реках Уде и Тугуре (41). Еще больше видов (57) насчитывает ихтиофауна Южноприморского района, реки которого также короткие и маловодные.

Подобная тенденция наблюдается и в распределении фауны пресноводных моллюсков - их больше всего в Амуре, однако на следующем месте стоит Южноприморский район и затем Курильский район, что несколько неожиданно. Строгая корреляция между числом видов типично пресноводных рыб и моллюсков характерна только для Амура. Северосахалинский район, хотя и содержит существенно больше, чем Южноприморский, типично пресноводных рыб, но обладает несравненно менее многочисленной и разнообразной малакофауной, чем последний, а также Курильский район, лишенный типично пресноводных рыб.

Наиболее обширные ареалы у рыб, относящихся к бореальной палеарктической группе (представители родов Phoxinus, Tribolodon, Oncorhynchus, Salvelinus, Cottus), а также к тихоокеанской бореальной (Lethenteron, Hypomesus, Osmerus, Mallotus, Megalocottus, Myoxocephalus, Platichthys, Pleuronectes). Они же обладают широким экологическим диапазоном и способны обитать как в пресной, так и в соленой воде (исключая род Phoxinus). Напротив, рыбы субтропической и тропической сино-индийских групп экологически более специализированы и приспособлены к обитанию в водо-

емах, расположенных в зоне муссонного климата. Наиболее ярко экологические адаптации проявляются в способах размножения. Большинство синоиндийских типично пресноводных рыб мечут икру в толще воды (68% от числа видов данной группы), существенно меньше на растительный субстрат (11), в моллюсков (7), на песке и камнях (14), в гнезда и охраняют икру (7) (Никольский, 1956). При этом более половины видов амурской ихтиофауны обладают порционным нерестом и размножаются летом. Из других адаптивных черт, свойственных данной группе амурских типично пресноводных рыб, следует отметить также некоторые общие принципы окраски тела, особенности питания, анатомии (наличие шипов и колючек), в размерах тела и динамике стада (Никольский, 1956), которые в совокупности довольно значительно отличают этих рыб от представителей бореальной палеарктической группы, сохранивших в Амуре основные экологические адаптации, характерные для них в нативном ареале (например, виды родов *Hucho*, *Brachymystax*, *Coregonus*, *Thymallus*, *Salvelinus* и др. ).

Пресноводная ихтиофауна южной части ДВР носит черты довольно сильной обособленности от ихтиофауны северо-восточной части региона и Сибири. Наибольшее сходство с Северо-Востоком России проявляется у Амурской области на уровне семейств: общими являются *Petromyzontidae*, *Acipenseridae*, *Cyprinidae*, *Cobitidae*, *Balitoridae*, *Esocidae*, *Osmeridae*, *Coregonidae*, *Thymallidae*, *Salmonidae*, *Gadidae*, *Gasterosteidae*, *Cottidae*, *Pleuronectidae*, т. е. 14 из 28 семейств. В меньшей степени ихтиофауны близки на уровне родов: общие роды *Entosphenus*, *Lethenteron*, *Acipenser*, *Carassius*, *Leuciscus*, *Phoxinus*, *Nemacheilus*, *Esox*, *Hypomesus*, *Mallotus*, *Osmerus*, *Coregonus*, *Thymallus*, *Brachymystax*, *Oncorhynchus*, *Parasalmo*, *Salvelinus*, *Lota*, *Gasterosteus*, *Pungitius*, *Cottus*, *Megalocottus*, *Myoxocephalus*, *Platichthys*, *Pleuronectes*, т. е. 25 из 97 родов. И совсем незначительное сходство наблюдается на видовом и подвидовом уровнях. Общими для обоих регионов являются: *Entosphenus tridentatus*, *Lethenteron japonicum*, *L. kessleri*, *L. reissneri*, *Phoxinus czekanowskii*, *Ph. perenurus*, *Ph. phoxinus*, *Nemacheilus toni*, *Hypomesus japonicus*, *H. olidus*, *Mallotus villosus catervarius*, *Osmerus mordax dentex*, *Brachymystax lenok*, *Oncorhynchus gorbusha*, *O. keta*, *O. kisutch*, *O. masu*, *O. nerka*, *Parasalmo mykiss*, *Salvelinus leucomaenis*, *S. malma*, *Lota lota*, *Gasterosteus aculeatus*, *Pungitius pungitius*, *P. sinensis*, *Cottus cf. poecilopus*, *Megalocottus platycephalus*, *Myoxocephalus stelleri*, *Platichthys stellatus*, *Pleuronectes pinnifasciatus*, т. е. 30 из 173 видов (табл. 4).

Величина сходства ихтиофауны северо-восточной и южной части ДВР, оцененная по коэффициенту Серенсена, для семейств равна 63, 4%, для родов 40, 7%, для видов всего 29, 7%. Однако если сравнить ихтиофауны этих двух регионов ДВР только по типично пресноводным рыбам, то сходство

**ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПРЕСНОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЫ  
СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ И ЮЖНОЙ ЧАСТЕЙ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

Семейства	Северо-восточная часть			Южная часть		
	Роды	Виды	Подвиды	Роды	Виды	Подвиды
1. Petromyzontidae	2	4	-	2	4	-
2. Acipenseridae	1	1	-	2	3(2)	-
3. Clupeidae	1	1	-	-	-	-
4. Cyprinidae	3	5	-	34(1)	48(5)	9(9)
5. Cobitidae	-	-	-	4	6(3)	-
6. Balitoridae	1	1	-	1	1	-
7. Catostomidae	1	1	1(1)	-	-	-
8. Bagridae	-	-	-	3	5(3)	-
9. Siluridae	-	-	-	2	2(1)	-
10. Esocidae	1	1	-	1	1(1)	-
11. Dalliidae	1(1)	3(3)	-	-	-	-
12. Osmeridae	3	4	-	3	5	-
13. Salangidae	-	-	-	1	1	-
14. Coregonidae	3	12(2)	1(1)	1	2(2)	-
15. Thymallidae	1	1	3(1)	1	1(1)	-
16. Salmonidae	5(1)	24(12)	-	6	13(1)	1
17. Lotidae	1	1	1	1	1	1
18. Gasterosteidae	2	3	-	2	4	-
19. Syngnathidae	-	-	-	1	1	-
20. Cottidae	4	5	-	5	6(1)	-
21. Serranidae	-	-	-	2	2	-
22. Percidae	2	2	-	-	-	-
23. Mugilidae	-	-	-	1	2	-
24. Eleotridae	-	-	-	2	2	-
25. Gobiidae	-	-	-	9	16(1)	1(1)
26. Channidae	-	-	-	1	1	1(1)
27. Pleuronectidae	2	2	-	3	3	-
28. Tetraodontidae	-	-	-	1	1	-
Общее:	34 (2)	71 (17)	6 (3)	89 (1)	131 (21)	15 (12)

Примечание. Общих семейств - 13, родов - 25, видов - 30; в скобках - количество эндемичных таксонов.

будет еще меньше. Общих типично пресноводных рыб 5 видов: *Phoxinus phoenurus*, *Ph. phoxinus*, *Ph. czekanowskii*, *Nemacheilus toni*, *Brachymystax lenok*, а коэффициент сходства составляет всего 12, 1%. Это понятно, поскольку большинство общих видов для данных регионов относится к эвригалинным рыбам, широко распространенным в бассейнах дальневосточных морей и способным расселяться через морские пространства.

Не менее сильно различаются пресноводные малакофауны северо-восточной и южной частей ДВР, особенно по двустворчатым моллюскам. В этой группе имеется лишь один род и вид (*Beringiana beringiana*), общий для обеих частей ДВР из числа 11 родов и 56 видов всей фауны. Коэффициент сходства для родов составляет 15, 4%, для видов - всего 3, 5%. В фауне брюхоногих моллюсков общими для северо-восточной и южной частей ДВР являются 6 семейств (из 10), 7 родов (из 20) и 13 видов (из 123); значения коэффициента сходства составляет соответственно 66, 7; 50, 0; 22, 8%. В целом для фауны пресноводных моллюсков обеих частей региона коэффициент сходства для семейств составляет 66, 7% (6 общих из 12), для родов 40, 0% (8 из 13) и для видов 14, 7 (14 из 179). Эти данные также весьма наглядно демонстрируют длительное обособленное развитие фауны обитателей пресных вод, обладающих сходной вагиальностью, в северо-восточной и южной частях ДВР. При этом наибольший вклад в общность малакофаун вносят брюхоногие моллюски, которые характеризуются более низкой способностью к расселению, чем крупные двустворчатые. В этом отношении, как ни парадоксально, первые обнаруживают сходство с эвригалинными пресноводными рыбами (но не могут расселяться через морские побережья и акватории), а вторые - с типично пресноводными рыбами (но, по-видимому, могут преодолевать морские пространства на стадии глосидии, паразитируя на жабрах проходных рыб).

Подобная ситуация существует при сравнении ихтиофауны Амурской области с другими речными системами Сибири. В частности, в р. Лене общих с Амуром 22 из 99 родов и 17 из 176 видов. Из числа типично пресноводных рыб общих всего 8 видов, а коэффициент сходства равен 10, 8%. Далее к западу число таких общих видов еще более сильно уменьшается, и в реках Европы имеется очень небольшое количество тех же, что и в Амурской ихтиофауне, типично пресноводных рыб (*Rhodeus sericeus*, *Phoxinus phoenurus*, *Ph. phoxinus*, *Carassius auratus*, *Cobitis granocci*, *Nemacheilus toni*, *Gobio gobio*, *Cyprinus carpio*) (Берг, 1962). Общих с Европой родов у амурской ихтиофауны более чем втрое больше: к перечисленным выше следует добавить *Acipenser*, *Huso*, *Romanogobio*, *Parasilurus*, *Exocoetis*, *Osmerus*, *Mallotus*, *Coregonus*, *Thymallus*, *Hucho*, *Salvelinus*, *Lota*, *Gasterosteus*, *Pungitius*, *Cottus*, *Muoxocephalus*, *Platichthys*, *Pleuronectes*. Но из этого списка только предста-

вители родов *Romanogobio*, *Parasilurus*, *Esox* и *Thymallus* являются типично пресноводными рыбами, все остальные - эвригалинные, большинство из которых имеет широкое (циркумбореальное) распространение в Северном полушарии (Берг, 1948, 1949 а, б). Еще больше в Европейской части Палеарктики близких видов из группы типично пресноводных рыб, причем подавляющее большинство из них характеризуется мелкими размерами тела. Особенно большим разнообразием в европейской и центральноазиатской частях Палеарктики характеризуется род *Nemacheilus*, насчитывающий более 20 видов и подвидов (Берг, 1949 а).

Наибольшее сходство Амурская область обнаруживает с крупными реками Китая - Хуанхэ и Янцзы. Так, из 58 типично пресноводных видов рыб, обитающих в этих трех реках, общими являются 28; кроме них в китайских реках есть еще 5 видов, близких амурским (Линдберг, 1972). Причем все эти типично пресноводные виды относятся к сино-индийской группе. Следует также обратить внимание на факты обитания довольно большой группы общих с Амуром видов типично пресноводных сино-индийских видов рыб в реках Вьетнама (юго-восток Азии) (*Mai Dinh Yen*, 1985), которые встречаются также в реках Китая - Хуанхэ, Янцзы, Японии (без о-ва Хоккайдо) и юго-западной Кореи. К этим видам относятся: *Cyprinus carpio*, *Carassius auratus*, *Hemibarbus labeo*, *H. maculatus*\*, *Mylopharyngodon piceus*\*, *Elopichthys bambusa*\*, *Squaliobarbus curriculus*\*, *Squalidus chankaensis*, *Opsariichthys uncirostris*, *Megalobrama terminalis*\*, *Hypophthalmichthys molitrix*\*, *Saurogobio dabryi*\*, *Cobitis granoei*\*\*\*, *Misgurnus anguillicaudatus*, *Parasilurus asotus*, *Pelteobagrus fulvidraco*, *Siniperca chuatsi*\*\*\*, *Channa argus* (во Вьетнаме другой вид *Ch. asiatica*, живущий также в Японии), *Plagiognathops microlepis*. Кроме них в пресных водах Вьетнама, Китая, Японии и Кореи встречаются такие общие с Амуром роды: *Chanodichthys*\*, *Culter*\*, *Xenocypris*\*, *Rhodeus*, *Acanthorhodeus*\*, *Sarcocheilichthys*, *Microphysogobio*\*\*\*, *Nemacheilus*, *Silurus*, *Percottus*\*. (Звездочкой обозначено отсутствие вида (рода) в Японии, двумя звездочками - наличие в Японии близких видов того же рода). Эти данные свидетельствуют о чрезвычайно обширном распространении сино-индийской фауны типично пресноводных рыб в реках бассейнов Южно-Китайского, Восточно-Китайского, Желтого, Японского и южной части Охотского морей.

## ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ НАХОДКИ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ НА ТЕРРИТОРИИ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ОБЛАСТЕЙ

**Ф**актической основой для понимания истории происхождения и путей формирования биотических сообществ, в т. ч. пресноводной ихтиофауны являются, бесспорно, палеонтологические данные (Сычевская, 1976, 1986, 1988, 1989; Wilson, Williams, 1993). К сожалению, ископаемые находки пресноводных рыб на территории ДВР крайне скудные и относятся преимущественно к плиоцен-плейстоценовому времени.

Вместе с тем палеоихтиологические исследования последних десятилетий в сопредельных районах ДВР - Восточном Казахстане и Монголии - позволили обнаружить в палеогеновых и неогеновых отложениях чрезвычайно интересные скопления остатков древних пресноводных рыб, включающие близкородственные и некоторые современные роды и даже виды, обитающие ныне на территории ДВР (Сычевская, 1979, 1986, 1988, 1989).

Ниже приведен список всех общих и близкородственных родов и видов пресноводных рыб, найденных в ископаемом состоянии на территории ДВР и сопредельных областей Азии (I. с., Лебедев, 1960; Васьяковский, 1963; Назаркин, 1993) (рис. 4).

*Carassius intermedius* Sytchevskaya - Северо-Западная Монголия, Южная Тува. Поздний миоцен - средний плиоцен. Совмещает признаки *C. carassius* и *C. auratus*.

*Carassius carassius* (Linnaeus) - Восточная Якутия (р. Чукочьа), Чукотка (р. Малый Анюй, Чаунская губа). Поздний плиоцен - поздний плейстоцен.

*Syrpinus carpio altaica* Sytchevskaya - Алтайский край. Эоплейстоцен (поздний плиоцен). Занимает промежуточное положение между подвидами «*carpio*» и «*haematopterus*».

*Syrpinus* sp. - Восточное Приморье. Поздний олигоцен - поздний миоцен.

*Squalidus operosus* Sytchevskaya - Монголия. Ранний - средний плиоцен. Наиболее сходен с *S. chankaensis*.

*Gobio declinis* Sytchevskaya - Западная Монголия. Ранний - средний плиоцен.

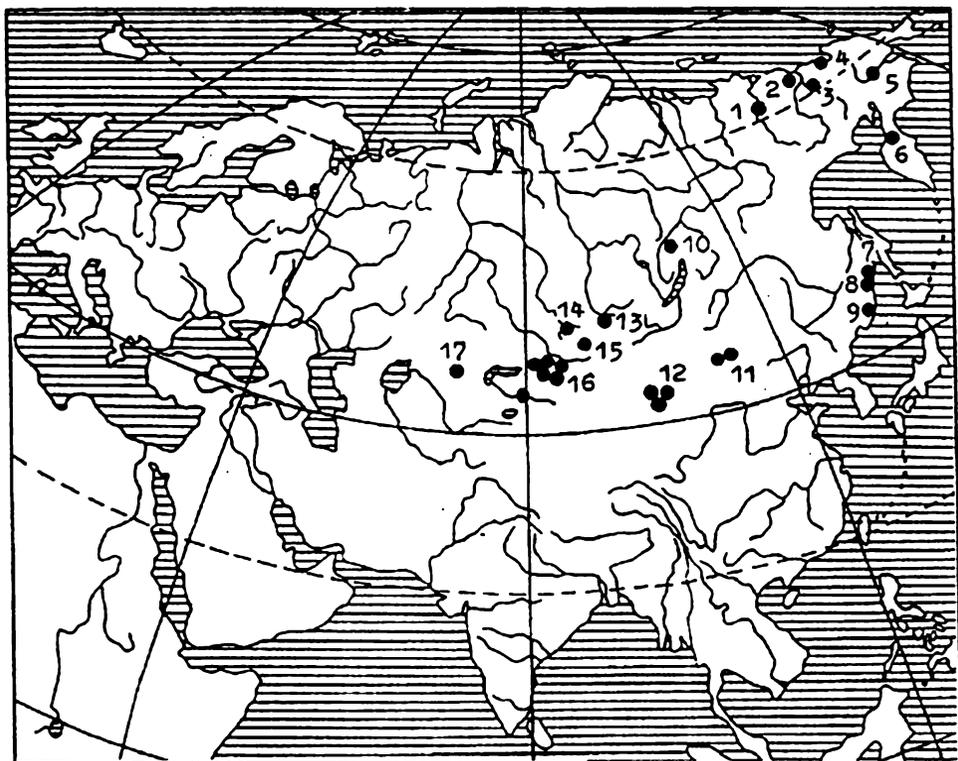


Рис. 4. Местонахождения ископаемых остатков общих и близкородственных икhtiофауне Дальнего Востока России таксонов пресноводных рыб в кайнозойских отложениях Дальнего Востока России, Сибири и Центральной Азии, по Е. К. Сычевской (1976, 1979, 1986, 1988, 1989). *Carassius intermedius* - 13, 15; *C. carassius* - 2, 3; *Cyprinus carpio* - 14; *Cyprinus* sp. - 8; *Squalidus operosus* - 15; *Gobio declinus* - 15; *Hemibarbus nikolskii* - 13; *Hypophthalmichthys* sp. - 8; *Leuciscus* sp. - 14, 16; *Opsariichthys* sp. - 14; *Gnathopogon holiensis* - 15; *Gnathopogon* sp. - 13, 15; *Phoxinus perenurus* - 4; *Pseudorasbora* sp. - 11; *Microphysogobio maritima* - 9; *Squaliobarbus manracus* - 16; *Tribolodon* sp. - 17; *Cobitis* cf. *granoei* - 16; *Nemacheilus* sp. - 17; *Catostomus columnaris* - 17; *C. catostomus* - 1, 4; *Gobiobagrus* sp. - 11; *Bagridae* gen. indent. - 11, 12, 17; *Parasilurus altus* - 13-15; *Silurus* cf. *soldatovi* - 13, 15; *Esox lucius* - 1, 4, 14; *Esox* cf. *reichertii* - 14; *Dallia* sp. - 2; *Coregonus* sp. - 14; *C. cf. sardinella* - 2, 4, 5; *C. cf. nasus* - 2; *C. autumnalis* - 4; *Stenodus* sp. - 8; *Thymallus* cf. *arcticus* - 2; *Brachymystax bikinensis* - 7; *Hucho* sp. - 10; *Oncorhynchus* sp. - 7; *Lota lota* - 1, 2, 4; *Gasterosteus orientalis* - 6; *Gasterosteus* sp. - 8; *Pungitius* - 1, 4; *Perca* sp. - 10, 16; *P. fluviatilis* - 1, 4; *Channa tverdislovi* - 16

*Hemibarbus* (*Acanthogobio*) *nikolskii* Sytchevskaya - Западная Монголия. Поздний миоцен - средний плиоцен.

*Hypophthalmichthys* sp. - Восточное Приморье. Ранний миоцен.

*Leuciscus* sp. - Горный Алтай, Южная Тува, Западная Монголия. Миоцен - плиоцен.

*Opsariichthys* sp. - Горный Алтай. Средний миоцен - ранний плиоцен.

*Gnathopogon holiensis* Sytchevskaya - Южная Тува, Западная Монголия. Средний миоцен - средний плиоцен. Наиболее сходен с *G. strigatus*.

*Phoxinus perenurus* (Pallas, [1814]) - Чукотка (Чаунская губа). Поздний плейстоцен - голоцен.

*Pseudorasbora* sp. - Монголия. Средний - поздний олигоцен.

*Microphysogobio maritima* Sytchevskaya - Южное Приморье. Поздний эоцен - ранний олигоцен. Близок к *M. tungtingensis amurensis*.

*Squaliobarbus manracus* Sytchevskaya - Восточный Казахстан. Средний - поздний миоцен. Близок к *S. curriculus*.

*Tribolodon* sp. - Центральный и Восточный Казахстан. Средний олигоцен.

*Cobitis* cf. *granoei* Linnaeus - Восточный Казахстан. Средний миоцен - ранний плиоцен.

*Nemacheilus* sp. - Киргизия. Поздний миоцен.

*Catostomus columnaris* Sytchevskaya - Восточный Казахстан. Поздний эоцен - ранний олигоцен.

*Catostomus catostomus* (Forster) - Якутия (р. Индигирка), Чукотка (Чаунская губа). Средний - поздний плейстоцен.

*Gobiobagrus* Sytchevskaya - Монголия, Восточная Гоби. Ранний олигоцен. Близок к *Leiocassis* и *Pelteobagrus*.

*Bagridae* gen. indent - Восточный Казахстан, Монголия. Ранний олигоцен.

*Parasilurus altus* Sytchevskaya - Западная Монголия, Горный Алтай. Средний миоцен - средний плиоцен. Сходен с *P. asotus*.

*Silurus* cf. *soldatovi* Nykolsky et Soin - Южная Тува, Западная Монголия. Поздний миоцен - средний плиоцен. Сходен с *S. soldatovi*.

*Esox lucius* Linnaeus - Алтай, Западная и Восточная Сибирь, Чукотка. Плейстоцен.

*Esox* cf. *reichertii* Dybowski - Алтай. Поздний плиоцен.

*Dallia* sp. - Восточная Якутия (р. Чукочьа). Поздний плиоцен.

*Coregonus* sp. - Западная Сибирь, Алтай. Миоцен - плиоцен.

*Coregonus* cf. *sardinella* Valenciennes - Восточная Якутия (р. Чукочьа), Чукотка (р. Анадырь, Чаунская губа). Поздний плиоцен - поздний плейстоцен.

*Coregonus* cf. *nasus* (Pallas) - Восточная Якутия (р. Чукочьа). Поздний плиоцен.

*Coregonus autumnalis* (Pallas) - Чукотка (Чаунская губа). Поздний плиоцен - голоцен.

*Stenodus* sp. - Восточное Приморье. Ранний - средний миоцен.

*Thymallus* cf. *arcticus* (Pallas) - Восточная Якутия (р. Чукочьа). Поздний плиоцен.

*Brachymystax bikiensis* Sytchevskaya - Восточное Приморье. Поздний олигоцен. Очень сходен с *B. lenok*.

*Hucho* sp. - Южная Якутия (Витимское нагорье). Олигоцен - средний миоцен.

*Oncorhynchus* sp. - Восточное Приморье, поздний олигоцен - миоцен. Северная Япония (о-в Хоккайдо), плейстоцен.

*Lota lota* (Linnaeus) - Восточная Якутия. Поздний плейстоцен.

*Gasterosteus abnormis* Gretchina - Сахалин. Средний миоцен.

*Gasterosteus orientalis* Sytchevskaya - Западная Камчатка. Средний миоцен. Близка к *G. aculeatus*.

*Gasterosteus* sp. - Приморье. Поздний миоцен.

*Pungitius hexacanthus* (Schtylko) - Западная Сибирь. Поздний миоцен - средний плиоцен.

*Perca* sp. - Восточное Прибайкалье, Восточный Казахстан, Южная Якутия. Олигоцен - средний миоцен.

*Perca fluviatilis* Linnaeus - Восточная Якутия (р. Индигирка), Чукотка (Чаунская губа). Средний - поздний плейстоцен.

*Channa tverdislovi* Sytchevskaya - Восточный Казахстан. Ранний - поздний миоцен. Сходен с *Ch. argus*.

К этому списку следует добавить находки в раннеплейстоценовых отложениях Японии таких таксонов рыб, как *Oncorhynchus* cf. *masou* (или *O. rhodurus*), *Hemibarbus barbatus*, *Acheilognathus lanceolata* (Uyeno et al., 1975), живущих ныне в водоемах этой страны (Goto, 1987).

Из анализа палеоихтиологических данных следует ряд важных выводов, касающихся происхождения фауны ДВР в целом, а также отдельных видов и родов пресноводных рыб.

1. Такие роды, как *Cyprinus*, *Pseudorasbora*, *Saurogobio*, *Tribolodon*, *Catostomus*, *Gobiobagrus* (и другие представители *Bagridae*), *Brachymystax*, *Oncorhynchus*, *Perca* встречаются в ископаемом состоянии уже в палеогеновом времени.

2. Появление современных видов или близких к ним форм датируется началом - серединой неогена (*Carassius intermedius*, *C. carassius*, *Silurus* cf. *soldatovi*, *Esox lucius*, *E. reichertii*, *Dallia* sp., *Stenodus* sp., *Hucho* sp., *Gasterosteus abnormis*, *G. orientalis*, *Pungitius hexacanthus*, *Perca* sp., *P. fluviatilis*, *Cyprinus carpio*, *Gobio declinus*, *Hemibarbus nikolskii*, *Hypophthalmichthys* sp., *Leuciscus* sp., *Opsariichthys* sp., *Grathopogon holiensis*, *Squaliobarbus manracus*, *Cobitis* cf. *granoei*, *Nemacheilus* sp., *Parasilurus altus*, *Channa tverdislovi*, *Coregonus* sp., *C. sardinella*, *C. cf. nasus*, *C. autumnalis*, *Thymallus* cf. *arcticus*, *Lota lota*).

3. Представители родов *Cyprinus*, *Carassius*, *Gobio*, *Hemibarbus*, *Hypophthalmichthys*, *Opsariichthys*, *Pseudorasbora*, *Gnathopogon*, *Saurogobio*,

*Squaliobarbus*, *Squalidus*, *Tribolodon*, *Catostomus*, *Gobiobagrus*, *Parasilurus*, *Silurus*, *Channa*, *Esox* в ископаемом состоянии известны далеко к западу от современных границ их ареалов - примерно между 60 и 100° в. д. (Сычевская, 1986, 1989) (см. рис. 2) и в настоящее время здесь отсутствуют. Род *Stenodus* также отсутствует в современной ихтиофауне юга ДВР (Приморье), а *Dallia* - в Восточной Якутии; ближайшие районы современного обитания этих форм удалены на тысячи километров от мест ископаемых находок.

4. Напротив, распространение древних и ныне живущих, но найденных в ископаемом состоянии форм и видов родов *Carassius*, *Leuciscus*, *Phoxinus*, *Cobitis*, *Nemacheilus*, *Coregonus*, *Brachymystax*, *Hucho*, *Oncorhynchus*, *Thymallus*, *Perca*, *Esox*, *Catostomus*, *Gasterosteus*, *Pungitius*, *Lota* совпадает с их современными ареалами.

Необходимо также отметить замечательную находку из среднеэоценовых отложений Камчатки самого древнего представителя лососевых рыб *Eosalmo kamchikensis* Sytchevskaya (Сычевская, 1986). Другой вид этого вымершего рода - *E. driftwoodensis* Wilson ранее был описан из отложений такого же возраста, но на противоположном берегу Тихого океана в Британской Колумбии (Wilson, 1977).

Сведения об ископаемых пресноводных моллюсках ДВР намного более скудные, чем о рыбах. Так, из 11 родов крупных двустворчатых моллюсков, обитающих на ДВР, в ископаемом состоянии обнаружены следующие: *Daluginia* - эоценовые и миоценовые отложения западной части Северной Америки, олигоценовые и миоценовые Японии, миоценовые Сибири (Прибайкалье), *Lanceolaria* - юрские, олигоценовые Западной Сибири, миоценовые Прибайкалья; *Cristaria* - олигоценовые и миоценовые отложения Японии, миоценовые Сибири (Прибайкалье); *Aemina* - эоценовые западного побережья Северной Америки (штат Вашингтон); *Sinanodonta* - миоценовые Сибири (Прибайкалье) и Камчатки. Из 20 родов брюхоногих моллюсков малакофауны ДВР в ископаемом состоянии известны *Cincinnati* - плиоценовые отложения, *Juga* - эоплейстоценовые Верхней Лены; *Lymnaea* - верхнемеловые, палеоген-неогеновые, плейстоценовые Северной Азии и Северной Америки (Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Затравкин, 1990). Ареалы большинства ископаемых моллюсков в основном совпадают с ареалами современных представителей этих родов, но некоторые (*Sinanodonta*, *Cristaria*) обнаружены далеко за их пределами.

ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ  
ПРЕСНОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЫ  
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

**М**ногочисленные палеонтологические находки последних десятилетий в Евразии и Северной Америке позволили провести реконструкцию истории формирования пресноводных ихтиофаун этих континентов на протяжении всей Кайнозойской эры (Сычевская, 1976, 1979, 1986, 1989; Smith, 1975, 1981; Uyeno et al., 1975; Tomoda et al., 1977; Wilson, 1977, 1980; Wilson, Williams, 1993; Patterson, 1981; Cavender, 1986; Yabumoto, 1994; Yabumoto, Uyeno, 1994). По мнению Е. К. Сычевской (1986, 1989), совокупность палеоихтиологических данных свидетельствует о том, что в начале кайнозоя в Северном полушарии существовали две зоогеографические области: Амфиокеанская, включавшая Северную Азию и Западную Неарктику, и Амфиатлантическая, которая охватывала Восточную Неарктику и Европу. Общими, типичными семействами амфиокеанской ихтиофауны были Hiodontidae, Catostomidae, Amiidae, длиннотелые многопозвонковые Esocidae, Salmonidae (под Eosalmo). Эта общность была унаследована от позднемиоценового времени, когда между Азией и Северной Америкой осуществлялась связь через Берингийскую сушу. В Северной Америке представители первых трех семейств сохранились и в настоящее время, тогда как в Азии они вымерли (исключая некоторых Catostomidae - китайского автохтонного рода *Muxocyprinus* с одним видом *M. asiaticus* и плиоценового вселенца в Азию североамериканского *Catostomus catostomus*). Существенная перестройка пресноводной ихтиофауны амфиокеанской области на рубеже мезозоя и кайнозоя, по-видимому, была связана с горообразовательными процессами, приведшими к возникновению Гималаев в результате столкновения Индийской и Тибетской континентальных плит около 50 млн лет назад, и распадом океана Тетис (Tapponnier, 1985).

В середине-конце палеогена в ихтиофауне Северной Азии появляются новые доминанты - Esocidae, Cyprinidae, Siluridae, Percidae и др., которые к середине олигоцена вытеснили Hiodontidae, Amiidae, Catostomidae. Но так как к этому времени уже произошел распад Берингии, азиатские Cyprinidae не смогли широко расселиться в Северной Америке. В возникшей новой палеогеографической общности - Палеарктике, обособились две основные широтные подобласти: бореальная Евросибирская и южная Внутриазиатская (переходная). По палеонтологическим данным, южная граница после-

дней зоны прослеживается от Приморья через Амур, Монголию до Восточного Казахстана. По-видимому, к ней же могли относиться территории Северного Китая вплоть до р. Хуанхэ. Основу ихтиофауны Евросибирской биореальной подобласти в позднем палеогене составляли формы, потомки которых в совокупности сформировали население пресных водоемов современных Ледовитоморской и Арало-пonto-каспийской провинций (Сычевская, 1986, 1989).

В неогене Внутриазиатская переходная подобласть простиралась в широтном направлении от бассейна Амура до Южного Средиземноморья. Для бассейна Амура это доказывается современным составом его ихтиофауны, который характеризуется смешением евросибирских и сино-индийских форм. Палеонтологические данные отчасти подтверждают мнение Л. С. Берга (1962) о широком распространении в неогене Северной Азии ихтиофауны китайского облика. В центральной части переходной подобласти ряд сино-индийских элементов (*Gobioninae*, *Corcius*, *Squalidus*, *Acanthogobius*, *Gnathopogon*, *Channidae* и др.) обнаружен далеко за пределами своего современного ареала. Окончательный состав переходной подобласти сложился в миоцене и включал немногочисленные евросибирские *Esox*, *Perca*, *Rutilus*, *Tinca*, *Alburnus*, *Scardinius*, *Silurus* и др.; а также китайские роды, живущие ныне в Сино-индийской и Амурской областях (см. главу II), и обширную группу вымерших эндемичных родов *Cyprinidae*, *Cobitididae*, *Percidae*. В целом число евросибирских и сино-индийских форм было примерно одинаковое, а эндемиков - в 1, 5-2 раза больше (Сычевская, 1986, 1989).

В плиоцен-плейстоцене в связи с усилением тектонической активности, горообразованием и прогрессирующим похолоданием произошли вымирание теплолюбивых, лимнофильных евросибирских и сино-индийских форм в центральной части Внутриазиатской подобласти (Казахстан, Алтай, Монголия) и ее распад, приведший к формированию современных провинций Палеарктики и Амурской переходной области. Последняя является реликтом Внутриазиатской подобласти в современной зоогеографической структуре Северного полушария (Сычевская, 1986, 1989). Таким образом, как следует из палеонтологических данных, смешанный характер Амурской переходной области сложился уже в конце палеогена и в очень малой степени был связан с четвертичным похолоданием (Сычевская, 1979).

Напротив, формирование пресноводной ихтиофауны Ледовитоморской и Тихоокеанской провинций Палеарктики происходило в условиях холодного ледникового климата плейстоцена, который выступал как фактор отбора и определил современный облик ихтиофауны, состоящей из холодолюбивых, в большинстве своем - эвригалинных рыб (*Osmeridae*, *Coregonidae*, *Thymallidae*, *Salmonidae*, *Dalliiidae*, *Cottidae*, *Pleuronectidae*, некоторые

Супринidae, Cobitidae, Gasterosteidae и др. ). В целом это положение согласуется с точкой зрения о геологической молодости ихтиофауны Ледовитоморской и Тихоокеанской провинций в Евразии и Северной Америке, формирование которой завершилось с окончанием последнего плейстоценового оледенения (вюрмское, зырянское, висконсинское) (Берг, 1949б, 1962; Walters, 1955; Lindsey, McPhail, 1986; Черешнев, 1996). Вместе с тем, судя по палеонтологическим данным, систематическому составу, эволюционной продвинутости таксонов, величине ареалов родов и видов, распространению эндемиков, геологический возраст большинства рыб ихтиофауны провинций превышает плейстоценовый (см. главу III). Поэтому можно предположить, что формирование ихтиофауны происходило на протяжении гораздо более длительного времени (плиоцен-плейстоцен) и включало несколько этапов широкого и локального расселения, изоляции, вымирания и дивергенции таксонов рыб.

Таким образом, пресноводные ихтиофауны северо-восточной части ДВР, входящей в Ледовитоморскую и Тихоокеанскую провинции, и южной, относящейся к Амурской переходной области, обладали обособленным и независимым характером развития. Это подтверждается существенными различиями между ними в систематическом составе и структуре ихтиофауны, экологии доминирующих групп рыб и согласуется с палеонтологическими данными. Об этом же свидетельствуют чрезвычайно сильные различия в составе пресноводной малакофауны этих обширных регионов ДВР (Старобогатов, 1970, 1982, 1986; Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Затравкин, 1990). Поэтому целесообразно рассматривать историю формирования ихтиофауны каждого из этих двух крупных регионов отдельно.

В общем виде анализ ихтиофауны северо-восточной и южной частей ДВР приведен в главах I и II. Ниже дан анализ территории и предложены гипотезы (синтез) истории формирования пресноводной ихтиофауны данных регионов и всего ДВР в целом.

#### **4. 1. Северо-восточная часть Дальнего Востока России**

Подробно история геологического развития региона и формирования его пресноводной ихтиофауны рассмотрены ранее (Черешнев, 1986, 1996), поэтому здесь будут отмечены наиболее важные особенности проведенной реконструкции.

Согласно геологическим данным, к концу миоцена на Северо-Востоке Азии уже сложился контрастный рельеф и четко обособились бассейны сто-

ка Арктического и Тихого океанов<sup>2</sup>. В плиоцене существовали все главные области сноса и аккумуляции, выраженные горными системами и окраинными впадинами, а также в общих чертах сформировалась речная сеть. Плиоцен характеризовался регрессивными условиями и возникновением широкой связи между Азией и Северной Америкой в районе Берингии (Черешнев, 1996: рис. 3, А). Субаральная обстановка была свойственна также Чукотскому аваншельфу, трансарктическим поднятиям Менделеева и Ломоносова и охотоморскому шельфу, имеющим кору континентального типа. На обширных шельфовых пространствах простирались мощные древние речные системы, фрагменты затопленных долин которых обнаружены на шельфах всех морей, омывающих регион. Гипотетическая речная сеть плиоцена региона могла состоять из крупного Сибирско-Аляскинского речного комплекса, включавшего реки Колымо-Индигоирской низменности, арктической Чукотки и западного склона Аляски. Большим юго-восточным притоком этого комплекса была р. Юкон, текущая на север через каньон Геральда. Устье Сибирско-Аляскинского речного комплекса располагалось вблизи северной части Чукотского аваншельфа. Довольно мощная речная система существовала в районе шельфа Анадырского залива, но основное направление стока р. Анадыря и ее притока р. Белой было в Охотское море через Анадырско-Пенжинскую низменность. С запада в Анадырско-Пенжинский речной комплекс впадала речная система (Тауйско-Ямский комплекс), протекавшая в восточном направлении через Тауйскую и Ямскую низменности, а с востока - с северо-западного побережья Камчатки. Небольшие речные системы имели реки западного побережья Охотского моря и Восточной Камчатки (район пролива Литке) (Черешнев, 1996: рис. 3, А).

На границе плиоцен-плейстоцена в результате оживления тектонической деятельности по периферии арктического и берингоморского побережий Берингии произошли обширные опускания, которые привели к погружению Чукотского аваншельфа, юго-западной части Берингии и южной охотского шельфа. Поэтому во все последующие регрессии моря Сибирско-Аляскинский речной комплекс уже не существовал и был представлен Колымо-Индигоирской и Чукотско-Аляскинской (в районе Берингова пролива) независимыми речными системами. В связи с возникновением водораздела в центре Анадырско-Пенжинской низменности Анадырь и Пенжина обрели современное направление стока. Таким же образом распался на две изолированные речные системы Тауйско-Ямский речной комплекс (Черешнев, 1996: рис. 3, Б).

---

<sup>2</sup> В данном разделе опущены многочисленные ссылки на литературные источники по палеогеографии Северо-Востока Азии и приберингийских территорий, поскольку необходимая библиография по данному вопросу содержится в опубликованных ранее работах (Черешнев, 1986, 1996).

По-видимому, крупные регрессии моря среднего плиоцена и раннего плейстоцена были геогидрократическими, т. е. обусловленными неотектоническими процессами (Линдберг, 1972), поскольку самые крупные оледенения на Северо-Востоке Азии и Аляски, определившие в дальнейшем гляциоэвстатические колебания уровня моря, происходили в середине–конце плейстоцена.

Плиоценовая регрессия сменилась на границе плиоцена и плейстоцена мощным подъемом уровня вод океана, который затопил приморские низменности до высот 400–700 м (Восточная Чукотка), 180 м (бассейн р. Анадырь), 150 м (Западное Приохотье). По Колымо-Индигирской низменности море проникало до подножия горных хребтов. На Аляске уровень моря поднимался на 30–60 м. Различная высота трансгрессии в отдельных районах региона и Берингии объясняется неодинаковой тектонической активностью отдельных участков побережий, в частности наиболее высокой на Восточной Чукотке.

Плейстоценовый период характеризовался неоднократным развитием крупных оледенений и колебаний уровня моря, амплитуда которых, однако, уже была намного меньшей. Развитие оледенений происходило из постоянных центров, во многих местах ледники выходили на шельф и контактировали с отступающим морем. Самые мощные ледники сетчатого типа покрывали Охотско-Колымский водораздел, горные и предгорные районы Камчатки, Корякии, Центральной и Восточной Чукотки. Свободными от ледников оставались низовья крупных рек, обширные приморские и внутриконтинентальные низменности. С середины плейстоцена Анадырский залив уже существовал в виде, близком к современному. В периоды позднеплейстоценовых регрессий моря уровень его понижался до изобат 55–60 м, при этом на Чукотском шельфе возникал обширный морской залив, а в центре Берингова пролива существовало крупное пресноводное озеро, служившее водосбором рек противоположных берегов пролива и о-ва Св. Лаврентия. Древние речные системы восстанавливались также на северокамчатском и охотоморском шельфах, но они были уже гораздо менее мощными, чем в плиоценовое время (Черешнев, 1996: рис. 4). С окончанием последнего оледенения связаны перестройки только верховых участков рек (вершинные и боковые перехваты на водоразделах, переливания рек в сторону тектонических межгорных впадин и приледниковых озер). Несмотря на прогрессирующее с конца плиоцена похолодание, климат региона в целом оставался благоприятным для обитателей пресных водоемов и, скорее всего, не оказал существенного влияния на формирование ихтиофауны.

Анализ современного распространения общих и близкородственных типично пресноводных рыб Северо-Востока Азии и Аляски<sup>3</sup> показывает,

<sup>3</sup> *Perca fluviatilis*, *P. flavescens*, *Thymallus arcticus pallasi*, *Th. arcticus signifer*, *Th. arcticus mertensi*, *Dallia pectoralis*, *Phoxinus phoxinus*, *Ph. neogacus*, *Esox lucius*, *Prosopium coulteri*, *P. cylindricum*, *Catostomus catostomus*.

что оно необъяснимо при существующем положении береговой линии, а на шельфах морей не обнаружены следы соединения подводных долин чукотских и аляскинских, восточнокамчатских, североохотских рек (Черешнев, 1996: рис. 4, 6, А, Б). Почти все перечисленные виды имеют широкие разрывы ареалов или внутри континентов, или между ними, хотя климатические условия речных бассейнов повсеместно благоприятны для обитания этих и большинства других, в т. ч. эвригалинных рыб. Учитывая, что типично пресноводные рыбы региона различаются географией и геологическим возрастом происхождения, но способны расселяться в пределах только пресных вод, их современное распространение объяснимо лишь при признании наличия у них в прошлом единых, непрерывных азиатско-аляскинских или внутрирегиональных ареалов. На это же указывают и палеонтологические данные. Но, как следует из 2-го положения биогеографического «Правила взаимного определения» Г. У. Линдберга (1972), подобные ареалы предполагают генетические связи (соединения) между смежными речными системами в пределах ареалов видов. Хотя такие соединения не прослеживаются на шельфах, т. к. подводные долины обрываются у края материкового слоя, их ориентация все же позволяет предполагать слияние рек в прошлом. В частности, на Чукотском аваншельфе, занимавшем в плиоцене более высокое положение, а также на шельфах Берингова и Охотского морей. Соответственно, наиболее благоприятные условия для расселения рыб были в течение крупной плиоценовой регрессии моря. Именно тогда по древним речным системам Берингии происходило самое массовое (по числу таксонов и, видимо, популяций) расселение рыб. Из Азии в Северную Америку вселились предковые формы североамериканских ряпушек, достигшие Великих Озер и образовавшие здесь «букет видов», а также предковые формы североамериканских *Coregonus clupeaformis*, *Phoxinus neogaeus*, *Perca flavescens*, *Thymallus arcticus signifer*. Вместе с ними вселилась *Esox lucius*, оставшаяся таксономически единой на обоих континентах. В обратном направлении (в Азию) проникли североамериканские виды: *Catostomus catostomus*, образовавший на востоке региона (в реках Колыме и Индигирке) эндемичный подвид; *Prosopium cylindraceum*, достигший правых притоков р. Енисея, и *P. coulteri*, пока найденный только на Чукотском полуострове. В плиоцене азиатские мигранты рыб превосходили по числу североамериканских, что отмечено также для наземных млекопитающих (Шер, 1971), пресноводных моллюсков (Старобогатов, 1986), растений (Юрцев, 1974, 1981). Это объясняется наличием в Северной Америке значительного свободного экологического пространства, возникшего при вымирании теплолюбивой третичной фауны и флоры под воздействием начавшегося глобального похолодания (I. с.).

Вселение следующей группы азиатских видов, большинство из которых эвригалльные рыбы (*Stenodus leucichthys nelma*, *Coregonus autumnalis*, *C. sardinella*, *C. nasus*, *C. lavaretus pidschian*, возможно *Lota lota leptura*), произошло, вероятно, позднее, поскольку их распространение ограничено только Аляской. По-видимому, в плиоцене в реках арктического побережья Берингии уже были широко распространены предковые формы гольцов рода *Salvelinus*, а в южной части - плиоценовые формы лососей родов *Oncorhynchus* и *Parasalmo*, а также *Osmeridae* и *Gasterosteidae*.

Также в плиоцене, но не по шельфовым рекам, а по тектонически обусловленным перехватам верховьев рек, произошло вселение из бассейна р. Колымы в Анадырско-Пенжинский речной комплекс целой группы видов, впоследствии проникших в южные районы региона: предковые формы *Coregonus anaulorum*, *Thymallus arcticus mertensi*, виды - *Coregonus nasus*, *Prosopium cylindraceum*, *Esox lucius*, *Lota lota*, *Phoxinus perenurus*, *Ph. phoxinus*. Наиболее широко при этом распространился *Thymallus arcticus mertensi*, достигший рек Камчатского полуострова и вместе с *Phoxinus perenurus* вселившийся в бассейн р. Тауй на северо-западном побережье Охотского моря. Ареалы остальных видов значительно меньше и ограничены главным образом Южной Корякией и северо-восточной Камчаткой. Родственные связи и пути расселения камчатской ряпушки *Coregonus sardinella kamtschatica* неясны, но, скорее всего, она проникла на Западную Камчатку таким же путем. Одним из возможных районов вселения из Колымы в Анадырь могла быть высокогорная Мечекрыновтвеевская впадина с одноименной рекой (Черешнев, 1996: рис. 7). Значительный участок этой реки (около 100 км) в прошлом принадлежал крупному притоку р. Колымы - бассейну р. Малого Аноя, но в плиоцене он был перехвачен верховьями р. Анадыря (Белый, 1993). Скорее всего, именно к этому же времени относится проникновение в оз. Эльгыгытгын, имевшем связь с р. Мечекрыновтвеем в данном районе, предковой формы *Salvelinus elgyticus* и популяции *S. boganidae*. Судя по геологическому возрасту оз. Эльгыгытгын (3, 5-4, 0 млн лет), в нем уже мог обитать эндемичный *Salvethymus svetovidovi* - возможно, единственный реликт поздне-третичной пресноводной ихтиофауны региона, близкий к гипотетическому предку всего рода *Salvelinus* (Черешнев, 1996). Судя по отсутствию в Анадыре многих типично пресноводных, реофильных видов рыб, обычных в Колыме (*Catostomus catostomus*, *Perca fluviatilis*, *Brachymystax lenok*, *Thymallus arcticus pallasi*, *Phoxinus czekanowskii*, *Cottus poecilopus*), перехват участка р. Малого Аноя произошел катастрофически быстро, что привело к вселению в р. Анадырь только тех форм и видов колымских рыб, которые в тот момент находились в данном участке реки. Впоследствии ни в одном другом районе водораздела между бассейнами Колымы и Анадыря таких соедине-

ний не происходило, иначе колымские реофильные виды, которые в настоящее время заселяют притоки Колымы до самых верховьев, смогли бы вселиться в р. Анадырь, чего, как известно, не произошло.

Трансгрессия на границе плиоцена и плейстоцена восстановила связь между океанами в районе Берингова пролива и одновременно разрушила единые ареалы пресноводных рыб. По-видимому, именно в этот период проникла в бассейн р. Пенжины предковая форма *Coregonus subautumnalis*, в реки охотморского побережья - *Cottus cf. roecilopus*, который впоследствии широко расселился по Сибири и Европе. Открытие Берингова пролива позволило впервые вселиться в Арктику и достигнуть Атлантики автохтонным тихоокеанским *Osmerus* и *Mallotus*. В новых условиях они образовали североатлантические виды *Osmerus eperlanus*, *O. spectrum* и подвиды *O. mordax mordax*, *Mallotus villosus villosus*. По арктическому побережью расселилась *Hypomesus olidus*, от которой возникли ее жилые формы и популяции. Но в противоположном направлении вселенцев было больше: предковые формы гольцов арктической группы, близкие современному *Salvelinus alpinus*, от которых произошли *S. taranetzi*, *S. krogiusae*, *S. levanidovi*, а также предковые формы тихоокеанской группы рода *Salvelinus*, образовавшие *S. malma* и ее подвиды, *S. confluentus* (на североамериканском побережье), *S. curilus*, *S. leucomaenis*, эндемиков Кроноцкого озера *S. kronocius* и *S. schmidti*. По-видимому, вместе с гольцами в бассейн Берингова моря могла проникнуть предковая форма *Coregonus laurettae* - вида, близкого к *C. autumnalis*, а также *Stenodus leucichthys nelma*, *Coregonus lavaretus pidschian*, *C. sardinella*, *C. nasus*, *Lota lota*. Хотя три последние вида способны были вселиться и через верховья Колымы и Анадыря, скорее всего их инвазия в Берингово море была неоднократной на протяжении плейстоцена, о чем, в частности, свидетельствует таксономическое разнообразие *C. sardinella* на Чукотке и Аляске (Черешнев, 1990).

Во время раннечетвертичной и последующих плейстоценовых регрессий моря восстанавливались ареалы рыб на ограниченных участках побережья и шельфа, где могло быть слияние только смежных рек. Так, в бассейны рек Залива Креста проникли из Анадыря *Thymallus arcticus mertensi* и *Coregonus sardinella*, в реки восточной оконечности Чукотского полуострова из Аляски - *Th. arcticus signifer*, *Coregonus laurettae* и *Cottus cognatus cognatus*, впоследствии широко расселившийся на Восточной Чукотке; здесь же восстанавливался единый чукотско-аляскинский ареал *Dallia pectoralis*. Из р. Пенжины в р. Таловку проникли *Coregonus subautumnalis*, *C. nasus*, *C. anaulorum*, *Prosopium cylindraceum*, *Thymallus arcticus mertensi*, *Esox lucius*, *Phoxinus phoxinus*, *Lota lota leptura* (Черешнев, 1996: рис. 7).

В периоды плейстоценовых оледенений водоразделы были блокированы ледниковыми щитами, и возможность расселения для рыб через пе-

рехваты смежных верховьев рек и приледниковые озера появилась лишь с окончанием последнего оледенения. Таким путем *Thymallus arcticus pallasi* проник из р. Ионивеем в бассейн рек Мечигменской губы Берингова моря, а в обратном направлении вселилась *Dallia pectoralis*. Этот же хариус вместе с *Coregonus lavaretus pidschian* и *Lota lota leptura* заселили из р. Ванкарем в р. Эргувеем, впадающую в Анадырский залив. В р. Хатырку из р. Великой проникли *Coregonus sardinella*, *Thymallus arcticus mertensi*, *Esox lucius*, *Phoxinus phoxinus*, *Lota lota leptura*. Из р. Индигирки через водораздел вселились в бассейн Охотского моря в реки Охоту и Кухтуй сибирские *Phoxinus phoxinus*, *Ph. perenurus*, *Perca fluviatilis*, *Carassius carassius jacuticus*, *Nemacheilus toni*, *Esox lucius*, *Salvelinus neiva*, *Thymallus arcticus pallasi*; последний вид, но уже из Колымы смог проникнуть в реки Яму, Олу, Армань. Также из Колымы вселились в р. Наяхан (оз. Нерка) *Prosopium cylindraceum*, *Lota lota leptura*, *Phoxinus phoxinus*, однако здесь отсутствует *Thymallus arcticus pallasi*. Обширная территория западной Камчатки на протяжении плейстоцена была изолирована от сопредельных территорий севера и востока мощными ледниками, а с запада морскими пространствами, поэтому отсутствовали возможности для заселения ее типично пресноводными и многими эвригалными рыбами (Черешнев, 1996: рис. 2).

В тех районах региона, где оледенения были синхронны с трансгрессиями, происходило полное уничтожение речных экосистем и их обитателей, что объясняет мозаичность ареалов многих пресноводных рыб. Рефугиумы для них в эти критические периоды находились в Колымо-Индигирской, Амгуэмской, Анадырской, Пенжинской, Центральнокамчатской, Тауйской низменностях. Эти районы играли роль центров сохранения реликтовой ихтиофауны и морфоэкологической дивергенции видов рыб. Их значение как центров расселения ихтиофаун было крайне ограниченным, поскольку они на протяжении плейстоцена сохраняли постоянную конфигурацию и направление стока, близкие к современным. В этом отношении противоположным примером является бассейн р. Юкон - крупнейший рефугиум пресноводных рыб на Аляске. На протяжении плейстоцена он неоднократно менял направление стока с северного (в межледниковья) на южное (во время оледенений), поэтому состав ихтиофауны западного побережья Аляски от Бристольского залива на юге до р. Колвилл на севере удивительно однообразен, особенно типично пресноводных рыб (Черешнев, 1996: рис. 4).

С окончанием последнего оледенения и подъемом уровня моря до современного происходит окончательное формирование ареалов эвригалных *Osmeridae*, *Oncorhynchus*, *Parasalmo*, *Salvelinus*, *Cottidae*, *Gasterosteidae*, *Pleuronectidae*, многие из которых представлены мигрирующими видами.

Именно в водоемах-рефугиумах в настоящее время наблюдается наибольшее количество видов и численность популяций этих рыб (Черешнев, 1996: рис. 7). В общих чертах (и даже в деталях) с данной схемой расселения пресноводных рыб совпадают основные направления и временные рубежи расселения пресноводных моллюсков на северо-восточной части ДВР. По мнению Я. И. Старобогатова (1986), по меньшей мере 4 раза в районе Берингии происходил взаимный обмен пресноводных малакофаун Палеарктики и Неарктики. Первый этап расселения относится к раннеплиоценовому времени, когда из Неарктики в Палеарктику проникли виды рода *Musculium* и вид *Lymnaea nuttaliana*, а в обратном направлении - виды родов *Dahurinaia* и *Beringiana*. В позднем плиоцене в Азию вселились *Sibirinauta elongata*, *Lymnaea petesi* и *Planorbella subcrenata*, в Северную Америку - сибирские виды *Lymnaea dilatata* и *L. sibirica*. В раннем плейстоцене на северо-восток Азии проникли неарктические *Cincinna helicoidea*, *Physa jennesi*, *Ph. chukchensis*, *Sibirinauta sibirica* и *Anisus substroemi*. Наконец, в позднем плейстоцене на северо-восточную Чукотку вселились из Аляски *Lymnaea atkaensis*, *L. petersi*, *Physella nuttallii* (Старобогатов, 1986). Безусловно, все пути расселения перечисленных видов могли пролегать только по древним речным системам шельфа Берингии. Однако существовали возможности вселения моллюсков и через перехваты смежных верховьев рек. В этом случае могли иметь место межбассейновые связи между Анадырем и Колымой, Анадырем и Пенжиной, реками Залива Креста и низовьями Анадыря, верховьями Колымы и реками охотоморского побережья (Старобогатов, 1986). Подобно пресноводным рыбам, наибольшее число и разнообразие видов пресноводных моллюсков сконцентрировано также в водоемах-рефугиумах северо-восточной части ДВР.

Таким образом, магистральные пути расселения пресноводных рыб (а также пресноводных моллюсков) на Северо-Востоке Азии и в целом в Арктике и Субарктике пролегали в основном в широтном направлении - в пределах одного или между двумя континентами. Поэтому на протяжении всего кайнозоя отсутствовала или же была крайне слабой генетическая связь речных бассейнов и, следовательно, ихтиофаун (и малакофаун) между северо-восточной и южной частями ДВР, что согласуется с биогеографическими и палеогеографическими данными.

## 4. 2. Южная часть Дальнего Востока России

Как следует из анализа ихтиофауны Амурской переходной области, в ней сино-индийские по происхождению таксоны рыб резко преобладают над группами иного происхождения как по числу семейств, так и родов и видов. Следовательно, расселение рыб в бассейн Амура происходило из более южных речных бассейнов сопредельной территории Китая, т. е. в меридиональном направлении. В общем виде реконструкция истории формирования пресноводной ихтиофауны области, по представлениям Г. У. Линдберга (1972), выглядит следующим образом.

В конце третичного времени, когда восточная окраина Азии занимала высокое положение, в бассейн Амура вселилась большая группа сино-индийских видов и предковых форм эндемиков его современной ихтиофауны. Проникновение рыб могло произойти или через перехваты верховьев рек Хуанхэ и притока Амура - р. Сунгари, или при непосредственном слиянии Хуанхэ и Амура на суше, существующей на дне Японского моря. Эта древняя ихтиофауна была представлена преимущественно лимнофильными (равнинными) формами рыб. Мощная трансгрессия на границе плиоцена и плейстоцена, достигавшая высоты 200 м над современным уровнем моря, превратила бассейн Амура в ряд крупных подпруженных пресных озерных водоемов, возникших в Амуро-Амгуньской, Удиль-Кизинской, Средне-Амурской, Верхне-Сунгарийской и Ханкайской низменностях. Эти озера выполняли роль убежищ и, возможно, центров формообразования рыб, поскольку все эндемики Амура сино-индийского происхождения встречаются на участках реки, лежащих выше высоты данной трансгрессии, а также в оз. Ханке. Эти эндемики и являются остатками древней ихтиофауны Амура, тогда как остальные равнинные виды не смогли приспособиться к обитанию в полугорных реках (притоках Амура) и вымерли.

Во время раннечетвертичной регрессии уровень моря понизился до изобаты 300 м и вновь обнажились обширные шельфовые пространства дальневосточных морей. Амур в это время через депрессию в районе озер Кад и Кизи по Татарскому проливу с севера протекал по территории Японского моря и соединялся с Хуанхэ далеко на юге в районе Корейского пролива. В Амур с запада и востока впадали реки противоположных берегов Японского моря, в т. ч. из зал. Петра Великого (р. Раздольная). Древняя речная система Хуанхэ на юге включала в себя также реки п-ова Корея и южных Японских островов. В настоящее время затопленные долины древних речных систем, бывших в прошлом продолжением современных рек, обнаружены на многих

участках шельфа Японского, Желтого и Восточно-Сибирского морей. Именно в это время амурская ихтиофауна широко расселилась в реки восточного склона Сихотэ-Алиня, западного побережья Сахалина и Японских островов. В данную регрессию в единой древней речной системе Хуанхэ существовала общая ихтиофауна, в которой особенно широко была представлена группа равнинных рыб.

Следующая трансгрессия вновь затопила низинные участки рек, но в меньшей степени, т. к. ее высота не превышала 80-100 м. Вновь произошло вымирание видов рыб, экологически связанных с медленным течением полноводных рек, а также коротких горных и полугорных рек, лежащих ниже высоты трансгрессии. Более пластичные виды смогли мигрировать в верхние участки рек, где в новых условиях они претерпели изменения и сохранились в качестве подвидов исходных форм (на материковом побережье Японского моря) или видов (на о-ве Хоккайдо). В бассейне Амура опять возникли обширные пресные водоемы низменностей. Эти условия были благоприятны также для расселения рыб между соседними водоемами через верховья. Озеро Ханка имело сток не только в бассейн Амура, но и в р. Раздольную (зал. Петра Великого).

Последняя плейстоценовая регрессия была менее мощной (до изобаты 200 м), и в этот период восстанавливались связи ихтиофаун только между близлежащими реками (например, в зал. Петра Великого). Амур изменил направление стока и через низовья Амгуни впадал в Охотское море где-то восточнее Сахалина. В состав речной системы Амура входили Уда, Тугур, реки материкового склона Охотского моря к западу и югу от р. Тауй, Северного Сахалина, Тымь и Поронай. Соответственно, виды амурской ихтиофауны получили возможность широко расселиться в пределах древней Амурской речной системы.

Последняя трансгрессия установила современный уровень моря, разрушила единые речные системы шельфа и зафиксировала состав пресноводной ихтиофауны рек региона, а также ареалы рыб.

В целом предложенная Г. У. Линдбергом (1972) гипотеза формирования пресноводной ихтиофауны Амурской области не вызывает принципиальных возражений, особенно что касается влияния высоты трансгрессий на возникновение эндемичных таксонов рыб. Вместе с тем новые данные по палеонтологии, палеогеографии и распространению рыб в южной части ДВР позволяют критически пересмотреть основные положения гипотезы относительно характера изменения гидросети региона, путей расселения рыб и формирования ихтиофауны отдельных рек и районов.

Прежде всего следует обратить внимание на тот факт, что подавляющее большинство видов типично пресноводных рыб ихтиофауны Амура, которые в

настоящее время встречаются на Сахалине, Северо-Восточном и Южном Приморье, реках Шантарского района, экологически связаны с текучими водами (*Acanthorodeus chankaensis*, *Chanodichthys erythropterus*, *Gobio gobio*, *G. soldatovi*, *Leuciscus waleckii*, *Phoxinus czekanowskii*, *Ph. lagowskii*, *Ph. perenurus mantschuricus*, *Ph. phoxinus*, *Rhodeus sericeus*, *Cobitis granoei*, *Lefua costata*, *Misgurnus anguillicaudatus*, *Nemacheilus toni*, *Parasilurus asotus*, *Esox reicherti*, *Thymallus grubeii*, *Brachymystax lenok*, *B. salnovi*) или же способны обитать в широком диапазоне экологических условий (*Carassius auratus gibelio*, *Stenopharyngodon idella*, *Cyprinus carpio*, *Rhodeus lighti*, *Percottus glehni*). В бассейне Амура они распространены или в верхнем - среднем течении реки, или по всему бассейну (Никольский, 1956). Кроме того, почти все эти общие для Амура и сопредельных бассейнов виды рыб в дефинитивном состоянии обладают очень небольшими размерами тела и лишь немногие из них - средние или крупные рыбы (l. c. ). Следовательно, для обитания таких небольших рыб, экологически связанных с верховьями рек, достаточны небольшие биотопы в речных водоемах. Соответственно, эти рыбы способны легко распространяться через перехваты верховьев рек и высокогорные озерные водоемы при изменениях направления стока.

Поэтому картина расселения типично пресноводных рыб из Амура в реки сопредельных территорий может быть представлена в несколько ином виде, чем у Г. У. Линдберга (1972). В частности, вызывает возражения характер древней гидросети Амура в период последней регрессии моря. Хотя в ихтиофауне рек северо-западной части охотоморского побережья есть общий с Амуром вид *Nemacheilus toni* (р. Охота), здесь же обитают такие сибирские виды, как *Carassius carassius*, *Esox lucius*, *Prosopium cylidraceum*, *Thymallus arcticus pallasi*, *Perca fluviatilis*. Все они вполне могли бы вселиться в Амур при наличии генетических связей между этими речными бассейнами во время последней регрессии. В свою очередь амурская ихтиофауна могла бы быть представлена в охотоморских реках гораздо большим числом видов. Эти биогеографические данные не позволяют предположить возможность соединения охотских рек с Амуром и показывают, что все перечисленные сибирские виды, включая *Nemacheilus toni*, проникли в бассейн Охотского моря через верховья из рек Индигирки и Колымы. К тому же соединение охотоморских рек и Амура исключалось наличием провала дна Охотского моря в данном районе, лежащем на глубине более 200 м, а древняя четвертичная береговая линия в периоды регрессий располагалась именно у края шельфа на данной глубине (Кулаков, 1972, 1980; Каплин, 1982).

Далее, для объяснения присутствия амурских видов в реках Уде и Тугуре также не обязательно признание их связи с Амуром во время последней регрессии на шельфе Охотского моря. Палеогеографические данные свидетельствуют о том, что в конце третичного времени большой участок одного

из крупных притоков Амура - р. Зея имел сток в Охотское море через Удскую депрессию, а приток р. Тугур - р. Ассыпи - относился к бассейну р. Амгунь (Дальний Восток и берега морей..., 1982). Следовательно, амурская ихтиофауна могла таким образом вселиться в реки Шантарского района. Наиболее вероятно было слияние на шельфе только рек Уды и Тугура в районе северо-западнее о-ва Феклистова или в Северном проливе между Шантарскими островами (Худяков и др., 1972). Устье этой единой речной системы находилось севернее места впадения Амура в Охотское море, поскольку русло последнего отклонялось к востоку в сторону Северного Сахалина. Палеогеографические данные свидетельствуют о том, что основное направление стока Амура с запада на восток было унаследовано еще с начала мезозоя (Худяков и др., 1972). Приустьевая часть амурской долины характеризуется достаточно древним - доплейстоценовым возрастом, а в периоды четвертичных регрессий моря палеодельта Амура располагалась на территории северного Сахалина, сложенной позднемиоценовыми и плиоценовыми осадками дельтового генезиса (Александров, 1979). В этом случае р. Тымь, несомненно, относилась к древней системе палео-Амура.

Также вызывает сомнение направление стока Амура в Японское море через Кади-Кизинскую депрессию во время раннечетвертичной регрессии моря. Это предположение Г. У. Линдберг (1972) основывает на присутствии в составе ихтиофауны северного Приморья и западного Сахалина общего для них и фауны Амура *Nemacheilus toni*, а в реках северного Приморья, кроме этого вида, еще *Thymallus grubei*, *Phoxinus lagowskii*, *Lefua costata*. Дополнительными аргументами являются также наличие разветвленной подводной долины на дне Татарского пролива и обитание большой группы амурских видов в реках зал. Петра Великого, которые в прошлом входили в состав Амурской речной системы.

Вместе с тем палеогеографические данные свидетельствуют о значительном возрасте базальтов на водоразделе между оз. Кизи и Татарским проливом, что позволяет отнести время существования соединения Амура с Японским морем в данном районе только к началу миоцена (Олейников, 1977; Короткий, 1986). К тому же обитающие в реках северного Приморья типично пресноводные виды рыб распространены чрезвычайно мозаично и могут отсутствовать в одном из двух близко расположенных однотипных речных бассейнах (Парпура, 1989). Учитывая, что сихотэ-алинский водораздел в прошлом находился значительно восточнее современного и сравнительно недавно сместился к западу (Олейников, 1977), можно предполагать, что при этом произошел перехват верховьев рек западного склона хребта восточными и вселение в последние (но только в некоторых районах побережья) амурских рыб верховьев. По палеогеографическим данным явления речного пере-

хвата возникают в тех случаях, когда сближающиеся верховья речных долин находятся на разных гипсометрических уровнях. В частности, на Сихотэ-Алине днища долин западного склона расположены выше таковых восточного на 150-200 м (Худяков и др., 1972). Поэтому реки бассейна Японского моря более «агрессивные», т. е. они своими верховьями «пропиливают» водоразделы и присоединяют к себе иногда значительные по размерам участки притоков Амура, стекающих с западного склона хребта (Худяков и др., 1972), возможно вместе с обитающими в них пресноводными рыбами. Бедность пресноводной ихтиофауны рек восточного Приморья и западного Сахалина (Североприморского района), особенно типично пресноводными рыбами, нет оснований объяснять губительным влиянием на них морских вод предпоследней трансгрессии моря, достигавшей, по мнению Г. У. Линдберга (1972), высоты 80 м. Вдоль всего побережья Японского и Охотского морей высоты морских террас относительно стабильные и не превышают 40 м, при этом наиболее отчетливы позднеплейстоцен-голоценовые террасы высотой 4-10 м (Худяков и др., 1972; Александрова, 1972; Кулаков, 1972; Гальцев-Базюк, 1972; Короткий и др., 1982а; Фишкин и др., 1991; Kogotkii, 1985). Высказано также предположение о том, что высокие (до 15 м) террасы Сахалина имеют не морское, а континентальное происхождение (Воскресенская, Букин, 1991). В тех же районах, где обнаружены более высокие террасы, наблюдается и повышенная тектоническая активность земной коры, приводящая к воздыманию или опусканию отдельных участков побережья (Кулаков, 1972, 1980). Поэтому высота отдельных аномально высоких террас не может служить показателем высоты стояния моря (I. c. ).

В реки же зал. Петра Великого (в бассейн р. Суйфуна) амурские виды вполне могли вселиться во время спада уровня вод предпоследней трансгрессии моря, когда из подпруженного оз. Ханки существовал сток в речную систему Суйфуна (Линдберг, 1972). Вместе с тем имеется иное палеогеографическое обоснование связи оз. Ханки с зал. Петра Великого (в частности, с р. Раздольной). По мнению А. М. Короткого (1972), Усури-Ханкайско-Суйфунская депрессия является зоной преимущественно нисходящих движений земной коры. В начале плейстоцена на месте оз. Ханки была развитая речная система, принадлежавшая бассейну палео-Амура, а сам озерный водоем возник в середине плейстоцена, при этом его конфигурация претерпевала значительные изменения (Короткий и др., 1982б). Излияния базальтов в конце неогена-плейстоцене приводили к возникновению новых водоразделов и существенной перестройке речной сети, располагавшейся на месте оз. Ханка, с изменением направления стока рек (Короткий и др., 1980). По некоторым данным р. Раздольная при этом прекратила сток на юг, а на месте Средне-Раздольнинской долины возник озерный водоем, имевший связи с верховья-

ми Усури (Ганешин, 1972). Впоследствии расчленение базальтового водораздела привело к восстановлению современного направления стока р. Раздольной на юг (I. с.). Поскольку все эти перестройки речной системы Ханкайской низменности начались в раннем плейстоцене, скорее всего, возраст вселения пресноводных рыб в реки бассейна зал. Петра Великого также соответствует этому временному рубежу. Не исключено, что вместе с рыбами сюда из Амура вселилась и многочисленная фауна моллюсков, но может быть это произошло раньше (в плиоцене), что вполне объясняет более высокий уровень дивергенции малакофауны Амура и рек залива Петра Великого (на уровне видов и подвидов), по сравнению с пресноводными рыбами (на уровне подвидов). Расселение пресноводных рыб и моллюсков из р. Раздольной в другие реки зал. Петра Великого, по-видимому, могло происходить во все плейстоценовые регрессии моря, в т. ч. в последнюю, когда его уровень понизился до 110-130 м (Короткий и др., 1982а; Каплин, 1982; Шестера, Мечетин, 1987) и восстановилась единая речная система р. палео-Раздольной, включавшая современные реки залива.

Таким образом, для объяснения современного распространения пресноводных рыб в южной части ДВР совсем не обязательно признавать необходимость широкой флуктуации направления стока Амура в периоды регрессий моря, в частности впадение его в Японское море по дну Татарского пролива. В данном случае пути расселения рыб вполне удовлетворительно могут быть реконструированы на основании палеогеографических перестроек земной поверхности и речной сети региона. Ранее к такому же выводу независимо пришли И. З. Парпура (1989), изучавший состав пресноводной ихтиофауны Северного Приморья, и А. В. Ермоленко (1992) на основании исследования фауны и экологии паразитов рыб пресных водоемов континентальной части Японского моря.

Однако в реки Северного и Восточного Сахалина амурская фауна могла вселиться только при непосредственном контакте речных систем на шельфе. Как в это время протекал Амур - неясно, поскольку район возможного его слияния с сахалинскими реками уничтожен провалом дна южной части Охотского моря. Вполне реально предположение Г. У. Линдберга (1972) о том, что в период последней регрессии моря Амур огибал Сахалин с севера и впадал в Охотское море к востоку от острова. Не исключено, что реки Тымь и Пороная в это время представляли единую речную систему с северным направлением стока. Но также вероятна возможность контакта этих сахалинских рек (и расселения рыб) путем перехватов их близкорасположенных верховьев, разделенных очень низким заболоченным водоразделом. Существенно большее число экологически разнообразных амурских рыб в реках северо-западного Сахалина, по сравнению с остальными районами, свидетельствует о том,

что контакт ихтиофаун рек Амура и Сахалина сохранялся до самого недавнего времени (поздний голоцен). Более же полное представительство здесь амурских видов было ограничено наличием подходящих речных биотопов для обитания других экологических групп рыб (например, пелагофильных по характеру размножения видов) (Никифоров, Гришин, 1989). Наличие затопленных долин на мелководных шельфах заливов Терпения и Анива, являющихся продолжением р. Поронай, показывает возможное направление стока этой реки и расселения рыб в южную часть Сахалина и, вероятно, также на северное побережье о-ва Хоккайдо (Никифоров и др., 1993). Генетические связи амурской ихтиофауны со всеми остальными районами Амурской области прервались значительно раньше - в первую половину плейстоцена.

Необходимо обсудить также возможные пути вселения сино-индийских групп рыб в бассейн Амура из сопредельных рек Китая. Как отмечено выше, Г. У. Линдберг (1972) предполагал два альтернативных варианта: проникновение рыб через перехваты верховьев рек Хуанхэ и притока Амура - р. Сунгари или при непосредственном слиянии Хуанхэ и Амура на суше, существовавшей в периоды предпредпоследней (плиоценовой) и последующих регрессий на дне Японского моря. Первое предположение кажется более предпочтительным по следующим соображениям. По данным В. В. Никольской (1972), минералогический состав и окатанность зерен среднечетвертичного аллювия древних террас Ляохэ свидетельствуют о длительном переносе аллювия большой рекой, протекавшей по нескольким петрографическим провинциям. В центре междуречья рек Сунгари - Ляохэ в этот период располагался озерный водоем (Никольская, 1972), что свидетельствует о существовании связи между этими реками. Согласно палеогеографическим реконструкциям японского зоогеографа С. Нишимуры (Nishimura, 1967), совпадающим с точкой зрения В. В. Никольской (1972), бассейн р. Сунгари представлял собой верховья р. Ляохэ, которая, в свою очередь, принадлежала бассейну р. Хуанхэ, а последняя в период регрессии моря в конце плейстоцена составляла единую древнюю систему с р. Янцзы. Это палео-система протекала по дну Желтого моря, которое полностью осушалась, т. к. уровень моря в послеледниковую регрессию (последняя стадия вюрма) понизился на 130 м; в это же время обнажилась также большая часть шельфа Восточно-Китайского моря (Zhao, Li, 1990; Wu et al., 1993). В работе С. Нишимуры (Nishimura, 1967) показано направление стока палео-системы Янцзы - Хуанхэ на юго-восток, в центральный район островной гирлянды Рюкю, где прослеживается отчетливая глубокая выемка в проливе между островами (Линдберг, 1972). Однако имеются данные о том, что в период последней регрессии 27-20 тыс. лет назад палео-Хуанхэ имело сток в южную часть Японского моря, что способствовало его сильному опреснению (Oba et al., 1991).

Скорее всего, соединение р. Сунгари с реками Ляохэ и Хуанхэ происходило, по крайней мере, дважды в плиоцен-плейстоцене. В первое из этих соединений (плиоценовое) к северу из Китая в бассейн Амура проникли предковые формы амурских эндемиков сино-индийского происхождения, во второе (плейстоценовое) - виды, которые не претерпели морфологических и таксономических изменений в новых условиях обитания (в т. ч. те виды, которые представлены в Амуре подвидами). Но связь палео-Хуанхэ с реками южных Японских островов существовала еще в доплиоценовое время. Согласно палеонтологическим данным, многочисленные остатки пресноводных рыб (пока еще плохо изученные) известны из миоценовых отложений Японии (Yabumoto, Uyeno, 1994). В плиоценовых осадках центральной части о-ва Хонсю обнаружены также многочисленные глоточные зубы карповых рыб; эта карповая фауна отличается от современной фауны Японии, но сходна с миоценовой фауной карповых Японии и плиоценовой и современной фаунами Китая на уровне родов (Yabumoto, Uyeno, 1994). Имеются палеонтологические сведения о еще более древних фаунистических связях пресноводных рыб Японии и Китая - многочисленные остатки рыб из меловых отложений о-ва Киушу (юго-западная Япония) таксономически близки ископаемым рыбам такого же возраста из юго-восточного Китая (Yabumoto, 1994). Эти свидетельства показывают генетические корни и пути формирования пресноводной ихтиофауны Японских островов (исключая о-в Хоккайдо), которое охватывает значительный геологический период и происходило со стороны Китая. Это находит подтверждение и в геологической истории Японского моря, на протяжении всего палеогена представляющего собой сушу (Геологическое развитие..., 1968; Кулаков, 1972; Худяков, 1972; Родников, Родникова, 1974; Лихт, 1984). Заложение впадины Японского моря относится к началу-середине миоцена, причем первой возникла впадина в северо-западной части моря, а позднее - в восточной (Лихт, 1984). На протяжении плейстоцена под воздействием тектонических движений, глобальных колебаний уровня океана Японское море неоднократно изменяло свои очертания и площадь, превращаясь в полностью замкнутый (в период регрессий), полузамкнутый (при подъеме уровня моря) и современного вида водоем (Геологическое развитие..., 1968; Линдберг, 1972; Nishimura, 1964, 1983). При этом в плейстоцене происходило только частичное, раньше - в плиоценовое время - полное опреснение водоема, располагавшегося на месте Японского моря (Nishimura, 1964), а также периодически возникала сухопутная связь Сахалино-Японской дуги с материком (Сахалина с северным Приморьем на севере и с о-вом Хоккайдо на юге; Японских островов между собой и с Кореей на юге) (Геологическое развитие..., 1968; Кулаков, 1972, 1980; Худяков и др., 1972; Гальцев-Безюк, 1972; Nishimura, 1964, 1967, 1983; Fuji, 1991; Oba et

al., 1991). Молодость Японского моря и его относительно обособленный характер развития объясняет высокий эндемизм, таксономическое разнообразие и обилие фауны и флоры морских гидробионтов (см. обзор: Кафанов, 1991; Nishimura, 1983). Как отмечено выше, в плиоценовое (доледниковое) время Японское море представляло собой замкнутый опресненный водоем, в который с севера впадала р. Амур через р. Уссури, оз. Ханка и р. Раздольную, а сток из озера осуществлялся в единую речную систему палео-Хуанхэ, включавшую р. Янцзы, реки п-ова Корея, южного и западного побережья Японских островов (Nishimura, 1964). По мнению Г. У. Линдберга (1972), эти условия были достаточны и благоприятны для широкого расселения пресноводных рыб из палео-Хуанхэ в ее притоки, в т. ч. и в р. Амур. Но этому противоречат геологические данные о постоянном на протяжении всего кайнозоя северо-восточном направлении стока Амура в бассейн Охотского моря (см. выше). Согласно реконструкции С. Нишимуры (1964) в раннем плейстоцене, в период развития первого оледенения сток из также пресного Японского моря уже осуществлялся на север - через Татарский пролив, где эта палео-река соединялась с Амуром примерно в центральной части Сахалина. Система палео-Хуанхэ была отделена от Японского моря субширотным поднятием и протекала в том же направлении по шельфам Желтого и Восточно-Китайского морей на юго-восток. В южную часть моря впадали реки только п-ова Кореи и западного побережья Японских островов (Nishimura, 1964). Эта реконструкция также вызывает возражение, поскольку в данное время в результате поздне-неогенового орогенеза уже были сформированы современный структурный план и контуры Сахалина как поднятия, а Японское море, хотя и было полузамкнутым бассейном, имело выход в океан через Сангарский пролив между островами Хоккайдо и Хонсю (Александров, 1973; Родников, Родникова, 1974; Александрова, 1972, 1982). Таким образом, нет достаточно убедительных палеогеографических, палеонтологических и биогеографических доказательств точки зрения Г. У. Линдберга (1972) и С. Нишимуры (Nishimura, 1964) о возможном слиянии палео-Амура с палео-Хуанхэ в единую речную систему в любой из регрессивных циклов плиоцен-плейстоцена на дне Желтого моря, что повлекло бы вселение сино-индийской фауны рыб в бассейн Амура. Не находит подтверждения и предполагаемая величина опускания уровня моря в раннем (-300 м) и позднем (-200 м) плейстоцене (Линдберг, 1972), которая могла бы обеспечить слияние Амура и Хуанхэ. Эти значения уровней регрессий существенно меньше современных глубин большей части акватории Японского моря, а в конце плейстоцена максимальное понижение его уровня не превышало 130 м (см. выше). Исходя из изложенных выше аргументов нет оснований считать затопленные речные долины в северной части шельфа Японского моря принадлежавшими в прошлом к бас-

сейну Амура, как полагал Г. У. Линдберг (1972). Их следует рассматривать как результат эрозионной деятельности рек северного и восточного побережий Приморья, западного Сахалина и северной части Татарского пролива, дно которого служило водоразделом между устьем Амура и древней речной системой северной части Япономорского шельфа (Короткий и др., 1982а; Каплин, 1982; Шестера, Мечетин, 1987). Следовательно, наиболее вероятным предположением о путях формирования амурской пресноводной ихтиофауны является первое из предложенных Г. У. Линдбергом (1972), а именно: вселение сино-индийской фауны рыб из р. Хуанхэ в ее приток (в периоды регрессий моря в прошлом) р. Ляохэ, затем в р. Сунгари (через перехваты верховьев) и, наконец, в бассейн Амура.

Наличие в составе ихтиофаун рек, впадающих в Японское, Желтое, Восточно-Китайское и Южно-Китайское моря, общих типично пресноводных семейств, родов и даже видов рыб, экологически связанных с равнинными участками рек (Линдберг, 1972), позволяет предполагать одновременное или разновременное соединение крупнейших речных систем Юго-Восточной Азии в периоды позднекайнозойских регрессий океана. Геоморфологически и биогеографически такое соединение весьма высоко вероятно для рек Ляохэ, Янцзы, Хуанхэ, рек Западной и Южной Кореи, Южной Японии, впадающих на сравнительно небольшом расстоянии друг от друга в мелководные Желтое и Восточно-Китайское моря и обладающих значительным сходством ихтиофаун типично пресноводных рыб, особенно на родовом уровне (Линдберг, 1972). По предположению Г. У. Линдберга (1972), палео-Хуанхэ простиралась по шельфам этих морей и впадала в океан далеко к востоку от островной цепи Рюкю. Гораздо труднее представить непосредственное слияние р. Янцзы с реками Южного Китая, и особенно с р. Меконг, хотя имеются и палеогеоморфологические, и биогеографические доказательства наличия в прошлом на дне Южно-Китайского моря древней речной системы палео-Менконга, русло которой было ориентировано на северо-восток, а устье располагалось в районе больших глубин Южно-Китайского моря (Линдберг, 1972; Лафонд, 1974; Ле Минь Вьен, 1976). Предполагается, что в прошлом (в плиоценовое время) район больших глубин Южно-Китайского моря, где расположена островная группа Наньша, представлял собой гористую сушу, ныне погруженную в результате тектонических процессов в плиоцен-плейстоцене (Линдберг, 1972: рис. 68; Ле Минь Вьен, 1976). Вероятно, если было соединение рек Индо-Китайского полуострова с реками Южного Китая Янцзы и Хуанхэ, то оно должно иметь довольно древний возраст. В пользу этого свидетельствует существенно меньшее сходство (главным образом на уровне семейств и родов) в составе фауны типично пресноводных рыб между индо-китайскими и южно-китайскими реками, с одной стороны, и р. Янцзы -

с другой; оно намного меньше, чем у ихтиофаун Янцзы и Хуанхэ (Линдберг, 1972). В целом с юга (реки Северного Вьетнама) к северу (бассейн Амура) количество таксонов сино-индийской фауны прогрессивно убывает, и два этих района составляют соответственно южный и северный пределы распространения данной фауны рыб (Линдберг, 1972; Mai Dinh Yen, 1985). Особый интерес представляет распределение по всей обширной территории Юго-Восточной и Восточной Азии от Вьетнама до Амура немногочисленной группы общих видов типично пресноводных рыб разных родов и семейств, перечисленных в главе II. Причинами такой таксономической стабильности этих видов, обитающих в довольно сильно различающихся по климату водоемах, могут быть следующие: недавнее расселение и разрывы их ареалов (что маловероятно с точки зрения палеогеографии региона и наличия видовой дивергенции во многих других общих родах рыб); весьма низкие темпы эволюции (что более приемлемо, учитывая палеонтологические данные, но противоречит также существованию видовой дивергенции в других родах); отсутствие таксономических ревизий на видовом уровне и сведений по морфологической изменчивости в пределах ареалов общих видов рыб (что может быть главной причиной их кажущейся систематической однородности). Последнее предположение в определенной степени может оказаться справедливым, что убедительно показано в работе Н. Г. Богуцкой и А. М. Насека (1996), где в результате изменений номенклатурного и таксономического характера фауны рыб оз. Ханка был существенно изменен ее систематический и зоогеографический облик, по сравнению с прежними представлениями (Берг, 1949а, б; Никольский, 1956; Самуйлов, Свирский, 1976).

#### **4. 3. Дисперсалистский и викариантный элементы в биогеографии пресноводных рыб Дальнего Востока России**

В современной биогеографии существуют два достаточно четко определенных направления (или теории), занимающих в известной степени противоположные позиции в вопросах, касающихся причин распространения видов животных и растений на земной поверхности. Первое из этих направлений - традиционное, ведет начало от биогеографических построений и теорий А. Уоллеса и Ч. Дарвина, впоследствии развитых и дополненных П. Дарлингтоном, Э. Майром, Дж. Симпсоном и др. (Биосфера.... 1988). Согласно теоретическим основам данного направления вид возникает на сравнительно небольшом, ограниченном пространстве, представляющем

центр его происхождения, откуда расселяется во всех направлениях, пока не будет остановлен непреодолимыми преградами. При этом предполагается стабильное расположение материков со времени их возникновения. Распространение живых организмов происходило по «мостам» суши, существовавшим между континентами, причем активно расселялись вновь возникшие, молодые - продвинутые виды, тогда как исходные (архаичные) оставались в центре происхождения. Эта теория получила название «дисперсалистская» или «расселенческая» биогеография (Биосфера..., 1988).

Другое направление, теоретически обоснованное во второй половине нашего столетия Л. Круаза (Биосфера..., 1988), называется «викариантной» или «замещающей» биогеографией. Сущность его состоит в том, что современное распространение таксонов живых организмов на континентах есть следствие их (или их предков) непрерывного распространения в прошлом на единых массивах суши, объединявших континенты в два материка - Гондвану (включала Антарктиду, Австралию, Африку, Индию, Южную Америку) и Лавразию (Северная Америка, Европа, Сибирь, Восточная Азия). Эти гигантские суперматерики были отделены друг от друга древним океаном Тетис, существовавшим с середины палеозойской эры до конца палеогена (Фурмарье, 1971; Тарлинг, Тарлинг, 1973; Зоненшайн, Городницкий, 1976; Зоненшайн, Савостин, 1979; Красилов, 1977; Stoneley, 1974; Tapponnier, 1985; Golonka, Scotese, 1995). Примерно 300 млн лет назад началось разделение Гондваны и Лавразии в результате разнонаправленного движения материковых и океанических плит земной коры, закончившееся в неогеновое время (l. c. ). Таким образом оказались прерванными некогда единые ареалы таксонов живых организмов, представленных ныне на удаленных друг от друга материках близкородственными формами разного таксономического ранга (викариантами, «сестринскими группами»). Поскольку одной из основ данного направления является геологическая теория тектоники плит, это направление называют также «мобилистской» биогеографией или «панбиогеографией» (Еськов, 1984; Биосфера..., 1988). Согласно постулатам викариантной биогеографии формо- и видообразование может быть только аллопатрического характера. Если же два таксона симпатричны, то один из них или оба должны были вселиться независимо в район их совместного обитания в настоящее время (Паттерсон, 1988).

Разумеется, оба биогеографических направления (теории) имеют сильные и слабые стороны, касающиеся теоретических основ, целей, принципов и методов биогеографического исследования (Еськов, 1984; Биосфера..., 1988). Вызывают возражения и некоторые положения теории дрейфа континентов (Фурмарье, 1971).

Между тем, как показывают примеры из разных групп живых организмов, в т.ч. для пресноводных и морских рыб, различие между дисперсалистской и викариантной моделями интерпретации фактов, касающихся характера распространения видов, не такое уж резкое (Паттерсон, 1988; Болл, 1988; Nelson, 1984). По мнению И. Болла (1988), современный состав какой-либо биоты, скорее всего, является продуктом событий, связанных как с видообразованием - викариантным (аллопатрическим) и симпатрическим, так и с расселением. Разнообразие существующих и требующих внимания явлений таково, что оно не укладывается в один лишь вопрос: расселение или викарианс? Вероятнее всего, это вопрос углубленного анализа данных, чтобы разграничить различные элементы расселения или викарианса (Болл, 1988). Также определенно высказывается Дж. Нельсон (Nelson, 1984), утверждающий, что особенности распространения (рыб) являются результатом и расселения, и викарианса, с большим количеством частных примеров разрывов ареалов таксонов, обусловленных компонентами обоих событий. Многие ихтиологи, придерживающиеся дисперсалистской концепции, признают, что тектоника плит также определяла современную картину распространения морских и пресноводных рыб. Несомненно, первый биологически важный вопрос в зоогеографическом исследовании таков: является ли распространение видов результатом передвижений их мест обитания (тектоника плит) или расселения из одной области обитания в другую? Зоогеограф должен изучать биологический смысл каждой конкретной ситуации (распространения видов) без предвзятого отношения и доказательств правоты одной крайней точки зрения или другой (т. е. не отдавать предпочтение одной из существующих биогеографических концепций) (Nelson, 1984). Необходимость синтетического подхода в биогеографии, учитывающего достижения как дисперсалистской, так и викариантной теорий, подчеркивается многими исследователями, отмечающими, что только в этом направлении возможны преодоление теоретического кризиса и дальнейший прогресс биогеографии (Carlquist, 1981; Janvier, 1982; Banarescu, 1985, 1988; Hartmann, 1986; Smith, 1989; Gray, 1989). Вместе с тем в отечественной биогеографии существует точка зрения, полностью отрицающая принципы и методы «мобилистской» биогеографии (Еськов, 1984).

Очевидно, что именно плюрализм будет оправдан в отношении анализа и реконструкции истории происхождения пресноводной ихтиофауны ДВР. До сих пор данный вопрос разрабатывался преимущественно с позиций дисперсалистской биогеографии и в наиболее законченном виде представлен Г. У. Линдбергом (1972) для всего ДВР и автором (Черешнев, 1986, 1996) для северо-восточной части региона. По-видимому, такой подход наиболее эффективен, поскольку временной интервал, охватывающий это событие, весь-

ма небольшой, не превышает последние 5-6 млн лет. когда материка уже зафиксировали свое расположение в виде, близком к современному (Фурмарье, 1971; Тарлинг, Тарлинг, 1973; Красилов, 1977; Golonka, Scotese, 1995). Оправданность дисперсалистского подхода обусловлена также его экономностью (парсимонией), как имеющего наиболее простое решение проблемы и проверяемость гипотезы. Действительно, благодаря соединению на осушавшихся вследствие крупных регрессий моря шельфах близлежащих и даже относительно удаленных речных бассейнов появлялась возможность для расселения рыб в пределах одного или даже между двумя континентами (Линдберг, 1972; Черешнев, 1986, 1996). Геологическими данными обосновано, что контакт северо-американской и сибирской плит установился в результате дрейфа континентов в позднем мелу (Golonka, Scotese, 1995), но в дальнейшем сухопутная связь между Северо-Востоком Азии и Аляской неоднократно прерывалась на протяжении кайнозоя лишь в периоды высокого стояния моря в районе Берингова пролива (Бискэ, 1975; Хопкинс, 1976; Кафанов, 1982). Поэтому все события, связанные с расселением пресноводных рыб на Северо-Востоке Азии, Аляске и в целом в Берингии, могли происходить главным образом в периоды регрессии моря на осушенных шельфовых пространствах восточных арктических (Восточно-Сибирское и Чукотское) и северных морях Пацифики (Берингово и Охотское). Вместе с тем в процессе формирования пресноводной ихтиофауны (и малакофауны) северо-восточной части ДВР присутствуют и элементы викарианса, но проявляются они как результат формо- и видообразования в условиях географической изоляции, обусловленной не тектоникой плит и дрейфом континентов, а сравнительно недавним разрывом некогда единых ареалов таксонов в результате трансгрессий моря. Уместно привести высказывание П. Г. Гринвуда (1988, С.174), изучавшего биогеографию пресноводных рыб Африки: «Распад этой (африканской - И. Ч.) прежде единой гидрографической сети, последующая изоляция биот и их дифференциация (таксономическая и эволюционная) в условиях изоляции - это элементы классического викариантного подхода в исторической биогеографии».

Именно подобные события - распад единой в прошлом гидрографической сети с последующей изоляцией и дифференциацией таксонов пресноводных рыб в условиях географической изоляции - неоднократно происходили в плиоцен-плейстоцене северо-восточной части ДВР и в целом Берингии (Черешнев, 1986, 1996). Примеры викарианса здесь наблюдаются во многих группах рыб, таксоны которых дизъюнктивно распространены на одном или обоих континентах, но различаются различным уровнем таксономической дивергенции (см. раздел 4. 1). Последняя косвенным образом может свидетельствовать о предполагаемом времени возникновения изоляции,

хотя доказано, что она зависит также и от темпов эволюции конкретной группы (Майр, 1971; Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

Викариантная биогеография предполагает существование сплошных ареалов видов (и их сообществ) на определенных участках земной поверхности до возникновения непреодолимых преград с последующей дивергенцией таксонов в условиях географической изоляции. Поэтому поскольку периоды существования Берингии чередовались с довольно длительными интервалами высокого стояния моря, состав пресноводной ихтиофауны северо-восточной части ДВР в разное время может быть различным и гипотетически представлен следующим образом.<sup>4</sup>

В раннем—среднем плейстоцене в бассейнах рек единого Сибирско-Аляскинского речного комплекса на арктическом шельфе Берингии (Черешнев, 1996: рис. 3.А) могли обитать следующие таксоны рыбообразных и рыб: миноги (*Lethenteron*); обыкновенный голяк *Phoxinus phoxinus* и предковая форма близкородственного североамериканского вида *Ph. neogaeus*; предковая форма сибирского чукучана *Catostomus catostomus rostratus*; сиг *Coregonus lavaretus*, предковая форма азиатского сига-востряка *C. anaulogum* и североамериканского сельдевидного сига *C. clupeaformis*; ледовитоморский омуль *C. autumnalis* и предковая форма североамериканского берингийского омуля *C. laurettae*; сибирская ряпушка *C. sardinella* и предковая форма (или предковые формы) североамериканских ряпушек бассейна Великих озер; предковая форма голецов рода *Salvelinus* арктической группы и предковая форма голецов тихоокеанской группы рода (Глубоковский, 1995); сиги-вальки рода *Prosopium* - *P. cylindraceum* и *P. coulteri*; нельма *Stenodus leucichthys nelma*; сибирский харнус *Thymallus arcticus* и предковые формы его аляскинского (*Th. arcticus signifer*) и камчатского (*Th. arcticus mertensi*) подвидов; щука *Esox lucius*; предковые формы видов рода *Dallia*; налим *Lota lota* и предковая форма тонкохвостого налима *L. lota leptura*; возможно колюшка *Pungitius pungitius*; обыкновенный окунь *Perca fluviatilis* и предковая форма североамериканского желтого окуня *P. flavescens*. В реках берингоморского шельфа Берингии, по-видимому, были широко распространены предковые формы родов *Lethenteron*, *Osmerus*, *Hypomesus*, *Mallotus*, *Oncorhynchus*, *Parasalmo*, *Gasterosteus*, *Pungitius*, *Cottus*. Трансгрессия моря на границе плейстоцена и плейстоцена уничтожила единые речные системы шельфов Берингии, что способствовало возникновению в условиях географической изоляции викарирующих форм, подвидов и видов, имеющих значительные дизъюнкции ареалов на Северо-Востоке Азии (СВА) и Северо-Западе Северной Америки (СЗ

---

<sup>4</sup> При крайней неполноте геологической летописи приходится для подобной реконструкции основываться главным образом на сведениях о величине ареалов, особенностях распространения и экологии ныне живущих и близкородственных видов и форм рыб.

СА): *Phoxinus phoxinus* (CBA) - *Ph. neogaeus* (эндемик СЗ СА), *Catostomus catostomus rostratus* (энд. CBA) - *C. catostomus catostomus* (энд. СЗ СА), *Coregonus lavaretus* (CBA) - *C. anaulorum* (энд. CBA) - *C. clupeaformis* (энд. СЗ СА), *C. sardinella* (CBA) - *C. sardinella kamtschatica* (энд. CBA) - близкородственные ряпушки Великих озер (энд. СЗ СА), *Thymallus arcticus pallasi* (CBA) - *Th. arcticus mertensi* (энд. CBA) - *Th. arcticus signifer* (энд. СЗ СА), *Dallia admirabilis* (энд. CBA) - *D. delicatissima* (энд. CBA) - *D. pectoralis* (энд. Берингии), *Lota lota leptura* (CBA и СЗ СА) - *L. lota maculosa* (энд. СЗ СА), *Parasalmo mykiss* и *P. penshinensis* (энд. CBA) - виды и формы рода *Parasalmo* Северной Америки (энд. ). Такие же виды, как *Prosopium cylindraceum*, *P. coulteri*, *Stenodus leucichthys nelma*, *Esox lucius* и *Pungitius pungitius*, представлены на обоих континентах только викарирующими популяциями без таксономически значимых различий между ними, хотя у всех у них, исключая *P. pungitius*, существуют весьма значительные разрывы ареалов (особенно у *P. coulteri*). Подобные изолированные популяции известны у *Phoxinus perenurus*, *Prosopium cylindraceum*, *Thymallus arcticus mertensi* и *Th. arcticus pallasi*, *Esox lucius*, *Perca fluviatilis*, *Lota lota leptura*, *Carassius carassius*, *Nemacheilus toni*, обнаруженных в некоторых речных бассейнах берингоморского и охотоморского побережий северо-восточной части ДВР (см. раздел 2. 1, Приложение 2). Однако чрезвычайно редкая, мозаичная встречаемость здесь большинства этих видов (особенно на охотоморском побережье) не позволяет считать их распространение викариантным, поскольку слишком маловероятно, что именно перечисленные виды были широко распространены в прошлом в берингоморских и охотоморских реках, но впоследствии вымерли на большей части арсала. Такое предположение оправдано, по-видимому, только для *Thymallus arcticus mertensi* и *Phoxinus perenurus*, обитающих в бассейнах рек Анадырь, Пенжина, Яна и Тауй, которые в плиоценовое время составляли единую речную систему, распавшуюся в результате тектонических процессов (возникновение водоразделов и изменение направления стока) и трансгрессии моря на границе плиоцена и плейстоцена (Черешнев, 1996: рис. 3,А). Все же остальные виды, несомненно, недавние вселенцы из бассейнов смежных сибирских рек, т. к. на обоих побережьях региона в плиоцен-плейстоцене всегда существовали крупные речные системы - рефугиумы, в которых эти холодолюбивые виды вполне могли бы пережить неблагоприятные воздействия среды (см. раздел 4. 1).

С возникновением Берингова пролива появилась возможность для проникновения из Восточной Арктики в Северную Пацифику некоторых видов и предковых форм эвригаллиных пресноводных рыб, имеющих полупроходные и проходные экотипы. Некоторые из них представлены изолированными викариантными популяциями: *Stenodus leucichthys nelma* из бассейна р. Ана-

дырь и рек Западной Аляски (реки Кобук, Юкон, Кускоквим), *Coregonus sardinella* и *Lota lota leptura* из многих водоемов бассейна северной части Берингова моря. Другие (предковые формы) образовали викарирующие виды: *Coregonus laurettae* - викариант *C. autumnalis*; *Salvelinus taranetzi* и *S. malma* - викарианты *S. alpinus*; эндемичные *S. neiva*, *S. sp.* из оз. Начикинское на Камчатке и *S. krogiusae* - викарианты *S. taranetzi*; эндемичные *S. kronocius*, *S. schmidti* и *S. albus* - викарианты *S. malma*. Существуют районы совместного обитания *Coregonus autumnalis* с *C. laurettae*; *S. taranetzi* с реликтовыми популяциями *S. alpinus* и с *S. malma*; *S. malma* с *S. neiva*, *S. sp.*, *S. krogiusae* и *S. albus*; *S. kronocius* с *S. schmidti* и *S. albus* (McPhail, 1966; Викторовский, 1978; Черешнев, 1976, 1982; Глубоковский, 1977, 1995). Возникновение зон симпатрии связано с последующим расселением одного или обоих видов, что соответствует постулатам викариантной биогеографии и подтверждается выше приведенными фактами (l. c.).

В последние периоды существования Берингии обособился, по-видимому, единственный викарирующий подвид *Cottus cognatus cognatus*, замещающий на Северо-Востоке Азии и Аляске *C. cognatus gracilis* центральных районов Северной Америки. Современная трансгрессия моря разобщила некогда единые ареалы пресноводных рыб и зафиксировала наблюдаемую ныне картину их распространения (см. раздел 4. 1).

Таким образом, викарианс в пресноводной ихтиофауне северо-восточной части ДВР и в целом в районах Берингии возникал периодически на протяжении нескольких этапов существования-исчезновения Берингии и неизбежно был связан с расселением рыб (при наличии подходящих условий), колонизацией ими новых водоемов и аллопатрическим формо- и видообразованием (либо с отсутствием дивергенции). При этом в наибольшей степени дивергировали таксоны лососевидных рыб семейств *Coregonidae*, *Salmonidae* и *Thymallidae*, среди которых, несомненно, доминирует род *Salvelinus*, представленный в водоемах региона многочисленными эндемичными видами и формами. Особое положение среди лососевидных рыб занимает эндемичный род и вид *Salvethymus svetovidovi*. Его следует рассматривать как истинного эндемика в понимании И. Болла (1988) и весьма древнего викарианта лососевидных рыб на уровне семейства (или трибы *Salvelinini*), сохранившегося в составе ихтиофауны, по-видимому, с третичного времени (Черешнев, Скопец, 1990).

Вместе с тем признание необходимости расселения рыб для возникновения викарианса, неизбежно ставит вопрос о вероятных географических центрах происхождения видов или групп видов, т. е. одного из основных положений дисперсалистской биогеографии. В отсутствие палеонтологических данных он может быть решен только на основании достаточно хорошо раз-

работанной систематики и филогении группы с выделением предковых и производных (архаичных и продвинутых) таксонов и анализа их географического распространения. В этом отношении показательны по сути полярные примеры с сиговыми рыбами рода *Coregonus* и гольцами рода *Salvelinus*, обитающими в водоемах региона. Систематика и филогения сигов разработана крайне неудовлетворительно и основана на их современном распространении и немногих морфологических признаках, имеющих характер частных адаптаций - положение рта (нижний, конечный или верхний), некоторых меристических признаках и пропорциях тела (Решетников, 1980). При таком подходе невозможно определить предковые и производные состояния признаков, продвинутость и филогенетические связи между таксонами. В частности, утверждалось, что конечноротые сиги, называемые «омулями», - ледовитоморский *C. autumnalis*, эндемичные: байкальский *C. migratorius*, берингийский *C. laurettae* и пенжинский *C. subautumnalis* - составляют монофилетическую группу близкородственных видов. При этом пенжинского омуля рассматривали всего лишь как реликтовую популяцию (викариант) ледовитоморского омуля именно на основании сходства между ними по положению рта и числу жаберных тычинок (Решетников, 1980). Однако изучение краниальной анатомии всех четырех видов омулей показало, что действительно близкородственную группу составляют лишь *C. autumnalis* и *C. laurettae* (последний вид является настоящим викариантом первого в бассейне Берингова моря), тогда как *C. migratorius* и особенно *C. subautumnalis* чрезвычайно сильно отличаются каждый от первых двух видов и друг от друга (Черешнев, 1994). Все это свидетельствует о сборном характере группы «омулей» и, несмотря на внешнее сходство, не позволяет считать *C. subautumnalis* викариантом *C. autumnalis* или *C. laurettae* в Охотском море.

Подобная ситуация существует с неясностью филогенетических отношений других сиговых рыб региона - типичной сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* и ее эндемичного камчатского подвида *C. sardinella kamtschatica*, обитающего на охотоморском побережье Камчатки, а также эндемичного сига-востряка *C. anaulogum* и сига-пыжьяна *C. lavaretus pidschian*. Исходя из правил зоологической номенклатуры камчатскую ряпушку следует считать викарирующим подвигом сибирской, одновременно предполагая широкое распространение в прошлом последней в бассейне Охотского моря. Однако морфологически камчатская ряпушка настолько сильно отличается от сибирской (Куренков, Остроумов, 1965), что полностью исключает их филогенетическую близость и систематическую принадлежность к одному виду. Кроме того, сибирская ряпушка не известна больше ни в одной речной системе бассейна Охотского моря, в т. ч. в наиболее крупной - р. Пенжинке, где условия

для ее обитания вполне подходящие; южной границей ареала вида на территории северо-восточной части ДВР является бассейн р. Пахачи (оз. Потат-Гытгын), впадающей в Берингово море с южных отрогов Корякского нагорья (Черешнев, 1996).

Эндемичного сига-востряка рек Анадыря и Пенжины относили к виду *C. lavaretus* s. l. на основании трансгрессии по ряду внешних морфологических признаков (Решетников, 1980), хотя этот вид четко отличается от симпатричного с ним сига-пыжьяна не только внешними морфологическими, но и краниологическими особенностями, а также особенностями биологии (Новиков и др., 1975; Решетников и др., 1979; Черешнев, 1983, 1996), что однозначно свидетельствует в пользу точки зрения видовой самостоятельности сига-востряка. Его можно рассматривать как древний викарирующий вид близкородственного *C. lavaretus*, а симпатричного с ним сига-пыжьяна - как более позднего вселенца.

Отсутствие надежной филогении сиговых рыб позволяет лишь предположительно наметить возможные центры происхождения видов и родов семейства, а также реконструировать пути их расселения. Считается, что роды *Stenodus* и *Coregonus* (с под родами *Leucichthys* и *Coregonus*) возникли в Палеарктике, а род *Prosopium* - в Неарктике (Шапошникова, 1976; Решетников, 1980; Smith, 1957). В филогенетических построениях семейства *Coregonidae* Ю. С. Решетникова (1980) род *Prosopium* рассматривается как наиболее архаичный и раньше всех остальных родов отделившийся от общего предка сиговых рыб. После этого произошло разделение рода *Coregonus* на группу сигов с нижним ртом (подрод *Coregonus* s. str.) и группу с конечно-верхним ртом (подрод *Leucichthys*), причем от последних (от группы ряпушек) сравнительно недавно отделился род *Stenodus* (Решетников, 1980). Эта схема в основном согласуется с таковыми К. Нордена (Norden, 1961) и А. Кендалла и Р. Бенке (Kendall, Behnke, 1984), которые считают, что *Stenodus* и *Coregonus* представляют собой монофилетическую группу, а *Prosopium* - сестринскую по отношению к ним. Утверждение о филогенетической близости ряпушек и *Stenodus leucichthys* (Решетников, 1980) вызвало заслуженную критику (Сычевская, 1988) как несостоятельное по причине существенных анатомических различий между ними. Более того, именно на основании анатомических признаков предложено выделить отдельное подсемейство *Stenodinae*, а род *Stenodus* рассматривать как рано дивергировавшую сестринскую группу по отношению к монофилетической группе - родов *Coregonus* и *Prosopium*, отделение которых от общего предка произошло одновременно (Sanford, 1990). Приведенные выше примеры показывают довольно большую свободу в трактовке эволюции семейства *Coregonidae*, что отнюдь не способствует пониманию его истинных биогеографических особенностей.

Подобный кризис, существовавший довольно длительное время в отечественной ихтиологии в отношении систематики и филогении гольцовых рыб рода *Salvelinus*, был успешно преодолен в результате сравнительно-морфологического (краниологического) изучения этой группы, проведенного М. К. Глубоковским (1995). Оказалось, что формы и виды гольцов, сходные по внешним морфологическим признакам, традиционно используемые в систематике рода (Берг, 1948; Савванитова, 1989), достаточно хорошо различаются комплексом краниологических особенностей (форма и пропорции отдельных костей головы и хондрокраниума). Применение фенетического и кладистского подхода позволили оценить уровень дивергенции таксонов гольцов, определить предковое и производное состояние признаков, выявить филогенетические связи, построить систему и филограмму рода с выделением архаичных и продвинутых видов (Глубоковский, 1995). До исследований этого автора в отечественной ихтиологии господствовала (и существует в настоящее время) точка зрения о принадлежности всех ранее описанных видов гольцов (Берг, 1948), исключая *S. leucomaenis*, *S. (Cristivomer) namaycush* и *S. (Bione) foinalis*, к одному полиморфному виду *S. alpinus complex* (Савванитова, 1989). Такое объединение, как и в систематике сиговых рыб, было сделано на основании сходства видов гольцов по немногим внешним морфологическим признакам, отличающимся значительной изменчивостью, которая во многом определяется условиями обитания и образом жизни рыб (l. c.). По данным М. К. Глубоковского (1995) и нашим данным (см. Приложение 1), в водоемах северо-восточной части ДВР обитают 14 видов гольцов: *S. alpinus*, *S. malma*, *S. levanidovi*, *S. neiva*, *S. czerskii*, *S. leucomaenis*, *S. taranetzi*, *S. albus*, *S. kronocius*, *S. boganidae*, *S. elgyticus*, *S. andriashevi*, *S. schmidti*, *S. krogiusae*, из которых 9 эндемичные. К группе гольцовых рыб следует добавить также эндемичный род и вид *Salvethymus svetovidovi*; таким образом, количество эндемиков составит 10 видов. По мнению М. К. Глубоковского (1995), в Северной Пацифике находился вторичный центр видообразования рода, а сам род представлен двумя группами видов - архаичной арктической (*S. alpinus*, *S. andriashevi*, *S. neiva*, *S. czerskii*, *S. boganidae*, *S. elgyticus*, *S. taranetzi*, *S. levanidovi*, *S. krogiusae*) и продвинутой тихоокеанской (*S. malma*, *S. leucomaenis*, *S. albus*, *S. kronocius*, *S. schmidti*). Эволюция предковых форм этих групп происходила соответственно в Полярном бассейне и в Северной Пацифике. Гольцы арктической группы характеризуются преобладанием предковых краниологических признаков, тогда как тихоокеанской, напротив, производных (l. c.). Исходя из положений дисперсалистской биогеографии необходимо признать, что современное распространение гольцов в Северной Пацифике отражает генеральное направление эволюции и расселения предковых форм, а именно - из Полярного бассейна в северную часть Тихого

океана. Дивергенция гольцов происходила по двум направлениям (филумам). В одном из них сформировались (в порядке очередности отделения от общего предка): *Salvethymus svetovidovi*, затем *S. (Cristivomer) namaycush* и, наконец, *Hucho hucho*. Во втором филуме первым отделился *S. alpinus*, затем *S. elgyticus*, *S. (Bione) fontinalis*, следующую пару составили *S. leucomaenis* и *S. confluentus*, имеющие общего предка, также от общего предка возникла группа *S. czerskii*, *S. neiva*, *S. taranetzi* и *S. krogiausae* и, наконец, самая эволюционно молодая группа включает *S. malma*, *S. kronocius*, *S. albus*, *S. schmidti* и *S. curilus* (Глубоковский, 1995). Скорее всего, проникновение гольцов арктической группы и предковых форм гольцов тихоокеанской группы из Арктики в Северную Пацифику происходило неоднократно на протяжении плейстоцена, о чем свидетельствуют их современное распространение и уровень дивергенции. При этом расселение могло идти двумя путями: через периодически возникавший Берингов пролив (для форм, имеющих проходные экотипы) и через водоразделы по перехватам верховьев рек (для озерных форм). Быстрой и широкой адаптивной радиации гольцов способствовали резкие трансформации условий среды в Северной Пацифике в плиоцен-плейстоцене (оледенения, крупные колебания уровня моря, тектонические перестройки земной поверхности и гидросети, флуктуации климата), которые вызывали экосистемные катастрофы и приводили к популяционно-генетическим преобразованиям в границах ареала ранее единого предкового вида:

нарушению сложившейся сети репродуктивных отношений, что способствовало полной изоляции отдельных популяций;

изменению направления и интенсивности воздействия естественного отбора, что могло сопровождаться его ослаблением по традиционным направлениям;

изменению направлений и интенсивности миграций, что способствовало реализации эффекта основателя;

значительному снижению численности многих популяций, что существенно усиливало дрейф генов (Глубоковский, 1995).

Данные факторы имели место и в эволюции родов *Oncorhynchus* и *Parasalmo*, происхождение которых также связано с Северной Пацификой (l. c.). На примере этих таксонов уместно показать, как необоснованные номенклатурные изменения могут приводить к искаженной картине понимания эволюции и биогеографии лососевых (как, впрочем, и других) рыб. Дж. Смитом и Р. Стирли (Smith, Stearly, 1989) и К. Санфордом (Sanford, 1990) была пересмотрена система высших таксонов семейства *Salmonidae* с позиций кладизма, в результате чего все виды тихоокеанских форелей рода *Parasalmo* стали рассматриваться в составе тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*. Такой формальный подход к использованию результатов кла-

дистского анализа вызвал обоснованную критику (Дорофеева, 1994; Глубоковский, 1995), поскольку оба эти рода представляют собой две компактные группы близкородственных видов, сходных между собой морфологически, экологически и имеющих самостоятельную эволюционную судьбу. Известно, что род *Oncorhynchus* возник у азиатского побережья Северной Пацифики, а род *Parasalmo* - у североамериканского (Глубоковский, 1995), при этом генеральное направление эволюции первого шло по пути освоения ресурсов океана, второго - речных систем и в меньшей мере прибрежных пространств. Соответственно центрам присхождения тихоокеанские лососи расселялись из Азии в Северную Америку, а тихоокеанские форели - в противоположном направлении. Возникновение этих родов предположительно датируется началом миоцена (около 20 млн лет назад) и было связано с дивергенцией предковой формы, ареал которой оказался прерванным прибрежным и горнодолинным оледенением Якатага, существовавшим практически постоянно в районе зал. Аляска (Глубоковский, 1995). Род *Oncorhynchus* характеризуется также более широкой адаптивной радиацией, быстрыми темпами эволюции и поздним происхождением, чем род *Parasalmo* (l. c.). Кроме того, необходимо отметить различное положение в системе лососевых атлантического рода *Salmo* в трактовке разных авторов. Е. А. Дорофеева (1989: рис. 4) относит его вместе с родом *Salmothymus* к трибе *Salmonini* и считает, что предок этой группы отделился от общего ствола лососевых (подсемейство *Salmoninae*) позднее, чем произошла дивергенция гольцовых рыб (триба *Salvelinini*), но раньше возникновения родов *Parasalmo* и *Oncorhynchus* (триба *Oncorhynchini*). К. Санфорд (Sanford, 1990: fig. 5) приводит сходную кладограмму, на которой показана такая же последовательность дивергенции родов *Salvelinus*, *Salmo* и *Oncorhynchus* (включая *Parasalmo*). Таким образом, предполагается, что роды *Oncorhynchus* и *Parasalmo* возникли от общего предка с родом *Salmo*, который вселился из Атлантики в Пацифику и дал начало двум первым группам. Напротив, М. К. Глубоковский (1995: рис. 2. 20) считает, что эволюция подсемейств *Salmoninae* (триба *Salmonini* - роды *Salmothymus*, *Salmo*, *Bione*, *Salvelinus*, *Cristivomer*, *Salvethymus* и триба *Huchonini* - роды *Hucho* и *Brachymystax*) и *Oncorhynchinae* (роды *Oncorhynchus* и *Parasalmo*) шла двумя независимыми филумами от общего предка с подсемейством *Parahuchoninae* (род *Parachucho*). При этом отделение рода *Salmo* от общего предка произошло раньше, чем рода *Salvelinus*. Последняя реконструкция филогенеза лососевых более предпочтительна, т. к. основана на оценке эволюционной продвинутости таксонов, учитывает характер современного распространения архаичных и продвинутых форм и согласуется с палеонтологическими данными о центре происхождения лососевых в Северной Пацифике (Сычевская, 1986; Wilson, Williams, 1993).

Из анализа биогеографических событий, имевших место в истории формирования пресноводной ихтиофауны северо-восточной части ДВР, следует, что дисперсалистская теория удовлетворительно объясняет присутствие здесь таксонов рыб, центры происхождения которых расположены за пределами региона, а викариантная - автохтонных таксонов. К первой группе следует отнести виды родов *Acipenser*, *Carassius*, *Phoxinus*, *Leuciscus*, *Catostomus*, *Nemacheilus*, *Esox*, *Coregonus*, *Prosopium*, *Thymallus*, *Brachymystax*, гольцов арктической группы рода *Salvelinus*, *Lota*, *Perca*, *Gymnocephalus*; ко второй - *Oncorhynchus*, *Parasalmo*, гольцов тихоокеанской группы рода *Salvelinus*, *Salvethymus*, *Dallia*, *Osmerus*, *Hypomesus*, *Mallotus*, вероятно *Cottus*. Неясно положение родов *Lethenteron*, *Gasterosteus* и *Pungitius*, поскольку отсутствуют какие-либо прямые или косвенные данные об их центрах происхождения, а виды этих родов имеют чрезвычайно широкое (циркумбореальное) распространение в Северном полушарии.

Подобное соотношение дисперсалистского и викариантного элементов наблюдается также в распространении пресноводных моллюсков в северо-восточной части ДВР, среди которых присутствуют общие роды и виды, известные за пределами региона, в т. ч. в ископаемом состоянии (см. раздел 2.1, главу III). Из крупных двустворчатых моллюсков род *Dahurinaia* встречается на Камчатке, на северо-западе Северной Америки, в южной части ДВР. Виды рода *Beringiana* - *B. beringiana* и *B. yuokonensis* - распространены на Чукотке, Камчатке, Курильских и Алеутских островах. Род *Sinanodonta* известен из южной части ДВР, а в ископаемом состоянии - в миоценовых отложениях Прибайкалья и Камчатки (Затравкин, Богатов, 1987). Среди брюхоногих моллюсков число общих родов и видов существенно больше: *Cincinna helicoides*, *C. ssorensis*, *C. confusa*, *C. sibirica*, *Boreoelona sibirica*, *Kolhymannicola kolhymensis*, *Lymnaea atkaensis*, *L. petersi*, *L. nuttaliana*, *L. psilia*, *L. sibirica*, *L. zazurniensis*, *L. jacutica*, *L. auricularia*, *Aplexa amurensis*, *Sibirenauta elongata*, *S. sibirica*, *S. aenigma*, *Physa chukchensis*, *Ph. jennessi*, *Ph. tei*, *Anisus leucostoma*, *A. substroemi*, *A. kamtschaticus*, *A. stroemi*, *A. baikalensis*, *Polypylis likharevi* (Богатов, Затравкин, 1990). Кроме них присутствуют довольно многочисленные эндемики, но только видового ранга: *Cincinna chereshnevi*, *Kolhymannicola ochotica*, *Lymnaea azabatschensis*, *L. falsipalustris*, *L. kurenkovi*, *L. kamtschatica*, *L. chereshnevi*, *L. abberans*, *L. middendorffii*, *L. magadanensis*, *L. streletzkae*, *L. tumrokensis*, *L. thermokamtschatica*, *L. coreana*, *L. schelechovi*, *Physa jarochnovitschae*, *Ph. streletzkae*, *Ph. kuvaevi*, *Kolhymorbis shadini* (l. c.). Так же, как и для пресноводных рыб, из особенностей распространения пресноводных моллюсков следует назвать то, что они вселялись в водоемы региона из разных центров происхождения и преимущественно в этапы низкого стояния моря.

Последующая дивергенция (возникновение эндемиков) происходила в изолированных водоемах-рефугиумах в периоды трансгрессий моря и оледенений, разобшавших единые в прошлом ареалы видов (Старобогатов, 1970, 1986). Очевидно, повышение уровня моря и ледников полупокровного типа на моллюсков оказывало существенно большее негативное влияние, чем на рыб, в силу несравненно лучшей способности последних к активным перемещениям в пределах речных бассейнов и избеганию неблагоприятных факторов среды. По-видимому, именно вымиранием в критические периоды плиоцен-плейстоцена могут быть объяснены весьма широкие разрывы ареалов пресноводных моллюсков, наблюдаемые ныне на северо-восточной части ДВР и сопредельных территориях Азии и Северной Америки, что, в частности, подтверждается и палеонтологическими данными (Старобогатов, 1986; Назаркин, 1992). Эволюционная консервативность и низкие темпы эволюции пресноводных моллюсков (Старобогатов, 1970) позволяют предположить более раннее формирование малакофауны водоемов приберингийских территорий по сравнению с ихтиофауной, представленной в основном филогенетически молодыми группами лососевидных рыб.

Многочисленные факты подобного дизъюнктивного характера распространения и в некоторых случаях довольно высокого эндемизма известны также для других групп водных беспозвоночных, обитающих на территории северо-восточной части ДВР: амфибиотических насекомых отрядов Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera (древние примитивные представители семейств Deuterophlebiidae и Nymphomyiidae) (Леванидов, Леванидова, 1976; Леванидов, 1980; Макаrenchенко, 1979; Макаrenchенко и др., 1989), водяных осликов рода *Asellus* (Isopoda, Asellidae) (Леванидов, 1980; Вехов, 1993), планарий (Tricladida, Paludicola) (Порфирьева и др., 1979; Порфирьева, Тимошкин, 1980), водяных клещей (Hydrachnellae, Acariformes) (Вайнштейн, 1981), малощетинковых червей (Oligochaeta) (Сокольская, 1976; Морев, 1986), пресноводных ракообразных (Copepoda, Calanoida) (Стрелецкая, 1986а, б). При этом в фауне водных беспозвоночных присутствуют древние, примитивные, продвинутые и реликтовые таксоны разного ранга - от вида до семейства и подотряда, вселившиеся на территорию региона из различных центров происхождения и в разные сроки, по-видимому, с начала третичного периода; кроме того, сама территория северо-восточной части ДВР с прилегающими районами Берингии была рефугиумом для древних форм, а также ареной формо- и видообразования в разных группах пресноводных беспозвоночных (I. c.).

Формирование пресноводной ихтиофауны южной части ДВР, судя по ее таксономическому составу и палеонтологическим данным (см. главы I и III.), в значительно большей степени викариантного, чем дисперсалистского

характера, поскольку тесно связано с эволюцией древнего океана Тетис и дрейфом древних континентов Гондваной и Лавразией. Тетис занимал огромную депрессию между этими суперматериками и простирался от Карибского бассейна (в период соединения Северной Америки с Европой) через современные Средиземное, Черное, Каспийское и Аральское моря (реликты Тетиса) на восток и юго-восток к Индийскому океану и внутренним морям Индонезийского архипелага (Фурмарье, 1971; Зоненшайн, Городницкий, 1976; Зоненшайн, Савостин, 1979; Пшенин, Чедия, 1979; Stoneley, 1974; Tapponnier, 1985; Golonka, Skotese, 1995). Южную и юго-восточную окраины Лавразии составляли плато Тибет, районы бассейна Амура, Китая, Юго-Восточной Азии (1. с. ). С позднего мезозоя до кайнозоя Индийская плита была отделена от Лавразии морскими пространствами океана Тетис шириной 3-5 тыс. км. Движение Индийской плиты к северу началось около 80 млн. лет назад и завершилось столкновением с Лавразией около 50 млн. лет назад в результате чего, (но значительно позднее - в конце палеогена) началось образование Гималаев и воздымание Тибетского плато (Stoneley, 1974; Tapponnier, 1985). В раннемиоценовое время единый океан Тетис замкнулся в районе Аравии и распался на два крупных, изолированных друг от друга эпиконтинентальных моря, одно (Западное) имело связь с Атлантическим океаном, другое (Восточное) - с Тихим и Индийским океанами (Городницкий и др., 1978; Stoneley, 1974). Водораздел между этими морями проходил, по-видимому, восточнее Аральского моря. В свою очередь, Западный бассейн в конце миоцена утратил связь с Атлантикой и разделился на палео-Средиземное море, включавшее также Адриатическое, Эгейское и Сарматское моря, в состав последнего входили Черное, Каспийское и Аральское моря. В отличие от гипергалинного палео-Средиземного, Сарматское море характеризовалось сильным опреснением, и его воды в конце миоцена - начале плиоцена прорвались в палео-Средиземное море. Несколько позднее в результате гляциоэвстатического повышения уровня моря (5, 2 млн лет назад) открылся Гибралтарский пролив. Палео-Средиземное море в геологически кратчайший срок заполнилось океанической водой и приобрело близкие к современным очертания, хотя на протяжении плейстоцена его уровень и гидрологические условия испытывали сильные изменения, но при сохранении постоянной связи с Атлантикой (Несис, 1982).

По-видимому, подобные трансформации происходили в неогеновое время и с Восточным реликтовым бассейном океана Тетис. По мере воздымания Гималаев и Тибетского плато он постепенно распадался на ряд крупных водоемов озерного типа, заполнявших депрессии Центральной Азии, Монголии и Внутреннего Китая. Поскольку эта территория, занимаемая Тетисом и его окраинными морями, служила водосборным бассейном для палео-рек,

стекавших с севера (с южного побережья Лавразии), а позднее с юга (с отрогов Гималаев) (Пшенин, Чедия, 1979), можно предположить, что крупные озера - остатки Восточного моря - постепенно превратились в пресные водоемы. Об этом, в частности, однозначно свидетельствуют палеонтологические находки пресноводной фауны (в т. ч. и рыб) в палеоген-неогеновых отложениях данной территории (Кожов, 1962; Сычевская, 1986, 1989). В настоящее время высоко поднятые плато Западного и Центрального Китая, Монголии являются обширными водораздельными площадями для главных сибирских рек, текущих в Северный Ледовитый океан; Амура, рек Восточного и Южного Китая (Хуанхэ, Янцзы), рек Юго-Восточной Азии (Меконг, Салуин), впадающих в Тихий океан; рек Ганга и Инда бассейна Индийского океана; рек Аму-Дарьи и Сыр-Дарьи, текущих в Аральское море, и Мургаб, впадающей в Каспийское море. Примечательно, что реки Хуанхэ, Янцзы, Меконг и Салуин берут начало на относительно ограниченной территории восточного Тибета, где их верховья расположены довольно близко друг к другу. Такое же близкое расположение верховьев наблюдается у Брамипутры и Инда, текущих из южных районов Тибетского плато в противоположные стороны и впадающих в Индийский океан. Согласно схеме зоогеографического районирования Л. С. Берга (1962) данный район относится к Тибетской провинции Нагорноазиатской подобласти Голарктики. Автор предполагал, что высокое сходство ихтиофаун верховьев этих рек на зоогеографическом уровне провинции обусловлено тем, что в ледниковое время гидрографические условия Тибетского плато позволяли рыбам свободно расселяться между бассейнами, подобно тому как это происходило в Альпах также в периоды четвертичных оледенений (l. c. ). Вместе с тем ихтиофауны китайских и индокитайских рек (Хуанхэ, Янцзы, Меконг, Салуин и более мелкие реки), с одной стороны, и собственно индийских (Инд, Ганг с Брамипутрой, реки Индии, Пакистана, Бирмы), с другой, в целом довольно сильно различаются и принадлежат соответственно к Китайской и Индийской подобластям Сино-Индийской области (Берг, 1962). Сходство ихтиофаун этих подобластей существует главным образом на уровне семейств и в меньшей степени - родов и видов (Jayaram, 1977; Nelson, 1984; Mai Dinh Yen, 1985), что свидетельствует о наличии между ними довольно древних связей и относительно длительного обособленного развития. Уровень эндемизма ихтиофаун этих подобластей также довольно высокий, но преимущественно видового ранга (l. c. ).

Предполагается, что центр происхождения доминирующих групп пресноводных рыб Сино-Индийской области (представители отряда Siluriformes, семейств Cyprinidae, Homalopteridae, Cobitidae, Balitoridae, Eleotridae, Channidae, Anabantidae, Belontiidae, Mastacembelidae) расположен в Юго-Восточной Азии (Берг, 1962; Дарлингтон, 1966; Jayaram, 1977; Sawada, 1982;

Nelson, 1984; Mai Dinh Yen, 1985; Banarescu, 1990, 1992). Отсюда они расселились в разных направлениях, причем таксоны некоторых семейств заселили даже другие континенты. Например, представители отряда Siluriformes - Северную Америку (сем. Ictaluridae), Восточную Азию и Африку (Bagridae), бореальную, субтропическую и тропическую зоны Евразии (Siluridae), тропическую зону Азии и почти всю Африку (Clariidae); семейство Cyprinidae - всю Евразию, Африку и Северную Америку; Cobitidae и Balitoridae - всю Евразию, Channidae - Восточную и Юго-Восточную Азию, Центральную Африку (l. c. ).

Современное распространение перечисленных семейств пресноводных рыб, большинство из которых относится к типично пресноводным, традиционно объясняли с позиций дисперсалистской биогеографии (Берг, 1949б, 1962; Дарлингтон, 1966; Линдберг, 1972; Ле Минь Вьен, 1976; Gosline, 1975; Jayaram, 1977; Sawada, 1982; Banarescu, 1990, 1992). При этом предполагалось, что их расселение из центров происхождения осуществлялось по речным системам на «мостах» суши между континентами (l. c. ), которые сохраняли стабильное (современное) расположение. Однако многочисленные геологические данные, касающиеся истории развития земной поверхности, не подтверждают, например, возникновение и последующего исчезновения «мостов» суши между Евразией и Северной Америкой в Северной Атлантике, или между Юго-Восточной Азией и Индией, Африкой и Южной Америкой в Южной Атлантике. Также нет убедительных доказательств существования в прошлом крупной единой речной системы, простиравшейся в широтном направлении от Европы через Центральную и Восточную Азию, по которой могло бы происходить расселение пресноводных рыб в пределах Евразийского континента. Вместе с тем современное распространение общих таксонов пресноводных рыб в Евразии и Северной Америке, а также палеонтологические находки палеоген-неогеновых ихтиофаун на этих континентах (Сычевская, 1986, 1989; Wilson, Williams, 1993) свидетельствуют о широком распространении на протяжении палеогена и особенно неогена представителей сино-индийской по происхождению фауны рыб. Это положение также справедливо и в отношении других ныне живущих и вымерших таксонов рыб, например, из семейств Amiidae, Acipenseridae, Esocidae (l. c. ). Подобный характер распространения и последующая эволюция пресноводной ихтиофауны Голарктики находят свое объяснение с позиции викариантной биогеографии и теории дрейфа континентов. Проникновение Cyprinidae и предков семейства Ictaluridae (Siluriformes) из Евразии в Северную Америку произошло еще тогда, когда эти континенты составляли единую сушу - Лавразию, распад которой начался в эоценовое время (McKenna, 1972; Eldholm, Thiede, 1980). В ископаемом состоянии представители этих семейств известны из па-

леоцен-эоценовых отложений Азии и палеоцен-олигоценных отложений Северной Америки (Сычевская, 1986; Wilson, Williams, 1993). Именно длительная изоляция способствовала обширной радиации и видообразованию в этих группах рыб, не имеющих общих родов (исключая плиоценового вселенца в Северную Америку через Берингию - род *Phoxinus*) и видов на обоих континентах; сомообразные же представлены разными семействами (Nelson, 1984). Другими примерами очень древнего викарианса могут служить таксоны отряда *Acipenseriformes*: в Евразии и Северной Америке обитают общее сем. *Acipenseridae* и род *Acipenser*, общее подсемейство *Scaphirhynchinae* с викарирующими эндемичными родами *Pseudoscaphirhynchus* (бассейн Аральского моря) и *Scaphirhynchus* (р. Миссисипи), общее сем. *Polyodontidae* с эндемичными родами *Psephurus* (р. Янцзы) и *Polyodon* (р. Миссисипи) (Nelson, 1984). Викарирующие эндемичные виды известны также в сем. *Umbridae*: *Umbrakrateri* в Европе и *U. limi* и *U. pigmaea* на восточном побережье Северной Америки. По мнению Е. К. Сычевской (1986), подобные факты объясняются существованием на рубеже мезозоя и кайнозоя единой Амфиатлантической зоогеографической области, располагавшейся на территории Европы и восточного побережья Северной Америки. Сходное - амфиатлантическое - распространение демонстрируют также некоторые таксоны пресноводных моллюсков (Старобогатов, 1970).

Распад Амфиатлантической области (отделение Северной Америки от Европы) и океана Тетис (причленение Аравийской плиты к Европе) совпали с коренной перестройкой пресноводной ихтиофауны Евразии на рубеже эоцен-олигоцена, заключавшейся в появлении новых доминантов - карповых рыб сем. *Syrprinidae*, которые вытеснили преобладавших ранее чукучановых рыб сем. *Catostomidae* (Сычевская, 1986, 1989).

Наибольшего разнообразия сино-индийская ихтиофауна в районах Внутренней Азии достигает в раннем миоцене - начале плиоцена (Сычевская, 1989), при этом западная граница ее распространения совпадает или близка к предполагаемому району замыкания океана Тетис. Широкой экспансии сино-индийских элементов на север в раннем неогене, по-видимому, способствовало постепенное уменьшение площади Восточного бассейна Тетиса, прекращение его связи с Индийским и Тихим океанами и превращение в сеть опресненных, а затем полностью пресных водоемов озерного типа (вероятно, связанных между собой), из которых осуществлялся сток в Тихий (р. Амур, реки Китая и Юго-Восточной Азии) и в Индийский океаны (реки Индии и Пакистана). По палеонтологическим данным, еще в плиоцене сохранялась связь между бассейнами Амура, рек Северного Китая и Западной Монголии по системам слабо проточных озерных водоемов с хорошо аэрируемой водой без признаков засоления (Сычевская, 1989). Данный район

Внутренней Азии характеризовался широким распространением и большим видовым разнообразием представителей семейств Cobitidae, Balitoridae и подсемейства Gobioninae (Cyprinidae), что может указывать на их автохтонное возникновение и последующее расселение в Сино-Индийскую область (Сычевская, 1989). Вымирание сино-индийской теплолюбивой фауны произошло в позднем плиоцене-плейстоцене и было связано с усилившимся орогенезом, повлекшим за собой резкие климатические изменения (в сторону похолодания и увеличения аридности). Представители этой группы рыб сохранились лишь в речных бассейнах, впадающих в Тихий и Индийский океаны в зоне муссонного климата. В бассейне Амура, который является северной границей распространения сино-индийской фауны, она значительно обеднена по сравнению с более южными районами именно в силу климатических причин.

Следы более позднего, по-видимому, неогенового викарианса наблюдаются в современной ихтиофауне Евразии. К нему относятся викарирующие виды, известные из южной части ДВР - бассейна Амура и с большим разрывом ареалов в Центральной Азии - в Европе: *Huso dauricus* - *H. huso* (Понто-Каспийский бассейн), *Acipenser schrenckii*, *A. medirostris* - виды рода *Acipenser* в Сибири и Европе; *Hucho hucho taimen* - *H. hucho hucho* (Европа); *Carassius auratus*, *Cyprinus carpio* - те же виды (Европа); *Silurus soldatovi* - *S. glanis* (Европа); *Parasilurus asotus* - *P. aristotelis* (Греция); *Nemacheilus toni* - более 20 видов рода в Центральной Азии, Кавказе, Европе; *Cobitis granoei*, *C. lebedevi*, *C. lutheri* - *C. granoei* (Сибирь до Лены, Европа), *C. aurata* (бассейны Аральского, Каспийского и Черного морей), *C. caucasica* (реки Кавказа), *C. caspia* (бассейн Каспийского моря); *Misgurnus anguillicaudatus* - *M. fossilis* (Европа); *Rhodeus sericeus* - *R. sericeus amarus* (Европа, Малая Азия); *Gobio gobio*, *G. soldatovi* - *G. gobio sarmaticus* (Черное море), *G. gobio lepidolaemus* (Закавказье, Средняя Азия), *G. kessleri* и *G. uranoscopus* (Черное море), *G. persa* (Кавказ); *Romanogobio tenuicorpus* - *R. albipinnatus* (Европа), *R. ciscaucasicus* (Кавказ) (Берг, 1948; Богуцкая, Насека, 1996). Для перечисленных видов невозможно представить более позднее расселение, поскольку большинство или все из них сохранились бы в крупных сибирских реках (как, например, гольяны *Phoxinus phoxinus* и *Ph. phoeniceus* - широко распространенные и, несомненно, недавние вселенцы в водоемы Сибири и Европы). Для разных групп викарирующих видов характерен различный уровень дивергенции - от отсутствия таковой у *Cyprinus carpio*, *Carassius auratus*, *Hucho hucho* до образования хорошо обособленных подвидов и видов (все остальные виды). Особенно высоким видовым разнообразием выделяется род *Nemacheilus*, что можно объяснить широкой адаптивной радиацией этого горного рода в связи с неоген-четвертичным орогенезом в Европе, Центральной Азии и Сибири.

Эндемичные сино-индийские элементы ихтиофауны типично пресноводных рыб из водоемов южной части ДВР можно рассматривать как викариантов - реликтов единой и широко распространенной в прошлом ихтиофауны Восточной и Юго-Восточной Азии. Подобный или несколько более высокий уровень эндемизма присущ также пресноводной ихтиофауне Корейского полуострова и р. Ляохэ (Берг, 1948, 1949а, б; Линдберг, 1972; Богуцкая, Насека, 1996), Японского архипелага (но без о-ва Хоккайдо) (Tomoda, 1984; Tomoda et al., 1977; Tokui, Kawanabe, 1984; Ueno, 1984; Goto, 1987), что предполагает близкие сроки формирования эндемиков и изоляции ихтиофауны южной части ДВР и речных систем бассейна Японского моря.

Напротив, присутствие в составе ихтиофауны южной части ДВР палеарктических по происхождению эндемичных видов (*Esox reichertii*, *Thymallus grubei*, *Coregonus chadary*, *C. ussuriensis*) вряд ли может свидетельствовать о широком распространении здесь в прошлом палеарктической фауны пресноводных рыб. Скорее всего, эти эндемики являются потомками предковых форм, вселившихся сюда из западных и северных от Амура сибирских рек и обособившихся в нем до автохтонных самостоятельных видов. В частности, амурскую щуку *E. reichertii* нельзя считать викариантом *E. lucius*, поскольку первая филогенетически близка к неогеновому вымершему виду *E. sibiricus*, а вторая - к также вымершему *E. moldavicus*, хотя оба предковых вида произошли от раннемиоценового исчезнувшего *E. borealis* (Сычевская, 1976, 1986). Родственные связи *Th. grubei*, *C. chadary* и *C. ussuriensis* неясны, поскольку филогения семейств *Thymallidae* и *Coregonidae* не разработана. Предполагается, что центр возникновения монотипического семейства *Thymallidae* расположен в горных районах Центральной Азии, где сосредоточено наибольшее число видов рода и обитает примитивный вид *Th. brevirostris* (Световидов, 1936). Амурского хариуса *Th. grubei* рассматривают или как подвид сибирского *Th. arcticus grubei* (Световидов, 1936; Берг, 1948; Никольский, 1956; Зиновьев и др., 1983), или как самостоятельный вид (Тугарина, Храмова, 1980; Pivnicka, Hensel, 1978), но сближают его с восточносибирским хариусом *Th. arcticus pallasi* (Тугарина, Храмова, 1980). Последнее представляется малообоснованным вследствие достаточно существенных различий амурского и восточносибирского хариусов по многим внешним морфологическим и анатомическим признакам (собственные неопубликованные данные).

По мнению Г. Х. Шапошниковой (1968, 1976), амурский сиг *C. ussuriensis* не является близким родственником симпатричного с ним сига-хадары *C. chadary* и хорошо отличается от всех других видов конечноротых сигов; возможно, он вселился в Амур с севера по опресненным морским пространствам. Сиг-хадары по некоторым остеологическим признакам близок к си-

гам группы «lavaretus», но по большинству из них существенно отличается от этих и всех других нижнеротых сигов. Скорее всего, оба амурских вида рода *Coregonus* представляют собой разные филетические линии, родственные связи которых нуждаются в выявлении. Кроме того, эндемичные виды сигов Амура хорошо различаются экологически: *C. ussuriensis* - хищная рыба, обитатель среднего течения, низовьев и лимана Амура, *C. chadary* предпочитает речной бентос, населяет горные и полугорные, главным образом левобережные притоки Амура (Берг, 1948; Никольский, 1956; Решетников, 1980).

Примером викарирующей популяции, значительно удаленной от основного ареала вида на Камчатке, может служить небольшая популяция микижи *Parasalmo mykiss* Шантарских островов, морфологически близкая к западнокамчатской микиже, что позволяет предполагать их общий генезис (Алексеев, Свириденко, 1985).

В южной части ДВР расположена большая часть ареала одного из наиболее древних таксонов лососевых рыб, эндемичного рода и вида - сахалинского тайменя *Parahucho perryi*, самого архаичного представителя тихоокеанских лососей - симы *Oncorhynchus masou*, а также одного из наиболее рано дивергировавших гольцов рода *Salvelinus* - кунджи *S. leucomaenis*. В бассейне Японского моря последние два вида имеют несколько внутривидовых форм. С этими древними и архаичными лососевыми симпатричны (географически, но не экологически) и наиболее эволюционно продвинутые представители семейства *Salmonidae* - ленки (род *Brachymystax*) и таймень (*Hucho*) (Берг, 1948; Глубоковский, 1995).

По-видимому, южная часть ДВР (в частности, бассейн Амура и бассейн Японского моря в целом) с более стабильными физико-географическими условиями, чем в северо-восточной части региона, выполняла роль района-рефугиума для сохранения таксономического разнообразия, формо- и видообразования в разных систематических группах пресноводных рыб. Примечательно, что в южной части ДВР эндемичные виды и подвиды присутствуют во многих семействах (12) и родах (20) рыб, что намного превышает эти показатели (4 и 6 соответственно) в северо-восточной части региона. Крупнейший на ДВР речной бассейн Амура характеризуется чрезвычайно широким и динамичным спектром экологических условий, разнообразием стадий и биотопов обитания пресноводных рыб (Никольский, 1956; Богатов, 1994). Соответственно этому также велико таксономическое и экологическое разнообразие ихтиофауны Амура (Берг, 1948, 1949а, б, 1962; Никольский, 1956), т. е. наблюдается проявление общебиологической закономерности, заключающейся в том, что разнообразие порождает разнообразие (Чернов, 1991). Не исключено, что именно высокое разнообразие экологических условий определило многообразие эндемиков у значительного числа таксо-

номических групп рыб бассейна Амура, предковые формы которых вселились в речной бассейн, содержащий многовидовое сообщество рыб с напряженными межвидовыми и межпопуляционными взаимоотношениями (Никольский, 1956). Напротив, в северо-восточной части ДВР формирование ихтиофауны и возникновение эндемиков шло по пути неконкурентной эволюции (как, впрочем, в целом в субарктических водоемах Палеарктики и Неарктики), т. е. в условиях достаточно большого числа свободных экологических ниш в пределах ареала ранее вымерших предшественников (Сычевская, 1989). Поскольку таксономическое разнообразие пресноводных рыб речных систем Субарктики относительно невелико, наибольшее число эндемиков присутствует в основном в доминирующих семействах холодолюбивых лососевидных рыб (*Coregonidae*, *Salmonidae*, *Thymallidae*). Одним из главных лимитирующих факторов, определивших низкое таксономическое разнообразие обитателей пресных водоемов приполярных регионов, несомненно является климатический, - т. е. дефицит тепла (Решетников, 1980; Леванидова, 1982; Чернов, 1991).

Отсутствие значительной дивергенции и эндемизм только подвидового уровня (у видов рода *Rhoxinus*) в ихтиофаунах сопредельных Амуру районов Амурской переходной области свидетельствуют о сравнительно недавнем, скорее всего позднеплейстоценовом, возрасте их формирования. Более того, для Северосахалинского района предполагается еще более позднее - голоценовое - время происхождения его пресноводной ихтиофауны, виды рыб которой таксономически идентичны таковым, обитающим в водоеме-доноре - бассейне р. Амур (Никифоров, Гришин, 1989).

Ярко выраженный викарианс присущ также пресноводной малакофауне южной части ДВР, что подтверждается и палеонтологическими данными (см. раздел 2. 2, главу III). Последние свидетельствуют о том, что к концу мезозоя пресные водоемы почти всей Азии от Тихого океана на востоке до Средней Азии на западе и от Сибири к югу до Вьетнама населяла фауна моллюсков, которая в современном виде характерна для Сино-Индийской области (Кожов, 1962; Старобогатов, 1970). Широкое расселение моллюсков, как и пресноводных рыб, происходило по древним гигантским, связанным друг с другом водоемам озерного типа, заполнявшим крупные депрессии Центральной и Юго-Восточной Азии, возникшие на месте деградировавшего Восточного бассейна океана Тетис (Кожов, 1962). Современная амурская малакофауна сформировалась как северный дериват сино-индийской на огромных пространствах Северной Азии в миоцен-плейстоцене; сино-индийский генезис характерен также высоко эндемичной малакофауне Байкала (Старобогатов, 1970). Длительное обособленное развитие на северном пределе распространения теплолюбивых сино-индийских моллюсков в бассейне

Амура и других районах южной части ДВР привело к их широкой адаптивной радиации и возникновению многочисленных эндемичных видов, подвидов и даже отдельных родов (например, *Arsenievinaia*, *Amuropaludina*, *Ussuripaludina*, *Amurlymnaea*) (Старобогатов, 1970; Затравкин, Богатов, 1987; Богатов, Затравкин, 1990). По-видимому, как и для пресноводных рыб, возникновению многообразия эндемичных таксонов моллюсков способствовало разнообразие экологических условий региона, и в частности бассейна р. Амура, содержащего самую богатую пресноводную малакофауну (l. c. ). Чрезвычайно высоким таксономическим разнообразием и уникальностью отличается также фауна водных насекомых южной части ДВР, которая служила убежищем древних третичных таксонов, вымерших на большей части территории Палеарктики (Леванидова, 1982, 1986; Жильцова, Леванидова, 1984; Макарченко, 1985; Макарченко и др., 1989; Тиунова, 1986; Определитель..., 1986, 1988, 1989; Вшивкова, 1989).

## Заключение

**П**ресноводная ихтиофауна ДВР на протяжении более двух столетий привлекает внимание исследователей в силу уникальных и неповторимых особенностей своего таксономического состава и разнообразия (Берг, 1948, 1949 а, б; Никольский, 1956; Линдберг, 1972; Черешнев, 1986, 1996). Она характеризуется смешанным обликом, включающим таксоны рыб, различные по срокам и географическим центрам происхождения, эволюционной продвинутости и экологии. Такие особенности ихтиофауны были обусловлены пограничным положением региона, расположенного между тремя зоогеографическими областями Голарктики - Палеарктической, Неарктической и Сино-Индийской. Кроме того, ДВР на протяжении кайнозойской эры испытывал существенные геологические катаклизмы, которые изменяли и перестраивали рельеф земной поверхности, гидросети, конфигурацию береговой линии и шельфовых пространств морей. В конце кайнозоя эти процессы сопровождались крупными колебаниями уровня океана, развитием мощных оледенений и флуктуаций климата; последние события особой интенсивности достигали в северо-восточных районах ДВР. И в настоящее время вследствие значительной меридиональной протяженности климатические условия региона характеризуются значительной контрастностью - от климата арктических пустынь на севере до субтропического на юге. Перечисленные причины определили современный облик пресноводной ихтиофауны ДВР, особенности распространения рыб в водоемах его территорий, состав и структуру сообществ, характерные черты экологии рыб.

Динамичное геологическое развитие ДВР в прошлом приводило к неоднократным разрывам единых ареалов отдельных видов рыб и ихтиофауны районов региона, вымиранию видов и последующему заселению рыбами вновь возникающих речных систем. В условиях длительной географической изоляции популяций в новых условиях это способствовало возникновению многочисленной группы эндемичных таксонов от подвида до семейства, а также эволюции в отдельных группах рыб. Перестройки рельефа, гидросети наземных территорий и шельфовых пространств морей приводили к возникновению новых речных систем, связывающих ихтиофауны разных районов ДВР и сопредельных территорий. По этим речным системам из прилежащих речных бассейнов Восточной Сибири, Аляски, Северного Китая пресноводные рыбы вселялись в различные реки региона, в результате чего был сфор-

мирован современный состав его ихтиофауны. В свою очередь, некоторые виды рыб из самого ДВР или через речные системы его территорий распространялись в сопредельные районы Аляски, Восточной Сибири, Северного Китая, Кореи, Японии.

Именно изучение особенностей распространения пресноводных рыб и геологической истории развития рельефа ДВР послужило фактологической основой Г. У. Линдбергу (1947, 1972) для разработки биогеографического метода познания (реставрации) событий недавнего прошлого, а также создания значительного теоретического обобщения, касающегося влияния крупных колебаний уровня моря в четвертичном периоде на формирование и эволюцию пресноводной ихтиофауны Северного полушария. Методология биогеографического подхода Г. У. Линдберга (1972) впоследствии доказала свою эффективность и стала широко использоваться отечественными и зарубежными исследователями в решении подобных биогеографических задач для разных групп пресноводных животных и в целом для их фаун отдельных территорий Голарктики.

По мере изучения фауны, систематики, родственных связей, особенностей распространения пресноводных рыб в неисследованных, малоизученных и труднодоступных районах ДВР, а также накопления данных по истории его геологического развития в кайнозое гипотеза формирования пресноводной ихтиофауны региона, предложенная Г. У. Линдбергом (1972), получила дальнейшее развитие, корректировку и уточнения, но без пересмотра основных принципов и методологии «биогеографического метода». Обобщение в данной работе многочисленных накопленных к настоящему времени сведений по биогеографии пресноводных рыб ДВР позволило по-новому представить эволюцию развития его пресноводной ихтиофауны, история становления которой охватывает значительный с геологической точки зрения период времени, начиная с палеогена. Чрезвычайно важная информация по данной проблеме была получена при изучении ископаемых остатков общих и близкородственных с ихтиофауной ДВР таксонов пресноводных рыб из палеоген-неогеновых и четвертичных отложений различных районов сопредельных территорий Центральной, Восточной Азии и самого региона. Важнейшие выводы этих исследований заключались в том, что в палеоген-неогене в Центральной и Восточной Азии (т. е. далеко за пределами современного распространения) была широко расселена сино-индийская по происхождению фауна рыб, обитающая в настоящее время в южной части ДВР, Китае, Юго-Восточной Азии и Индии; в плиоцен-плейстоценовых отложениях северо-восточной части ДВР обнаружены те же таксоны рыб, которые и ныне населяют речные бассейны региона.

Биогеографический анализ показал, что территория ДВР зоогеографически неоднородна и резко разделяется на две крупные части: северо-восточную и южную. В разработанной новой схеме районирования региона первая входит в состав двух провинций Палеарктики - Ледовитоморской и Тихоокеанской, а ее восточные районы - в Берингийскую переходную область (Черешнев, 1986, 1996). Южная часть ДВР целиком принадлежит Амурской переходной области в понимании Л. С. Берга (1949б, 1962). На основании состава ихтиофауны и особенностей распространения рыб пересмотрены предложенные ранее и установлены новые границы зоогеографических подразделений разного ранга (начиная от минимального выдела - района) на территории ДВР.

Пресноводная ихтиофауна северо-восточной части ДВР геологически весьма молодая, она представлена главным образом холодолюбивыми таксонами лососевидных рыб. В ней доминируют палеарктические по происхождению рыбы, но присутствуют также довольно представительные группы неарктического и тихоокеанского происхождения. Наибольшее число эндемиков в семействе лососевых, а среди них - в группе гольцовых рыб. Примечательно, что почти все эндемичные виды гольцовых рыб встречаются в водоемах в зоне тектонически активного Охотско-Чукотского вулканогенного пояса; больше всего эндемичных гольцов обитает на Камчатке. В северо-восточной части ДВР расположен один из крупных центров формо- и видообразования лососевидных рыб. Возникновение новых таксонов и формирование сообществ рыб происходили в условиях неконкурентной эволюции, т. е. в пределах ареалов вымерших предшественников, освободивших экологическое пространство. Как правило, сообщества рыб маловидовые (особенно на тихоокеанском побережье) с доминированием немногих видов или групп видов, но численность популяций видов и групп - доминантов - обычно довольно высокая (представители семейств лососевидных, корюшковых и колюшковых рыб). Биocenотические связи между видами слабые и относительно выражены только в самых крупных речных бассейнах-рефугиумах с наиболее многочисленной ихтиофауной. Соответственно этому разнообразие адаптаций у рыб к условиям среды ограничено, и примеры крайней экологической специализации весьма редки (Черешнев, 1996). Синтез био- и палеогеографических данных позволил реконструировать историю формирования пресноводной ихтиофауны северо-восточной части ДВР начиная с конца третичного времени. Этот регион служил, с одной стороны, транзитным путем расселения рыб в широтном направлении в пределах одного или между двумя континентами (Азией и Северной Америкой) через единые речные системы Берингии и тектонически обусловленные перехваты верховьев рек, с другой - ареной формо- и видообразования в доминирующих группах рыб.

Восточные районы региона, входившие в состав Берингии, являются крайним рубежом распространения палеарктической ихтиофауны и зоной проникновения в Азию неарктических видов рыб. Наиболее важными палеогеографическими факторами, определившими современный облик ихтиофауны, были крупные колебания уровня океана, тектонические перестройки земной поверхности и гидросети, мощные оледенения полупокровного типа; климатические изменения оказывали опосредованное влияние, и их роль в целом незначительна (Черешнев, 1996). Формирование пресноводной ихтиофауны северо-восточной части ДВР хорошо объясняется дисперсалистской биогеографией, хотя и здесь имеются явные примеры элементов древнего викарианса. Сходные закономерности с пресноводными рыбами в особенностях распространения, зоогеографическом районировании территории, путях и факторах формирования фауны существуют также и для пресноводной малакофауны региона, но для них более предпочтительна викариантная модель биогеографии.

Южная часть ДВР по составу ихтиофауны намного более многочисленна и разнообразна, чем северо-восточная и прилегающие территории Палеарктической области, за счет присутствия большой группы рыб сино-индийского происхождения. Здесь доминируют представители семейств карповых и бычковых при незначительной доле лососевидных рыб. Состав ихтиофауны смешанный, включает палеарктические, сино-индийские, тихоокеанские и другие по происхождению группы рыб, что послужило основанием для выделения региона в особый - переходный - тип областей. Ихтиофауна области характеризуется древним обликом и длительным обособленным развитием, ее фаунистические связи с северо-восточной частью ДВР и сопредельной Палеарктикой крайне слабые. Самым крупным районом таксономического и экологического разнообразия, а также эндемизма является бассейн р. Амура, где обитает и наибольшее число таксонов рыб. Ихтиофауна всех остальных районов области - дериват амурской разной степени обедненности с крайне редким и низким уровнем эндемизма (только подвидового ранга). В отличие от северо-восточной части ДВР в южной нет ни одного рода рыб, который бы дивергировал столь значительно, как гольцовые рыбы. Зато здесь эндемики имеются в большой группе семейств и родов сино-индийских и некоторых палеарктических групп. Возникновение эндемичных таксонов в бассейне Амура было обусловлено факторами конкурентной эволюции и происходило в условиях насыщенного, многовидового сообщества рыб с многочисленными, напряженными межвидовыми и межпопуляционными отношениями при чрезвычайно широком экологическом спектре стаций и биотопов рыб. Поэтому в амурской ихтиофауне примеры экологической специализации у рыб довольно многочисленны и разнообразны, отсутствуют

явные виды-доминанты, а численность популяций большинства видов относительно небольшая (исключая проходные и полупроходные виды рыб) (Никольский, 1956). Но маловидовые сообщества некоторых районов южной части ДВР сходны по своей структуре с таковыми его северо-восточной части, что объясняется общими закономерностями их формирования.

На основании современных данных о распространении пресноводных рыб и истории геологического развития южной части ДВР пересмотрены основные положения гипотезы Г. У. Линдберга (1972), касающиеся реконструкции путей и факторов формирования ихтиофауны региона. В частности, не получило подтверждения предположение о направлении стока р. Амура в раннем плейстоцене в период регрессии моря в котловину Японского моря и слиянии с р. палео-Хуанхэ в единую речную систему, по которой происходило вселение сино-индийских рыб в р. Амур. Также противоречит имеющимся данным утверждение о принадлежности рек восточного склона Сихотэ-Алиня, Кореи, Западного Сахалина и Японии в этот период палео-Амуру. Отсутствуют доказательства предполагаемой величины амплитуды колебаний уровня океана в плиоцен-плейстоценовое время как главной причины, определившей современный состав ихтиофауны рек южной части ДВР. В новой реконструкции обосновано положение о том, что основным путем формирования пресноводной ихтиофауны региона были перехваты смежных верховых участков рек, вызывавшие изменение направления их стока вместе с содержащимися в них видами рыб в результате тектонических процессов. Таким образом через единую в прошлом речную систему палео-Хуанхэ и ее приток реки Ляохэ и Сунгари в последнюю вселилась большая группа сино-индийских рыб, в т. ч. предковые формы современных амурских эндемиков. Этим же способом некоторые виды амурской ихтиофауны заселили реки материкового побережья Японского моря, а в Амур с севера и запада проникли палеарктические формы рыб. Соединение рек в единые речные системы в периоды регрессии моря имело несравненно меньшее значение для формирования их ихтиофаун и носило локальный характер. Итак, главное направление расселения рыб в южной части ДВР, в отличие от северо-восточной части, имело меридиальный характер: с юга на север вселялась сино-индийская, с севера к югу - палеарктическая фауна.

Южная часть ДВР является северным пределом ареалов видов сино-индийских рыб и реликтом единой сино-индийской фауны, широко распространенной в прошлом на огромных пространствах Центральной, Восточной, Юго-Восточной Азии и Индии. Более того, корни ее прослеживаются даже в Северной Америке (на высоком таксономическом уровне подотрядов и семейств), а также в Европе и Сибири (на уровне родов и видов). Активная экспансия сино-индийской фауны из предполагаемого центра их происхож-

дения в Юго-Восточной Азии была связана с деградацией океана Тетис и дрейфом континентов в конце мезозойской - первой половине кайнозойской эры. Постепенное замыкание Тетиса, начавшееся в его западной части, привело к усиленному гималайско-альпийскому орогенезу, распадению океана на эпиконтинентальные моря, которые, в свою очередь, превращались в цепь взаимосвязанных, постепенно опреснявшихся водоемов, сток из которых был направлен в Тихий и Индийский океаны по речным системам Восточной, Юго-Восточной Азии и Индии. В совокупности с палеонтологическими данными, происхождение современных таксонов сино-индийской фауны рыб и их распространение на этих территориях хорошо согласуется с положениями викариантной биогеографии, поскольку определялись дрейфом континентов, охватывали значительный временной интервал, проходили на обширных пространствах гигантских суперматериков Гондваны и Лавразии и сопровождались интенсивным видообразованием. Все последующие - позднейкайнозойские события формирования ихтиофаун, в т. ч. на южной части ДВР - носили несомненно дисперсалистский характер, т. к. происходили при уже стабильном положении материков, в геологически короткий период времени, имели локальное значение и не приводили к возникновению новых таксонов рыб. В данное время крупные речные системы выполняли роль не центров формо- и видообразования, а плейстоценовых рефугиумов, из которых расселялись рыбы. Как и для северо-восточной части ДВР, в южной также наблюдаются сходные закономерности с пресноводными рыбами в особенностях распространения, зоогеографическом районировании территории, путях и факторах формирования фауны пресноводных моллюсков, но с еще более резко выраженным проявлением викарианса.

Применение дисперсалистской и викариантной теорий к биогеографии пресноводных рыб ДВР подтверждает правильность утверждения И. Болла (1988) о том, что современный состав биоты - результат событий, связанных и с викариансом и с дисперсализмом. При этом первый объясняет распределение и дивергенцию филогенетически близких организмов на обширных территориях одного или нескольких континентов, что косвенно указывает на значительный геологический возраст фауны (флоры); второй - на относительно ограниченном пространстве одного континента, сохранявшего стабильное положение со времени возникновения при незначительной дивергенции (или ее полном отсутствии) видов. Однако наличие в составе фауны (флоры) таксонов различного геологического возраста возникновения и эволюционной продвинутости, независимо от применения той или иной теории, неизбежно ставит вопрос о центрах их возникновения и путях последующего расселения. Поэтому, действительно, различия между двумя биогеографическими теориями не выглядят значительными (Паттерсон, 1988), и

наилучшие результаты для объяснения современного распространения живых организмов достигаются синтезом этих, казалось бы, противоположных подходов. При явной неполноте геологической летописи для пресноводных рыб важнейшее значение в определении центра возникновения и последующего расселения группы имеет ее надежная и обоснованная естественная систематика, основанная на филогении и позволяющая различать архаичные и эволюционно продвинутые (молодые) таксоны.

Результаты биогеографических исследований имеют важное значение для актуальной в последнее время проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия планеты (Чернов, 1991). Это понятно, т. к. необходимыми условиями для разработки задач обеих дисциплин являются инвентаризация таксонов, основанная на систематике, сравнительная фаунистика (и флористика), создание схем пространственного распределения организмов (районирование). Последнее, как конечный результат биогеографических исследований, предполагает выделение таких участков земной поверхности или морских пространств, которые отличаются от других, аналогичных по зоогеографическому рангу, уровнем эндемизма и уникальным сочетанием таксонов. Для практических целей сохранения биологического разнообразия наиболее удобен низший зоогеографический уровень - минимальный выдел. Очевидно, что первоочередность мер по сохранению биологического разнообразия конкретного минимального выдела определяется таксономическим уровнем эндемизма и численностью эндемиков.

Ихтиофауна пресноводных рыб (особенно типично пресноводных) представляет чрезвычайно удобный объект для биогеографического районирования, поскольку речные бассейны являются для рыб четко очерченными в своих границах биохорами. Поэтому выделение уникальных по составу ихтиофауны минимальных выделов (районов) не вызывает затруднений, что существенно упрощает задачу их охраны.

Методология сохранения биологического разнообразия пресноводных рыб достаточно хорошо разработана (Павлов и др., 1994; Nyman, 1991) и применительно к пресноводной ихтиофауне ДВР должна основываться на видовой и экосистемной концепциях. В северо-восточной части ДВР численность населения намного меньше, чем в южной, также несравнимы масштабы хозяйственной деятельности, при этом площадь территорий обеих частей примерно равная. Соответственно, спектр угрожаемых факторов в северо-восточной части существенно уже, чем в южной, где проявляются всевозможные антропогенные источники воздействия на ихтиофауну (Павлов и др., 1994). Поэтому стратегия охраны уникальных видов рыб и их сообществ, как и в целом биологического разнообразия ихтиофауны северо-восточной части региона, в большей степени основана на видовой концепции (Череш-

нев, 1996). Из общего числа редких и эндемичных видов рыб этой части ДВР (33) лишь только два нуждаются в экосистемном подходе к охране (длиннорылый сибирский осетр и сибирский чукучан), для остальных достаточно охрана на видовом и популяционном уровнях. Такие виды ихтиофауны, как камчатская семга, каменный голец (меланистическая форма белого гольца Камчатки), малоротая и длинноперая палии, нельма, намечены к внесению в Красную книгу России (Павлов и др., 1996).

В южной части ДВР, напротив, стратегия охраны пресноводной ихтиофауны должна быть построена главным образом на экосистемном подходе; особенно это касается крупнейшей реки региона - Амура, где наблюдается наибольшее таксономическое и экологическое разнообразие рыб и особенно велико антропогенное воздействие. Из водоемов южной части ДВР 2 вида - калуга и амурский осетр - ранее включены в Красную книгу МСОП, а сахалинский осетр, популяция микижи Шантарских островов, сахалинский таймень, черный амур, черный амурский лещ, желтощек, мелкочешуйный желтопер, китайский окунь будут внесены в Красную книгу России (Павлов и др., 1994). По-видимому, при создании региональных - административных - Красных книг этот список будет существенно дополнен, поскольку известны экологическая приуроченность отдельных видов к определенным участкам и даже притокам Амура (Никольский, 1956), а также различный уровень антропогенного воздействия в отдельных районах его бассейна. Необходимо также отметить, что статус Амура как пограничной между Россией и Китаем реки переводит проблему сохранения биологического разнообразия ее ихтиофауны в международную плоскость. Однако в целом изученность современного состояния ихтиофауны Амура (исключая немногие промысловые виды) находится на весьма низком уровне. После подводящей итоги Амурской ихтиологической экспедиции 1945-1949 гг. работы Г. В. Никольского (1956) за более чем 40 лет не появилось ни одной подобной сводки, хотя хозяйственное освоение природных ресурсов бассейна многократно возросло, что не могло не сказаться отрицательно на состоянии его ихтиофауны.

Необходимость проведения комплексного исследования состояния ихтиофауны и в целом всей водной экосистемы крупнейшего речного бассейна ДВР очевидна. Инициатором таких работ могло бы выступить Дальневосточное отделение РАН, институты которого располагают достаточным ресурсным обеспечением, а также квалифицированными специалистами.

Хотелось бы надеяться, что обобщение современных данных по биогеографии пресноводных рыб ДВР в предлагаемой работе послужит актуальной научной и практической задаче сохранения биологического разнообразия уникальной ихтиофауны региона.

## Литература

- Александрова А. Н.* Стратиграфия четвертичных отложений и некоторые вопросы палеогеографии четвертичного периода острова Сахалин // Проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука, 1972. С. 243-247.
- Александрова А. Н.* Опорные разрезы плейстоцена Сахалина как основа его палеогеографических реконструкций // 11-й конгр. ИНКВА, Москва, авг. 1982 г.: Тез. докл. 1982. Т. 2. С. 3-4.
- Александров С. А.* Остров Сахалин. М.: Наука, 1973. 184 с.
- Александров С. А.* Камчатка, Сахалин, Курильские острова, Командорские острова // Морфо-структурный анализ речной сети СССР. М.: Наука, 1979. С. 85-93.
- Алексеев С. С.* Морфо-экологическая характеристика ленков (*Salmonidae*, *Brachymystax*) из бассейна Амура и из р. Уды // Зоол. журн. 1983. Т. 58, вып. 7. С. 1057-1067.
- Алексеев С. С., Свириденко М. А.* Микижа *Salmo mykiss* Walbaum (*Salmonidae*) Шантарских островов // Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 1. С. 68-73.
- Андреев В. Л., Решетников Ю. С.* Анализ состава пресноводной ихтиофауны северо-восточной части СССР на основе методов теории множеств // Зоол. журн. 1978. Т. 57, № 2. С. 162-175.
- Андреев В. Л., Решетников Ю. С.* Классификационные построения с использованием списков видов рыб Чукотки и Аляски // Зоол. журн. 1981. Т. 60, № 9. С. 1285-1296.
- Андряшев А. П.* Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 566 с.
- Андряшев А. П., Чернова Н. В.* Аннотированный список рыбообразных и рыб морей Арктики и сопредельных вод // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34, вып. 4. С. 435-456.
- Белый В. Ф.* Образование впадины озера Эльгыгытгын и перестройка рек северной части Анадырского плоскогорья // Природа впадины озера Эльгыгытгын. Магадан: Северо-Восточный научный центр ДВО РАН, 1993. С. 49-61.
- Берг Л. С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Л.: Изд-во Всес. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1933. Ч. 2. С. 547-902.
- Берг Л. С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Ч. 1. 466 с.; 1949а. Ч. 2. С. 469-925.; 1949б. Ч. 3. С. 929-1382.
- Берг Л. С.* Разделение территории Палеарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб // Избр. труды. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 5. С. 320-360.
- Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки: Пер. с англ. /Ред. и предисл. Ю. И. Чернова. М.: Прогресс, 1988. 464 с.
- Бискэ С. Ф.* Палеоген и неоген Крайнего Северо-Востока СССР. Новосибирск: Наука, 1975. 268 с.
- Богатов В. В., Затравкин М. Н.* Брюхоногие моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. 169 с.
- Богатов В. В.* Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. 210 с.
- Богуцкая Н. Г.* Морфологическое описание редкого в фауне России вида карповых рыб *Ochetobius elongatus* (Kner) (*Cyprinidae*). // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36, № 3. С. 327-332.

Богущая Н. Г., Насека А. М. Круглоротые и рыбы бассейна озера Ханка. Научные тетради. Вып. 3. СПб.: Изд-во ГОСНИОРХ, 1996. 89 с.

Болл И. Р. Планарии, множественность и биогеографические объяснения // Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки. М.: Прогресс, 1988. С. 351-367.

Буторина Т. Е. Экологический анализ паразитофауны гольцов (*Salvelinus*) реки Камчатки // Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 65-81.

Вайнштейн Б. А. Материалы по фауне водных клещей Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 117-123.

Васильева Е. Д., Васильев В. П. Новый вид щиповки - *Cobitis lebedevi* sp. n. (Osteichthyes, Cobitidae) из бассейна Амура // Зоол. журн. Т. 64, вып. 3. 1985. С. 463-468.

Васильева Е. Д. Переописание, морфо-экологическая характеристика и распространение *Cobitis ghanoei* (Teleostei, Cobitidae) // Зоол. журн. 1988. Т. 67, вып. 7. С. 1025-1037.

Васковский Л. П. Очерк стратиграфии антропогенных (четвертичных) отложений крайнего северо-востока Азии // Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан: Кн. изд-во, 1963. Вып. 16. С. 24-53.

Вехов Н. В. Обзор водных осликов фауны тундровой зоны Сибири и Дальнего Востока России с описанием нового вида и зоогеографическими замечаниями (Crustacea Isopoda Asellidae) // Рус. артроподол. журн. 1993. Т. 2, вып. 4. С. 3-15.

Викторовский Р. М. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука, 1978. 111 с.

Воскресенская Т. Н., Букин В. М. Строение прибрежной зоны Сахалина и особенности ее развития в плейстоцене // Геоморфология. 1991. № 4. С. 64-69.

Вронский Б. Б. Горчак *Pseudoperilampus lighti amurensis* subsp. nov. в бассейне Амура // Вопр. ихтиологии. 1967. Т. 7, вып. 1. С. 23-32.

Вишюкова Т. С. Большекрылые (Megaloptera) Палеарктики // Аннотированный каталог ручейников (Trichoptera), поденок (Ephemeroptera) и вислокрылок (Megaloptera) Дальнего Востока СССР и сопредельных территорий. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 11-15.

Гальцев-Безюк С. Д. К вопросу о движениях береговой линии о-ва Сахалин в антропогене // Проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука, 1972. С. 540-548.

Ганешин Г. С. Общие закономерности развития речной сети Востока СССР // Проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука, 1972. С. 404-410.

Геологическое развитие Японских островов. М.: Мир, 1968. 720 с.

Глубоковский М. К. *Salvelinus albus* sp. n. из бассейна реки Камчатки // Биол. моря. 1977. № 4. С. 48-56.

Глубоковский М. К. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 1995. 343 с.

Городницкий А. М., Зоненищайн Л. П., Мирлин Е. Г. Реконструкция положения материков в фанерозое (по палеомагнитным и геологическим данным). М.: Наука, 1978. 124 с.

Гринвуд П. Г. География пресноводных рыб Африки: биобухгалтерия или биогеография? // Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки. М.: Прогресс, 1988. С. 158-174.

Гриценко О. Ф. Систематика дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* Sauvage, 1889 (= *Leuciscus brandti* (Dybowski)). (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 5. С. 782-795.

Гриценко О. Ф., Костюнин Г. М. Амурский сиг *Coregonus ussuriensis* Berg и калуга *Huso dauricus* (Georgi) в Сахалинских водах // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19, вып. 6. С. 1125-1127.

Громов И. А. О случае поймки в Среднем Амуре пестрого толстолобика (*Aristichthys nobilis* (Richardson)) // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 1. С. 147.

Громов И. А. Новый вид косатки *Mystus mica* Gromov sp. n. (Pisces, Bagridae) в бассейне Амура // Вопр. ихтиологии. 1970. Т. 10, вып. 3. С. 400-405.

Гудков П.К. Материалы по биологии проходной мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae) бассейна р. Чаун // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30, вып. 3. С. 404-415.

Дальний Восток и берега морей, омывающих территорию СССР / Под ред. А.А. Асеева, С.С. Коржуева. М.: Наука, 1982. 277 с.

Дарлингтон Ф. Зоогеография. Географическое распространение животных. М.: Прогресс, 1966. 519 с.

Дорофеева Е. А. Основные принципы классификации и филогении лососевых рыб (Salmoniformes, Salmonoidei, Salmonidae) // Биология и филогения рыб. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1989. С. 5-15. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 201).

Дорофеева Е. А. Современные представления о классификации тихоокеанских форелей (род *Parasalmo*) и лососей (род *Oncorhynchus*) // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. Материалы 5-го Всерос. совещ. СПб: Изд-во ГОСНИОРХ, 1994. С. 55-57.

Ермоленко А. В. Паразиты рыб пресноводных водоемов континентальной части бассейна Японского моря. Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. 237 с.

Еськов К. Ю. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филогенез. М.: Наука, 1984. С. 24-92.

Жильцова Л. А., Леванидова И. М. Аннотированный каталог веснянок (Plecoptera) Дальнего Востока // Биология пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 18-50.

Журавлев А. В. Геологическое строение и развитие Южно-Охотской (Курильской) глубоководной котловины // Структура и состав осадочного чехла сев.-зап. Тихого океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 23-33.

Затравкин М. Н., Богатов В. В. Крупные двусторчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. 153 с.

Зиновьев Е. А., Романов Н. С., Русских В. С., Пушкин Ю. А., Архипов А. Г. Изменчивость и систематический ранг амурского хариуса // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. Л.: Наука, 1983. С. 75-77.

Зоненшайн Л. П., Городницкий А. М. Палеоокеаны и движения континентов // Природа. 1976. № 11. С. 74-83.

Зоненшайн Л. П., Савостин Л. А. История движения литоральных плит в Тихом океане в мезозое и кайнозое // 14 Тихоок. науч. конг.: тез. докл. Комитет В. Т. 1. Хабаровск, 1979. С. 107-109.

Зюганов В. В. Семейство колошковых (Gasterosteidae) мировой фауны. Фауна СССР: Н. С. Л.: Наука, 1991. Т. 5, вып. 1. № 137. 261 с.

Каплин П. А. Плейстоценовые изменения береговой линии дальневосточных морей СССР // Изменения уровня моря. М.: Наука, 1982. С. 96-103.

Карасев Г. Л. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1987. 295 с.  
Карта четвертичных отложений Арктики и Субарктики. М-6 1: 5 000 000 / Под ред. Загорской М. Г. и др. М.: Мин-во геол. СССР; НИИГА, 1965.

Кафанов А. И. Кайнозойская история малакофаун шельфа Северной Пацифики // Морская биогеография. М.: Наука, 1982. С. 134-175.

- Кафанов А. И.* Двустворчатые моллюски и фаунистическая биогеография Северной Пацифики. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. 195 с.
- Кириллов Ф. Н.* Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 358 с.
- Клюканов В. А.* Происхождение, расселение и эволюция корюшковых (Osmeridae) // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1977. С. 13-27.
- Кожов М. М.* Биология озера Байкал. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 315 с.
- Короткий А. М.* К четвертичной истории развития рельефа Сихотэ-Алиня и юго-западного Приморья // Проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука, 1972. С. 316-321.
- Короткий А. М.* Развитие природной среды юга Дальнего Востока: поздний плейстоцен - голоцен. М.: Наука, 1986. 320 с.
- Короткий А. М., Караулова Л. И., Троицкая Т. С.* Четвертичные отложения Приморья. Стратиграфия и палеогеография. Новосибирск: Наука, 1980. 234 с.
- Короткий А. М., Пушкарь В. С., Гвоздева И. Г.* О влиянии гляциоэвстатических колебаний уровня Японского моря на формирование рельефа и осадков шельфа // Проблемы четвертичной истории шельфа. М.: Наука, 1982а. С. 134-147.
- Короткий А. М., Караулова Л. П., Белянина Н. И., Павлюткин Б. И.* Четвертичные озерные трансгрессии в Уссурийско-Ханкайской впадине // Позднекайнозойская история озер в СССР. Новосибирск: Наука, 1982б. С. 109-117.
- Красилов В. А.* Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 256 с.
- Кулаков А. П.* Четвертичные береговые линии Охотского и Японского морей // Проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука, 1972. С. 529-540.
- Кулаков А. П.* Морфотектоника и особенности развития северного побережья Охотского моря в антропогене // Геол. - геоморфол. конформные комплексы Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 48-70.
- Куренков И. И.* Зоогеография пресноводных рыб Камчатки // Вопр. географии Камчатки. 1965. Вып. 3. С. 25-34.
- Куренков И. И., Остроумов А. Г.* Нахождение ряпушки (*Coregonus sardinella* Val.) на Камчатке // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5, вып. 3. С. 558-560.
- Лафонд Э. С.* Южно-Китайское море // Океанографическая энциклопедия. Л.: Гидрометеиздат, 1974. С. 608-615.
- Лебедев В. Д.* Остатки окуняя *Perca fluviatilis* L. в четвертичных отложениях северо-востока Сибири // Вопр. ихтиологии. 1960. Вып. 14. С. 63-65.
- Ле Минь Вьен.* К истории формирования пресноводной ихтиофауны и территории Южно-Китайского моря // Зоогеография и систематика рыб. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1976. С. 37-49.
- Леванидов В. Я.* Новые виды и распространение водяных осликов *Asellus* s. str. (Isopoda, Asellidae) на Северо-Востоке Азии // Фауна пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 13-23.
- Леванидов В. Я.* Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 3-21.
- Леванидов В. Я., Леванидова И. М.* Первые итоги изучения фауны пресноводных беспозвоночных Чукотского полуострова // Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, С. 3-14.
- Леванидова И. М.* Амфибиотические наскомые горных областей Дальнего Востока СССР. Л.: Наука, 1982. 214 с.

- Леванидова И. М.* Ручейники (Trichoptera) Дальнего Востока СССР. Часть I. Семейства Rhyacophilidae и Hydrobiosidae // Аннотированный каталог ручейников (Trichoptera) и поденок (Ephemeroptera) Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 3-14.
- Линдберг Г. У.* История фауны рыб и территории палео-Хуанхэ // Известия географического об-ва. 1947. №. 2. С. 137-158.
- Линдберг Г. У.* Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука, 1972. 548 с.
- Линдберг Г. У., Федоров В. В.* Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 6. СПб.: Наука, 1993. 272 с.
- Лихт Ф. Р.* Морфотектоника и геологическое развитие впадины Японского моря // Геотектоника. 1984. №. 2. С. 97-105.
- Майр Э.* Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Макарченко Е. А.* Nymphomyia rohdendorfi sp. n. - новый представитель архаичных двукрылых (Diptera, Nymphomyiidae) из верховьев Колымы // Зоол. журн. 1979. Т. 58, №. 7. С. 1070-1073.
- Макарченко Е. А.* Хирономиниды Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. 208 с.
- Макарченко Е. А., Чубарова Л. А., Макарченко М. А.* Новые данные по распространению, кариологии и биологии архаичных двукрылых нимфоминид (Diptera, Nymphomyiidae) Дальнего Востока СССР // Систематика и экология речных организмов. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 15-19.
- Морев А. П.* Становление пресноводных фаунистических комплексов олигохет Берингии // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 52-57.
- Назаркин М. В.* Пресноводные рыбы из позднечетвертичных отложений Восточно-Сибирского моря // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 32, вып. 5. С. 48-56.
- Невиков А. С., Слугин И. В., Мамонтова Т. Г.* К вопросу о внутривидовой организации сига-пыжьяна р. Анадырь // Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 261-271.
- Неелов А. В.* Сейсмосенсорная система и классификация керчаковых рыб. Л.: Наука, 1979. 208 с.
- Нельсон Г.* Викарианс и кладистика: историческая ретроспектива и выводы на будущее // Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки. М.: Прогресс, 1988. С. 400-422.
- Нечис К. Н.* Зоогеографическое положение Средиземного моря // Морская биогеография. М.: Наука, 1982. С. 270-299.
- Никифоров С. Н., Гришин А. Ф., Шендрик М. С.* О видовом составе ихтиофауны в пресноводных водоемах Северо-Запада Сахалина // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 6. С. 1014-1016.
- Никифоров С. Н., Гришин А. Ф.* Распределение рыб в пресноводных водоемах Сахалина и возможный генезис ихтиофауны в северо-западной части острова // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 5. С. 746-753.
- Никифоров С. Н., Макеев С. С., Беловолов В. Ф.* Особенности распределения ихтиофауны в пресных водоемах южной части Сахалина и возможные пути ее формирования // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33, №. 4. С. 500-510.
- Никольская В. В.* Минералогические провинции в аллювии бассейна Амура // Проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука, 1972. С. 78-83.

- Никольский Г. В.* Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 551 с.
- Новиков А. С., Простантин В. Е., Штундюк Ю. В.* К вопросу о распространении сибирского чукучана // Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР, Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 303-308.
- Олейников А. В.* Влияние неогеновых базальтов на формирование рельефа в Среднем Сихотэ-Алине // Четвертичная геология и геоморфология. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 38-51.
- Определитель насекомых Дальнего Востока СССР: в 6 т. Л.: Наука, 1986. Т. 1: Первично-бескрылые, древнекрылые с неполным превращением. 451 с.; 1988. Т. 2: Равнокрылые и полужесткокрылые. 972 с.; 1989. Т. 3: Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1. 572 с.
- Павлов Д. С., Савваитова К. А., Соколов Л. И., Алексеев С. С.* Редкие и исчезающие животные. Рыбы. М.: Выс. школа, 1994. 334с.
- Партура И. З.* О происхождении ихтиофауны рек Северного Приморья // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 3. С. 506-508.
- Партура И. З., Семенченко Ю. А.* Фауна и биология рыб Северного Приморья // Систематика и экология речных организмов. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 120-137.
- Паттерсон К.* Задачи и методы в биогеографии // Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки. М.: Прогресс, 1988. С. 12-35.
- Пинчук В. И.* Замечания и дополнения к семейству бычковых Gobiidae в книге Г. У. Линдберга, З. В. Красюковой «Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. 1975» с описанием нового вида *Chaenogobius taranetzii* sp. nov // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18, вып. 1. С. 3-18.
- Пинчук В. И.* О фауне бычковых (Gobiidae) Приморья и Сахалина // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32, вып. 4. С. 30-36.
- Попова С. М., Шибанова И. В.* О первой находке ископаемых представителей семейства Raschychilidae Troschel (Gastropoda) на территории Прибайкалья // Геология и геофизика. 1994. Т. 35, № 1. С. 22-24.
- Порфирьева Н. А., Тимошкин О. А.* Планарии (Tricladida, Paludicola) Чукотского полуострова и их зоогеографические связи // Фауна пресных вод Дальнего Востока. Владивосток, 1980. С. 37-43.
- Порфирьева Н. А., Умылина Т. М., Щеглова Е. Г.* К ревизии фауны пресноводных триклад (Turbellaria, Tricladida) Камчатки // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 51-61.
- Пугачев О. Н.* Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Азии. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1984. 155 с.
- Пишенин Г. Н., Чедия О. К.* Памиро-Алтай // Морфоструктурный анализ речной сети СССР. М.: Наука, 1979. С. 117-131.
- Решетников Ю. С., Слугин И. В., Мамонтова Т. Г.* О симпатрических популяциях сига реки Анадырь // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 113-136.
- Решетников Ю. С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 304 с.
- Рогатных А. Ю., Кузицин К. В.* О распространении гольца рода *Noemacheilus* (Cobitidae) в реках материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32, вып. 6. С. 169-171.
- Родники А. Г., Родникова Р. Д.* Японо-Сахалинская островная дуга. М.: Наука, 1974. 76 с.
- Савваитова К. А.* Арктические гольцы. М.: Агропромиздат, 1989. 223 с.
- Сакович И. Г.* О случае поимки судака *Stizostedion lucioperca* (L.) в Амуре // Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 5. С. 863.

- Самуилов А. Е., Свирский В. Г.* Список рыб оз. Ханка // Биология рыб Дальнего Востока. Владивосток: ДВГУ, 1976. С. 87-90.
- Световидов А. Н.* Европейско-азиатские хариусы (genus *Thymallus* Cuvier) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1936. Т. 3. С. 183-301.
- Световидов А. Н.* Сельдевые (Clupeidae). Фауна СССР: Н. С. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 2, вып. 1, № 48. 331 с.
- Сокольская Н. В.* Материалы по фауне малощетинковых червей (Oligochaeta) водоемов Чукотского полуострова // Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 85-101.
- Старобогатов Я. И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- Старобогатов Я. И.* Значение Берингии в расселение пресноводных моллюсков // 14 Тихоокеан. науч. конгр.: Тез. докл. Комитет СД. Хабаровск, 1979. С. 226-227.
- Старобогатов Я. И.* Проблема минимального выдела в биогеографии и ее приложение к фаунистической (фауногенетической) зоогеографии моря // Морская биогеография. М.: Наука, 1982. С. 12-18.
- Старобогатов Я. И.* Плиоцен-плейстоценовые связи, происхождение и зоогеография малакофауны азиатской окраины Берингии // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 58-63.
- Стрелецкая Э. А.* К ревизии фауны пресноводных ракообразных каланойда (Copepoda, Calanoida) Берингии // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986 а. С. 64-92.
- Стрелецкая Э. А.* О берингийских связях пресноводных веслоногих ракообразных каланойда (Copepoda, Calanoida) // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986 б. С. 93-99.
- Сычевская Е. К.* Ископаемые щуковидные СССР и Монголии. М.: Наука, 1976. 116 с.
- Сычевская Е. К.* Пресноводные рыбы из неогеновых отложений Приморья // 14 Тихоокеан. науч. конгр.: (Тез. докл., Хабаровск, 1979). Комитет В. 1979. Т. 2. С. 113.
- Сычевская Е. К.* Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии. М.: Наука, 1986. 157 с.
- Сычевская Е. К.* Происхождение сиговых рыб в свете исторического развития лососевидных (Salmonoidae) // Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 17-28.
- Сычевская Е. К.* Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии. М.: Наука, 1989. 144 с.
- Таранец А. Я.* Пресноводные рыбы бассейна северо-западной части Японского моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1936. Т. 4, вып. 2. С. 485-540.
- Таранец А. Я.* Краткий определитель рыб советского Дальнего Востока и прилежащих вод. 1937. 200 с. (Изв. ТИНРО; Т. 2)
- Таранец А. Я.* К зоогеографии Амурской переходной области на основе изучения пресноводной ихтиофауны // Вестн. ДВФ АН СССР. 1938. № 22 (5). С. 99-116.
- Тарлинг Д., Тарлинг М.* Движущиеся матернки. М.: Мир, 1973. 104 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В.* Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 297 с.
- Тиунова Т. М.* Поденки (Ephemeroptera) Дальнего Востока СССР // Аннотированный каталог ручейников (Trichoptera) и поденок (Ephemeroptera) Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 14-34.
- Тугарина П. Я., Храпцова В. С.* Морфофизиологическая характеристика амурского хариуса *Thymallus grubei* Dyb // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 4. С. 590-605.

Фишкин О. Н., Косолапов М. В., Костяев А. Г. Роль морских трансгрессий в формировании рельефа материкового побережья Сахалинского залива // Стратиграфия и корреляция четвертичных отложений Азии и Тихоокеанского региона. М.: Наука, 1991. С. 91-96.

Фурмарье П. Проблемы дрейфа континентов. М.: Мир, 1971. 255 с.

Хопкинс Д. М. История уровня моря в Берингии за последние 250 000 лет // Берингия в кайнозое. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 77-82.

Худяков Г. И. Кайнозой. Палеоген, неоген // Юг Дальнего Востока. М.: Наука, 1972. С. 143-234.

Худяков Г. И., Кулаков А. П., Короткий А. М., Панов В. В. Позднекайнозойские перестройки гидрографической сети в южной части Северного Дальнего Востока // Проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука, 1972. С. 419-430.

Черешнев И. А. Сравнительная характеристика симпатричных гольцов р. *Salvelinus* Чукотского полуострова // Лососевидные рыбы. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1976. С. 118-119.

Черешнев И. А. К вопросу о таксономическом статусе симпатричных проходных гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) Восточной Чукотки // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22, вып. 6. С. 922-936.

Черешнев И. А. К вопросу о таксономическом статусе симпатричных сигов группы *Coregonus lavaretus* бассейна р. Анадырь // Биол. пробл. Севера: Тез. докл. 10 Всес. симпоз. Магадан, 1983. Ч. 2. Магадан, 1983. С. 225-226.

Черешнев И. А. Происхождение пресноводной ихтиофауны районов Берингии // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 112-145.

Черешнев И. А. Состав ихтиофауны и особенности распространения пресноводных рыб в водосемах Северо-Востока СССР // Вопр. ихтиологии. 1990. Т.30, вып.5. С.836-844.

Черешнев И. А. Популяционная структура чира и обыкновенного валька Северо-Востока Азии // Современные проблемы сиговых рыб. Ч. 1. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. С. 38-49.

Черешнев И. А. Сравнительная краниология омулей Голарктики // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. Материалы 5-го Всерос. совещ. СПб.: Изд-во ГОСНИОРХ, 1994. С. 157-161.

Черешнев И. А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1996. 197 с.

Черешнев И. А., Скопец М. Б. *Salvelinus svetovidovi* gen. et sp. n. - новая эндемичная рыба из подсемейства лососевых (Salmoninae) из озера Эльгыгыттын (Центральная Чукотка) // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30, вып. 2. С. 201-213.

Черешнев И. А., Скопец М. Б. Новый для фауны России вид сига - карликовый валец *Prosopium coulteri* (Eigenmann et Eigenmann) из бассейна р. Амгуэма (Чукотский полуостров) // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32, вып. 1. С. 21-28.

Чернов Ю. И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи совр. биологии. 1991. Т. 3, вып. 4. С. 499-507.

Чуриков А. А., Карленко В. И. Новые данные о распространении малоротой корюшки *Hypomesus japonicus* (Brevoort) в водах СССР // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 1. С. 157-159.

Шапошникова Г. Х. Сравнительно-морфологический анализ сигов Советского Союза // Морфология низших позвоночных животных. 1968. С. 207-256. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 46).

Шапошникова Г. Х. История расселения сигов рода *Coregonus* // Зоогеография и систематика рыб. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1976. С. 54-67.

*Шер А. В.* Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена Крайнего Северо-Востока СССР. М.: Наука, 1971. 310 с.

*Шестера Ю. П., Мечетин А. В.* К вопросу об уровне второй позднеплейстоценовой регрессии Японского моря (Северо-Западный шельф) // Палеогеографические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 97-102.

*Шунтов В. П., Радченко В. И., Ланко В. В., Полтев Ю. Н.* Распределение лососей в западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана в период анадромных миграций // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33, вып. 3. С. 337-347.

*Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с.

*Юрцев Б. А.* Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 186 с.

Atlas of North American freshwater fishes/Eds Lee D.S. et al. Copyring by North Caroline State Mus. of Nat. History. 1980. 867 p.

*Banarescu P. M.* Darlington's legacy in historical and evolutionary zoogeography // Evolution and Adaptation. 1985. Vol. 2. Cluj-Napoco. P. 315-322.

*Banarescu P. M.* The need for a synthetical viewpoint in historical and evolutionary biogeography // Evolution and Adaptation. 1988. Vol. 3. Cluj-Napoco. P. 19-29.

*Banarescu P.* Zoogeography of fresh waters. 1990. Vol. 1. Weisbaden, AULA-Verlag. 511 p.

*Banarescu P.* Zoogeography of fresh waters. 1992. Vol. 2. Weisbaden, AULA-Verlag. P. 519-1091.

*Carlquist S.* Chance dispersal. Long-distance dispersal of organisms widely accepted as a major cause of distribution patterns, poses challenging problems of analysis // Amer. Sci. 1981. Vol. 69, № 5. P. 509-516.

*Cavender T. M.* Review of the fossil history of North American freshwater fishes // The zoogeography of North American freshwater fishes/ Eds C. H. Hokutt, E. O. Wiley. N. Y.: John Wiley and Sons, 1986. P. 699-724.

*De Cicco A. L.* Long-distance movements of anadromous Dolly Varden between Alaska and the USSR // Arctic. 1992. Vol. 45, № 2. P. 120-123.

*Eldholm O., Thiede J.* Cenozoic continental separation between Europe and Greenland // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1980. Vol. 30. P. 243-259.

*Fuji N.* Sea level changes during the brunches epoch in the Hokuriku District, Central Japan // Bull. Fac. Educ. Kanazawa Univ. Nat. Sci. 1991. № 40. P. 11-24.

*Golonka J., Skotese C. R.* Phanerozoic paleogeographic maps of arctic margins // 1994 Proceedings Intern. Confer. on Arctic Margins (Magadan, Russia, September 1994). Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1995. С. 1-16. (англ. )

*Goslin W. A. A.* A reexamination of the similarities between the freshwater fishes of Africa and South America // Mem. Mus. Nat. Hist. Natur. 1975. A. 88. P. 146-154.

*Goto A.* Freshwater fishes in Japan. Tokai University Press. 1987. 187 p.

*Goto A., Nakano S.* Distribution and ecology of Freshwater fishes in Hokkaido // Biodiversity and ecology in the northernmost Japan. Sapporo: Hokkaido Univ. Press, 1995. P. 114-126.

*Gray R.* Opposition in panbiogeography: can the conflicts between selection, constraint, ecology and history be resolved? // N. Z. Journ. Zool. 1989. Vol. 16, № 4. P. 787-806.

*Hartmann G.* Biogeographic and Platten tektonik. Gondwana und die rezente Verteilung der Organismen // Naturwissenschaften. 1986. Vol. 73. № 8. P. 471-480.

*Janvier P.* La biogeographie phylogenetique et la vicariance: historique et perspectives d'avenir // Bull. Soc. Geol. France. 1982. Vol. 24, № 5-6. P. 917-925.

- Jayaram K.* Zoogeography of Indian freshwater fishes // Proc. Indian Acad. Sci. 1977. B. 86, № 4. P. 265-274.
- Kendall A. W., Behnke R. J.* Salmonidae: Development and relation ships // Ontogeny and systematics of fishes. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. 1984. № 1. P. 142-149.
- Korotkii A. M.* Quaternary sea - level fluctuation on the northwestern shelf of the Japan sea // J. Coast. Research. 1985. Vol. 1, № 3. P. 293-298.
- Lindsey C. C., McPhail J. D.* Zoogeography of fishes of the Yukon and Mackenzie basins // The zoogeography of North American freshwater fishes/ Eds C. H. Hokutt, E. O. Wiley. N. Y.: John Wiley and Sons, 1986 P. 639-673.
- Mai Dinh Yen.* Species composition and distribution of the freshwater fish fauna of the North of Vietnam // Hydrobiology. 1985. № 121. P. 281-286.
- McKenna M. C.* Was Europa connected directly to North America prior to the middle eocene? // Evolutionary Biology. 1972. Vol. 6, № 4. P. 179-189.
- McPhail J. D.* The *Coregonus autumnalis* complex in Alaska and Northwestern Canada // J. Fish. Res. Board Canada. 1966. Vol. 23, N 1. P. 141-148.
- Nelson G., Platnick N. I.* Systematics and Biogeography: Cladistics and Vikariance. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1981. 567 p.
- Nelson J. S.* Fishes of the world. «A Wiley-Interscience publication». 1984. 523 p.
- Nishimura S.* Origin of the Japan Sea as viewed from evolution and distribution of marine fauna // Earth Science. Tokyo. 1964. Vol. 73, № 1. P. 18-28; Vol. 75, № 2. P. 29-46.
- Nishimura S.* Origin and history of the Far-Eastern freshwater serranid *Siniperca* and its allied genera (Teleostei: Percida) // Bull. Osaka Mus. Nat. Hist. 1967. № 20. P. 13-30.
- Nishimura S.* Okhotsk sea, Japan sea, East China sea // Estuaries and Enclosed Seas. Ecosystem of the World. Vol. 26. Elsevier Scientific Publ. Comp. Amsterdam; Oxford; New York, 1983. P. 375-401.
- Norden C. R.* Comparative osteology of representative Salmonid fishes with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny // J. Fish. Res. Board Canada. 1961. Vol. 18, № 5. P. 679-791.
- Nyman L.* Conservation of freshwater fish (protection of biodiversity and genetic variability in aquatic ecosystem). Inst. Freshwater Res. Drottningholm. Sweden. 1991. 38 p.
- Oba T., Kato M., Kitazato H., Koizumi I., Omura A., Sakai T., Takayama T.* Paleoenvironmental changes in the Japan Sea during the last 85 000 years // Paleogeography. 1991. P. 499-518.
- Patterson C.* The distribution of Mesozoic freshwater fishes // Mem. Mus. nat. Hist. nat. Paris. ser. A. Zool. 1975. 88. p. 156-173.
- Patterson C.* The development of the North American fish fauna - a problem of historical biogeography // The evolving biosphere/ Ed. P. L. Forey, Cambridge, England: Cambridge Univ. Press, 1981 P. 265-281.
- Pivnicka K., Hensel K.* Morphological variation in the genus *Thymallus* Cuvier, 1829 and recognition of the species and subspecies // Acta Univ. Carolinae - Biologica. 1975 - 1976. 1978. P. 37-68.
- Sanford C. P. J.* The phylogenetic relationships of Salmonid fishes // Bull. Br. Mus. Nat. Hist (Zool. ). 1990. Vol. 56, № 2. P. 145-153.
- Sawada Y.* Phylogeny and zoogeography of the superfamily Cobitoidea (Cyprinoidae, Cypriniformes) // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1982. Vol. 28, № 2. P. 65-223.
- Smith Ch. H.* Historical biogeography: geography as evolution, evolution as geography // N. Z. J. Zool. 1989. Vol. 16, № 4. P. 773-785.

- Smith G. R.* Fishes of the Pliocene Glens Ferry Formation, Southwest Idaho // Univ. Michigan Mus. Paleontol. Pap. Paleontol. 1975. Vol. 14. P. 1-68.
- Smith G. R.* Late Cenozoic Freshwater fishes of North America // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1981. Vol. 12. P. 163-193.
- Smith G. R., Stearly R. F.* The classification and scientific names of rainbow and cutthroat trout // Fisheries. 1989. Vol. 14, № 1. P. 4-10.
- Smith S. H.* Evolution and distributions of Coregonids // J. Fish. Res. Board Canada. 1957. Vol. 14, № 4. P. 599-604.
- Stoneley R.* Evolution of the continental margins bounding a former southern Tethys // The geology of Continental Margins. Berlin. 1974. P. 889-903.
- Tapponnier P.* Kollision der Kontinente. Tibet under Druck: Indian Drangt nach Norden // GEO Mag. 1985. № 8. P. 46-68.
- Tokui T., Kawanabe H.* Fishes // Lake Biwa. Dordrecht. 1984. P. 339-360.
- Tomoda Y.* Fauna and flora of the Lake Biwa. An approach to the recent geohistory of the Lake Biwa // Bull. Japan Sea Research Inst. 1984. № 16. P. 59-91.
- Tomoda Y., Kodera H., Nakajima T., Yasu N.* Fossil freshwater fishes from Japan // Tisicigarcuronaja. 1977. № 14. P. 221-243.
- Walters V.* Fishes of western arctic America and eastern arctic Siberia. 1955. 368 p. (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.; Vol. 106, art. 5).
- Wilson M. V. H.* Middle Eocene freshwater fishes from British Columbia // Life Sci. Contr., Royal Ontario Mus. 1977. № 113. P. 1-61.
- Wilson M. V. H.* Oldest known Esox (Pices: Esocidae), part of a new Paleocene teleost fauna from western Canada // Can. J. Earth Sci. 1980. Vol. 17. P. 307-312.
- Wilson M. V. H., Williams R. R. G.* Phylogenetic, biogeographic and ecological significance of early fossil records of North American freshwater teleostean fishes // Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes / Ed. R. L. Mayden. Stanford Univ. Press, 1993. P. 224-244.
- Wu Z., Feng W., Liao B., Jin Z.* Палеогеографические исследования на континентальном шельфе северной части Южно-Китайского моря, включающие конец позднего плейстоцена // Dili xuebao (Acta geogr. sin.). 1993. Vol. 48, № 6. P. 491-496.
- Ueno M.* Biogeography of Lake Biwa // Lake Biwa. Dordrecht e. a., 1984. P. 625-633.
- Uyeno T., Kimura S., Hasegawa Y.* Freshwater fishes from the Late Cenozoic deposits in Kusu Basin, Oita Prefecture, Japan // Memoirs of the Nat. Sci. Mus. 1975. № 8. P. 57-70.
- Yabumoto Y.* Early Cretaceous freshwater fish fauna in Kyushu, Japan // Bull. Kitakyushu Museum Nat. Histiry. 1994. № 13. P. 107-254.
- Yabumoto Y., Uyeno T.* Late mesozoic and cenozoic fish faunas of Japan // The Island Arc. 1994. № 3. P. 255-269.
- Zhao S., Li G.* Desertization of the continental shelf of China in the later stage of late pleistocene // Chin. J. Oceanol. and Limnol. 1990. Vol. 8, № 4. P. 288-298.

## ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ИХТИОФАУНЫ ПРЕСНЫХ ВОД ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

**Класс Cephalaspidomorphi**

**Отряд I. Petromyzontiformes**

**Семейство 1. Petromyzontidae**

**Род 1. Entosphenus Gill, 1862**

*Entosphenus tridentatus* (Gairdner, 1836) - Трехзубая минога

**Род 2. Lethenteron Creaser et Hubbs, 1922**

*Lethenteron japonicum* (Martens, 1868) - Тихоокеанская минога

*Lethenteron kessleri* (Anikin, 1905) - Сибирская минога

*Lethenteron reissneri* (Dybowski, 1869) - Дальневосточная

ручьевая минога

**Класс Teleostomi (Actinopterygii, Osteichthyes)**

**Отряд II. Acipenseriformes**

**Семейство 2. Acipenseridae**

**Род 3. Acipenser Linnaeus, 1758**

*Acipenser baeri* Brandt, 1869 - Сибирский осетр

*Acipenser medirostris* Ayres, 1854 - Сахалинский осетр

*Acipenser schrenckii* Brandt, 1869 - Амурский осетр

**Род 4. Huso Brandt et Ratzeburg, 1833**

*Huso dauricus* (Georgi, 1775) - Калуга

**Отряд III. Clupeiformes**

**Семейство 3. Clupeidae**

**Род 5. Alosa Linck, 1790**

*Alosa sapidissima* (Wilson, 1811) - Сельдь-шед

**Отряд IV. Cypriniformes**

**Семейство 4. Cyprinidae**

**Род 6. Abbottina Jordan et Fowler, 1903**

*Abbottina rivularis* (Basilewsky, 1855) - Речная абботина

**Род 7. Acanthorhodeus Bleeker, 1871**

*Acanthorhodeus asmussii* (Dybowski, 1872) - Колючий горчак

*Acanthorhodeus chankaensis* (Dybowski, 1872) - Ханкинский колючий горчак

**Род 8. Arhycypris Gunter, 1868**

*Arhycypris chinensis* Gunther, 1868 - Китайская верховка

**Род 9. Carassius Nilsson, 1832**

*Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) - Серебряный карась

- Carassius carassius jacuticus* Kirillov, 1955 - Якутский карась  
**Род 10.** *Chanodichthys* Bleeker, 1860  
*Chanodichthys dabryi* (Bleeker, 1871) - Горбушка  
*Chanodichthys erythropterus* (Basilewsky, 1855) - Верхогляд  
*Chanodichthys mongolicus* (Basilewsky, 1855) - Монгольский краснопер  
**Род 11.** *Ctenopharyngodon* Steindachner, 1866  
*Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) - Белый амур  
**Род 12.** *Culter* Basilewsky, 1855  
*Culter alburnus* Basilewsky, 1855 - Озерный верхогляд  
**Род 13.** *Cyprinus* Linnaeus, 1758  
*Cyprinus carpio haematopterus* Temminck et Schlegel, 1846 - Амурский сазан  
**Род 14.** *Elopichthys* Bleeker, 1859  
*Elopichthys bambusa* (Richardson, 1845) - Желтощек  
**Род 15.** *Gnathopogon* Bleeker, 1859  
*Gnathopogon strigatus* (Regan, 1908) - Маньчжурский пескарь  
**Род 16.** *Gobio* Cuvier, 1816  
*Gobio gobio cynocephalus* Dybowski, 1869 - Амурский обыкновенный пескарь  
*Gobio gobio tungussicus* Borisov, 1928 - Ленский пескарь  
*Gobio soldatovi* Berg, 1914 - Пескарь Солдатова  
*Gobio ussuriensis* Berg, 1914 - Уссурийский пескарь  
**Род 17.** *Gobiobotia* Kreyenberg, 1911  
*Gobiobotia rappenheimi* Kreyenberg, 1911 - Восьмиусый пескарь  
**Род 18.** *Hemibarbus* Bleeker, 1859  
*Hemibarbus labeo* (Pallas, 1776) - Конь-губарь  
*Hemibarbus maculatus* Bleeker, 1871 - Пятнистый конь-губарь  
**Род 19.** *Hemiculter* Bleeker, 1859  
*Hemiculter leucisculus* (Basilewsky, 1855) - Корейская востробрюшка  
*Hemiculter lucidus* (Dybowski, 1872) - Уссурийская востробрюшка  
**Род 20.** *Hypophthalmichthys* Bleeker, 1859  
*Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) - Толстолобик  
**Род 21.** *Ladislavia* Dybowski, 1869  
*Ladislavia taczanowskii* Dybowski, 1869 - Владиславия  
**Род 22.** *Leuciscus* Cuvier, 1816  
*Leuciscus waleckii waleckii* (Dybowski, 1869) - Амурский язь  
*Leuciscus waleckii tumensis* Mori, 1930 - Туменский язь  
*Leuciscus leuciscus baikalensis* (Dybowski, 1874) - Сибирский язь  
**Род 23.** *Microphysogobio* Mori, 1934  
*Microphysogobio tungtingensis amurensis* (Taranetz, 1937) - Носатый пескарь  
**Род 24.** *Megalobrama* Dybowski, 1872  
*Megalobrama terminalis* (Richardson, 1846) - Черный амурский лещ  
**Род 25.** *Mylopharyngodon* Peters, 1880  
*Mylopharyngodon piceus* (Richardson, 1845) - Черный амур  
**Род 26.** *Opsariichthys* Bleeker, 1863  
*Opsariichthys uncirostris amurensis* Berg, 1932 - Амурский троегуб

**Род 27. *Parabramis* Bleeker, 1865**

*Parabramis pekinensis* (Basilewsky, 1855) - Белый амурский лещ

**Род 28. *Phoxinus* Rafinesque, 1820**

*Phoxinus czekanowskii* Dybowski, 1869 - Гольян Чекановского

*Phoxinus czekanowskii czerkii* Berg, 1912 - Гольян Черского

*Phoxinus czekanowskii suifunensis* Berg, 1932 - Суйфунский гольян.

*Phoxinus lagowskii* Dybowski, 1869 - Гольян Лаговского

*Phoxinus lagowskii oxycephalus* (Sauvage et Dabry, 1874) - Китайский гольян

*Phoxinus perenurus* (Pallas, [1814]) - Озерный гольян

*Phoxinus perenurus mantschuricus* Berg, 1907 - Маньчжурский озерный гольян

*Phoxinus perenurus sachalinensis* Berg, 1907 - Сахалинский озерный гольян

*Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) - Обыкновенный гольян

**Род 29. *Plagiognathops* Berg, 1907**

*Plagiognathops microlepis* (Bleeker, 1871) - Мелкочешуйный желтопер

**Род 30. *Pseudaspius* Dybowski, 1869**

*Pseudaspius leptcephalus* (Pallas, 1776) - Амурский плоскоголовый жерех

**Род 31. *Pseudorasbora* Bleeker, 1859**

*Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) - Амурский чебачок

**Род 32. *Rhodeus* Agassiz, 1832**

*Rhodeus lighti amurensis* (Vronsky, 1967) - Амурский горчак Лайта

*Rhodeus sericeus* (Pallas, 1776) - Амурский горчак

**Род 33. *Romanogobio* Banarescu, 1961**

*Romanogobio tenuicorpus* (Mori, 1934) - Амурский белоперый пескарь

**Род 34. *Sarcocheilichthys* Bleeker, 1859**

*Sarcocheilichthys czerskii* (Berg, 1914) - Пескарь-губач Черского

*Sarcocheilichthys sinensis lacustris* (Dybowski, 1872) - Китайский пескарь-лен

*Sarcocheilichthys soldatovi* (Berg, 1914) - Пескарь-губач Солдатова

**Род 35. *Saugogobio* Bleeker, 1870**

*Saugogobio dabryi* Bleeker, 1871 - Ящерный пескарь

**Род 36. *Squalidus* Dybowski, 1872**

*Squalidus chankaensis* Dybowski, 1872 - Ханкинский пескарь

**Род 37. *Squaliobarbus* Gunther, 1868**

*Squaliobarbus curriculus* (Richardson, 1846) - Усатый голавль

**Род 38. *Tribolodon* Sauvage, 1883**

*Tribolodon brandti* (Dybowski, 1872) - Дальневосточная красноперка, угай

*Tribolodon hakonensis* Gunther, 1880 - Крупночешуйный угай

*Tribolodon ezoe* Okada et Ikeda, 1960 - Мелкочешуйный угай

**Род 39. *Xenocypris* Gunther, 1868**

*Xenocypris argentea* (Basilewsky, 1855) - Желтопер, подуст-чернобрюшка

**Семейство 5. Cobitidae**

**Род 40. *Cobitis* Linnaeus, 1758**

*Cobitis granoci* Rendahl, 1935 - Обыкновенная, сибирская щиповка

*Cobitis lebedevi* Vasilyeva et Vasilyev, 1985 - Щиповка Лебсдева

*Cobitis lutheri* Rendahl, 1935 - Щиповка Лютера

- Род 41.** *Lefua Herzenstein*, 1888  
*Lefua costata* (Kessler, 1876) - Восьмиусый голец
- Род 42.** *Leptobotia* Bleeker, 1870  
*Leptobotia mantschurica* Berg, 1907 - Маньчжурская лептоботия
- Род 43.** *Misgurnus Lacepede*, 1803  
*Misgurnus anguillicaudatus* (Cantor, 1842) - Амурский вьюн
- Семейство 6.** *Balitoridae*
- Род 44.** *Nemacheilus* Bleeker, 1863  
*Nemacheilus toni* (Dybowski, 1869) - Сибирский усатый голец
- Семейство 7.** *Catostomidae*
- Род 45.** *Catostomus* Lesueur, 1817  
*Catostomus catostomus rostratus* (Tilesius ex Pallas, 1811) - Сибирский чукучан
- Отряд V.** *Siluriformes*
- Семейство 8.** *Bagridae*
- Род 46.** *Leiocassis* Bleeker, 1858  
*Leiocassis brashnikovi* (Berg, 1907) - Косатка Бражникова  
*Leiocassis herzensteini* (Berg, 1907) - Косатка Герценштейна  
*Leiocassis ussuriensis* (Dybowski, 1872) - Косатка-плеть
- Род 47.** *Mystus* Skopoli, 1777  
*Mystus mica* Gromov, 1970 - Амурский мист
- Род 48.** *Pelteobagrus* Bleeker, 1865  
*Pelteobagrus fulvidraco* (Richardson, 1846) - Китайская косатка-скрипун
- Семейство 9.** *Siluridae*
- Род 49.** *Parasilurus* Bleeker, 1862  
*Parasilurus asotus* (Linnaeus, 1758) - Амурский сом
- Род 50.** *Silurus* Linnaeus, 1758  
*Silurus soldatovi* G. Nikolsky et Soin, 1948 - Сом Солдатов
- Отряд VI.** *Salmoniformes*
- Семейство 10.** *Esocidae*
- Род 51.** *Esox* Linnaeus, 1758  
*Esox lucius* Linnaeus, 1758 - Обыкновенная щука  
*Esox reichertii* Dybowski, 1869 - Амурская щука
- Семейство 11.** *Dalliiidae*
- Род 52.** *Dallia* Bean, 1879  
*Dallia admirabilis* Chereshnev, 1980 - Амгуэмская даллия  
*Dallia delicatissima* Smitt, 1881 - Роскошная (пильхыкайская) даллия  
*Dallia pectoralis* Bean, 1880 - Обыкновенная (берингийская) даллия
- Семейство 12.** *Osmeridae*
- Род 53.** *Hypomesus* Gill, 1862  
*Hypomesus japonicus* (Brevoort, 1856) - Морская малоротая корюшка  
*Hypomesus nipponensis* McAllister, 1963 - Японская малоротая корюшка  
*Hypomesus olidus* (Pallas, [1814]) - Обыкновенная малоротая корюшка
- Род 54.** *Mallotus* Cuvier, 1829  
*Mallotus villosus catervarius* (Pennant, 1784) - Дальневосточная мойва

**Род 55 . Osmerus Linnaeus, 1758**

*Osmerus mordax dentex* Steindachner, 1870 - Азиатская корюшка

**Семейство 13. Salangidae**

**Род 56. Salangichthys Bleeker, 1860**

*Salangichthys microdon* Bleeker, 1860 - Лапша-рыба

**Семейство 14. Coregonidae**

**Род 57. Coregonus Linnaeus, 1758**

*Coregonus anaulorum* Kaganowsky, 1932 - Сиг-востряк

*Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776) - Ледовитоморский омуль

*Coregonus chadary* Dybowski, 1869 - Сиг-хадары

*Coregonus lauretteae* Bean, 1882 - Берингийский омуль

*Coregonus lavaretus pidschian* (Pallas, 1776) - Сиг-пыжьян

*Coregonus muksun* (Pallas, [1814]) - Муксун

*Coregonus nasus* (Pallas, 1776) - Чир

*Coregonus peled* (Gmelin, 1788) - Пелядь

*Coregonus subautumnalis* Kaganowsky, 1932 - Пенжинский омуль

*Coregonus sardinella sardinella* Valenciennes, 1848 - Сибирская ряпушка

*Coregonus sardinella kamtschatica* Kurenkov et Ostroumov, 1965 - Камчатская ряпушка

*Coregonus ussuriensis* Berg, 1906 - Амурский сиг

**Род 58. Prosopium Jordan (ex Milner), 1878**

*Prosopium coulteri* (Eigenmann et Eigenmann, 1892) - Карликовый валец

*Prosopium cylindraceum* (Pallas, 1784) - Обыкновенный валец

**Род 59. Stenodus Richardson, 1836**

*Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) - Нельма

**Семейство 15. Thymallidae**

**Род 60. Thymallus Linck, 1790**

*Thymallus arcticus mertensi* Valenciennes, 1848 - Камчатский хариус

*Thymallus arcticus pallasi* Valenciennes, 1848 - Восточносибирский хариус

*Thymallus arcticus signifer* (Richardson, 1823) - Аляскинский хариус

*Thymallus grubei* Dybowski, 1869 - Амурский хариус

**Семейство 16. Salmonidae**

**Род 61. Brachymystax Gunther, 1866**

*Brachymystax savinovi* Mitrofanov, 1959 - Ленок Савинова

**Род 62. Hucho Gunther, 1866 В. ленок (Pallas, 1773) - Обыкновенный ленок**

*Hucho hucho taimen* (Pallas, 1773) - Сибирский таймень

**Род 63. Parahucho Vladykov, 1963**

*Parahucho perryi* (Brevoort, 1856) - Сахалинский таймень

**Род 64. Oncorhynchus Suckley, 1861**

*Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) - Горбуша

*Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) - Кета

*Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) - Кижуч

*Oncorhynchus masu* (Brevoort, 1856) - Сима

*Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) - Нерка

*Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792) - Чавыча

**Род 65. Parasalmo Vladikov, 1972**

*Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) - Микижа

*Parasalmo penshinensis* (Pallas, [1814]) - Камчатская семга

**Род 66. Salvelinus Richardson (ex Nilsson), 1836**

*Salvelinus albus* Glubokovsky, 1977 - Белый голец

*Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) - Арктический голец

*Salvelinus andriashevi* Berg, 1948 - Чукотский голец

*Salvelinus boganidae* Berg, 1926 - Боганидская паляя

*Salvelinus czerskii* Drjagin, 1932 - Голец Черского

*Salvelinus curilus* (Pallas, [1814]) - Курильский голец

*Salvelinus elgyticus* Viktorovsky et Glubokovsky, 1981 - Малоротая паляя

*Salvelinus kronocius* Viktorovsky, 1978 - Длинноголовый голец

*Salvelinus krogiusae* Glubokovsky, 1990 - Голец Крогиус

*Salvelinus levanidovi* Chereshnev, Skopetz et Gudkov, 1989 - Голец Леванидова

*Salvelinus leucomaenis* (Pallas, [1814]) - Кунджа

*Salvelinus malma malma* (Walbaum, 1792) - Мальма

*Salvelinus malma krascheninnikovi* Taranetz, 1933 - Мальма Крашенинникова

*Salvelinus neiva* Taranetz, 1933 - Нейва

*Salvelinus schmidti* Viktorovsky, 1978 - Голец Шмидта

*Salvelinus taranetzi* Kaganowsky, 1955 - Голец Таранца

**Род 67. Salvethymus Chereshnev et Scopetz, 1990**

*Salvethymus svetovidovi* Chereshnev et Scopetz, 1990 - Длиннопёрая паляя Световидова

**Отряд VII. Gadiiformes**

**Семейство 17. Lotidae**

**Род 68. Lota Oken (ex Cuvier), 1817**

*Lota lota leptura* Hubbs et Schultz, 1941 - Тонкохвостый налим

*Lota lota lota* (Linnaeus, 1758) - Обыкновенный налим

**Отряд VIII. Gasterosteiformes**

**Семейство 18. Gasterosteidae**

**Род 69. Gasterosteus Linnaeus, 1758.**

*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 - Трехиглая колюшка

**Род 70. Pungitius Coste, 1848**

*Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) - Малая девятииглая колюшка

*Pungitius sinensis* (Guichenot, 1869) - Амурская девятииглая колюшка

*Pungitius tymensis* (Nikolsky, 1889) - Сахалинская девятииглая колюшка

**Отряд IX. Syngnathiformes**

**Семейство 19. Syngnathidae**

**Род 71. Syngnathus Linnaeus, 1758**

*Syngnathus acusimilis* Gunther, 1873 - Тихоокеанская морская игла

**Отряд X. Scorpaeniformes**

**Семейство 20. Cottidae**

**Род 72. Cottus Linnaeus, 1758**

*Cottus amblystomopsis* Schmidt, 1904 - Сахалинский подкаменщик

*Cottus czerskii* Berg, 1913 - Подкаменщик Черского

*Cottus cognatus cognatus* Richardson, 1836 - Западный слизистый подкаменщик

*Cottus cf. poecilopus* Heckel, 1840 - Пестроногий подкаменщик

*Cottus poecilopus volki* Taranetz, 1933 - Подкаменщик Волка

**Род 73. *Megalocottus* Gill, 1862**

*Megalocottus platycephalus platycephalus* (Pallas, [1814]) - Северная дальневосточная широколобка

*Megalocottus platycephalus taeniopterus* (Кнер, 1868) - Южная дальневосточная широколобка

**Род 74. *Mesocottus* Gratzianov, 1907**

*Mesocottus haitej* (Dybowsky, 1869) - Амурская широколобка

**Род 75. *Myoxocephalus* (Steller) Tilesius, 1811**

*Myoxocephalus stelleri* Tilesius, 1811 - Керчак Стеллера

**Род 76. *Trigloopsis* Girard, 1851**

*Trigloopsis quadricornis polaris* (Sabine, 1824) - Четырехрогий бычок

**Отряд XI. Perciformes**

**Семейство 21. Serranidae**

**Род 77. *Lateolabrax* Bleeker, 1857**

*Lateolabrax japonicus* (Cuvier et Valenciennes, 1828) - Японский морской судак

**Род 78. *Siniperca* Gill, 1862 *Siniperca chuatsi***

(Basilewsky, 1855) - Китайский окунь

**Семейство 22. Percidae**

**Род 79. *Gymnocephalus* Bloch, 1793**

*Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) - Обыкновенный ерш

**Род 80. *Perca* Linnaeus, 1758**

*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 - Обыкновенный окунь

**Семейство 23. Mugilidae**

**Род 81. *Mugil* linnaeus, 1758**

*Mugil cephalus* Linnaeus, 1758 - Черная кефаль

*Mugil soiyu* (Basilewsky, 1855) - Пелингас

**Семейство 24. Eleotridae**

**Род 82. *Hypseleotris* Gill, 1863**

*Hypseleotris swinhonis* (Gunther, 1873) - Китайский гипсэлеотрис

**Род 83. *Percottus* Dybowski, 1877**

*Percottus glehni* Dybowski, 1877 - Головешка-ротан

**Семейство 25. Gobiidae**

**Род 84. *Aboma* Jordan et Starks, 1895**

*Aboma lactipes* (Hilgendorf, 1878) - Молочная абома

**Род 85. *Acanthogobius* Gill, 1859**

*Acanthogobius flavimanus* (Schlegel, 1847) - Желтоперый бычок

**Род 86. *Acentrogobius* Bleeker, 1874**

*Acentrogobius pflaumi* (Bleeker, 1853) - Японский речной ацентрогобиус

**Род 87. *Chaenogobius* Gill, 1858**

*Chaenogobius castaneus* (O'Shaughnessy, 1875) - Коричневый хеногобиус

*Chaenogobius cylindricus* Tomiyama, 1936 - Цилиндрический хеногобиус

- Chaenogobius heptacanthus (Hilgendorf, 1878) - Большеглазый хеногобиус  
 Chaenogobius macrogathos (Bleeker, 1860) - Большеротый хеногобиус  
 Chaenogobius mororanus (Jordan et Snyder, 1901) - Оливковый хеногобиус  
 Chaenogobius taranetzi Pinchuk, 1978 - Хеногобиус Таранца  
 Chaenogobius urotaenia (Hilgendorf, 1878) - Полосатый хеногобиус
- Род 88. Glossogobius Gill, 1862**  
 Glossogobius olivaceus (Temminck et Schlegel, 1845) - Оливковый глоссогобиус
- Род 89. Luciogobius Gill, 1859**  
 Luciogobius guttatus Gill, 1859 - Пятнистый щуковидный бычок
- Род 90. Rhinogobius Gill, 1859**  
 Rhinogobius brunneus brunneus (Temminck et Schlegel, 1845) - Амурский носатый бычок  
 Rhinogobius brunneus lindbergi (Berg, 1933) - Носатый бычок Линдберга
- Род 91. Rhodoniichthys Tykagi, 1966**  
 Rhodoniichthys laevis (Steindachner, 1880) - Бычок-родонихт
- Род 92. Tridentiger Gill, 1858**  
 Tridentiger brevispinus Katsuyama, Arai et Nakamura, 1972 - Темный трехзубый бычок  
 Tridentiger bifasciatus Steindachner, 1881 - Полосатый трехзубый бычок
- Семейство 26. Channidae**  
**Род 93. Channa**  
 Scopoli, 1777 Channa argus warpachowskii (Berg, 1909) - Амурский змееголов
- Отряд XII. Pleuronectiformes**  
**Семейство 27. Pleuronectidae**  
**Род 94. Liopsetta Gill, 1864**  
 Liopsetta glacialis (Pallas, 1776) - Полярная камбала
- Род 95. Platicthys Girard, 1854**  
 Platicthys stellatus (Pallas, 1787) - Звездчатая камбала
- Род 96. Pleuronectes Linnaeus, 1758**  
 Pleuronectes pinnifasciatus Kner, 1870 - Дальневосточная полосатая камбала
- Отряд XIII. Tetraodontiformes**  
**Семейство 28. Tetraodontidae**  
**Род 97. Sphaeroides Dumeril, 1806**  
 Sphaeroides rubripes (Schlegel, 1842) - Глазчатая собака-рыба

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ В РАЗЛИЧНЫХ ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИХ РАЙОНАХ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

**1. Колымо-Индигирский район:** *Lethenteron kessleri*, *Acipenser baeri*, *Carassius carassius jacuticus*, *Leuciscus leuciscus baikalensis*, *Phoxinus czekanowskii*, *Ph. perenurus*, *Ph. phoxinus*, *Nemacheilus toni*, *Catostomus catostomus rostratus*, *Esox lucius*, *Hypomesus olidus*, *Mallotus villosus catervarius*, *Osmerus mordax dentex*, *Coregonus autumnalis*, *C. lavaretus pidschian*, *C. muksun*, *C. nasus*, *C. peled*, *C. sardinella*, *Prosopium cylindraceum*, *Stenodus leucichthys nelma*, *Thymallus arcticus pallasi*, *Brachymystax lenok*, *Oncorhynchus gorbuscha*, *O. keta*, *Salvelinus alpinus*, *S. czerskii*, *S. malma*, *S. taranetzi* (?), *Lota lota leptura*, *Pungitius pungitius*, *Cottus cf. poecilopus*, *Megalocottus platycephalus platycephalus* (?), *Trigloopsis quadricornis polaris*, *Gymnocephalus cernuus*, *Perca fluviatilis*, *Liopsetta glacialis*.

**2. Чаунский район:** *Lethenteron kessleri* (?), *Phoxinus phoxinus*, *Hypomesus olidus*, *Mallotus villosus catervarius*, *Osmerus mordax dentex*, *Coregonus autumnalis*, *C. lavaretus pidschian*, *C. nasus*, *S. sardinella*, *Stenodus leucichthys nelma*, *Thymallus arcticus pallasi*, *Oncorhynchus gorbuscha*, *O. keta*, *O. tschawytscha*, *Salvelinus alpinus*, *S. malma*, *S. taranetzi*, *Lota lota leptura*, *Pungitius pungitius*, *Cottus cf. poecilopus*, *Megalocottus platycephalus platycephalus*, *Trigloopsis quadricornis polaris*, *Liopsetta glacialis*.

**3. Амгуэмский район:** *Lethenteron kessleri*, *Phoxinus phoxinus*, *Dallia admirabilis*, *Hypomesus olidus*, *Mallotus villosus catervarius*, *Osmerus mordax dentex*, *Coregonus nasus*, *C. sardinella*, *Prosopium coulteri*, *P. cylindraceum*, *Stenodus leucichthys nelma* (?), *Thymallus arcticus pallasi*, *Oncorhynchus gorbuscha*, *O. keta*, *O. kisutch*, *O. nerka*, *O. tschawytscha*, *Salvelinus alpinus*, *S. malma*, *S. taranetzi*, *Lota lota leptura*, *Pungitius pungitius*, *Cottus cognatus cognatus*, *Megalocottus platycephalus platycephalus*, *Trigloopsis quadricornis polaris*, *Liopsetta glacialis*.

**4. Колючинский район:** *Lethenteron kessleri* (?), *Dallia delicatissima*, *D. pectoralis*, *Hypomesus olidus*, *Mallotus villosus catervarius*, *Osmerus mordax dentex*, *Coregonus autumnalis* (?), *C. lavaretus pidschian*, *C. nasus*, *C. sardinella*, *Stenodus leucichthys nelma*, *Thymallus arcticus pallasi*, *Oncorhynchus gorbuscha*, *O. keta*, *O. kisutch*, *O. nerka*, *O. tschawytscha*, *Salvelinus malma*, *S. taranetzi*, *Lota lota leptura*, *Pungitius pungitius*, *Cottus cognatus cognatus*, *Megalocottus platycephalus platycephalus*, *Trigloopsis quadricornis polaris*, *Liopsetta glacialis*.

**5. Крайний восточночукотский район:** *Lethenteron japonicum* (?), *L. kessleri* (?), *Dallia pectoralis*, *Hypomesus olidus*, *Mallotus villosus catervarius*, *Osmerus mordax dentex*, *Coregonus lauretiae*, *C. sardinella*, *Prosopium cylindraceum*, *Thymallus arcticus pallasii*, *Th. arcticus signifer*, *Oncorhynchus gorbuscha*, *O. keta*, *O. kisutch*, *O. tschawytscha*, *O. nerka*, *Salvelinus cf. alpinus*, *S. andriashevi*, *S. malma*, *S. taranetzi*, *Lota lota leptura*, *Gasterosteus aculeatus*, *Pungitius pungitius*, *Cottus cognatus cognatus*, *Megalocottus platycephalus platycephalus*, *Triglopsis quadricornis polaris*, *Liopsetta glacialis*.

**6. Конергинский район:** *Lethenteron kessleri* (?), *L. japonicum* (?), *Hypomesus olidus*, *Mallotus villosus catervarius*, *Osmerus mordax dentex*, *Coregonus lavaretus pidschian*, *C. sardinella*, *Thymallus arcticus mertensi*, *Th. arcticus pallasii*, *Oncorhynchus gorbuscha*, *O. keta*, *O. kisutch*, *O. nerka*, *O. tschawytscha*, *Salvelinus cf. alpinus*, *S. malma*, *S. taranetzi*, *Lota lota leptura*, *Gasterosteus aculeatus*, *Pungitius pungitius*, *Cottus cognatus cognatus*, *Megalocottus platycephalus platycephalus*, *Triglopsis quadricornis polaris*, *Liopsetta glacialis*.

**7. Анадырский район:** *Lethenteron japonicum*, *L. kessleri*, *L. reissneri*, *Alosa sapidissima*, *Phoxinus perenurus*, *Ph. phoxinus*, *Esox lucius*, *Hypomesus olidus*, *Mallotus villosus catervarius*, *Osmerus mordax dentex*, *Coregonus anaulorum*, *C. lavaretus pidschian*, *C. nasus*, *C. sardinella*, *Prosopium cylindraceum*, *Stenodus leucichthys nelma*, *Thymallus arcticus mertensi*, *Oncorhynchus gorbuscha*, *O. keta*, *O. kisutch*, *O. nerka*, *O. tschawytscha*, *Salvelinus boganiidae*, *S. elgyticus*, *S. malma*, *S. taranetzi*, *Salvethymus svetovidovi*, *Lota lota leptura*, *Gasterosteus aculeatus*, *Pungitius pungitius*, *Cottus cognatus cognatus*, *Megalocottus platycephalus platycephalus*, *Myoxocephalus stelleri* (?), *Triglopsis quadricornis polaris*, *Liopsetta glacialis*.

**8. Корякский район:**

**а) бернингоморское побережье:** *Entosphenus tridentatus*, *Lethenteron japonicum*, *L. reissneri* (?), *Alosa sapidissima*, *Esox lucius*, *Hypomesus olidus*, *H. japonicus*, *Mallotus villosus catervarius*, *Osmerus mordax dentex*, *Coregonus sardinella*, *Prosopium cylindraceum*, *Thymallus arcticus mertensi*, *Oncorhynchus gorbuscha*, *O. keta*, *O. kisutch*, *O. nerka*, *O. tschawytscha*, *O. masu* (?), *Salvelinus leucomaenis*, *S. malma*, *Lota lota leptura*, *Gasterosteus aculeatus*, *Pungitius pungitius*, *Cottus cf. poecilopus*, *Megalocottus platycephalus platycephalus*, *Myoxocephalus stelleri*, *Liopsetta glacialis*, *Platichthys stellatus*.

**б) охотоморское побережье:** *Lethenteron japonicum*, *L. reissneri*, *Phoxinus perenurus*, *Ph. phoxinus*, *Esox lucius*, *Hypomesus olidus*, *Mallotus villosus catervarius*, *Osmerus mordax dentex*, *Coregonus anaulorum*, *C. nasus*, *C. subautumnalis*, *Prosopium cylindraceum*, *Thymallus arcticus mertensi*, *Oncorhynchus gorbuscha*, *O. keta*, *O. kisutch*, *O. nerka*, *O. tschawytscha*, *Salvelinus levanidovi*, *S. leucomaenis*, *S. malma*, *Lota lota leptura*, *Gasterosteus aculeatus*, *Pungitius pungitius*, *Cottus cf. poecilopus*, *Megalocottus platycephalus platycephalus*, *Myoxocephalus stelleri*, *Liopsetta glacialis*, *Platichthys stellatus*.

**9. Южнокамчатский район:** *Lethenteron japonicum*, *L. reissneri*, *Carassius auratus gibelio* (аккл.), *Hypomesus japonicus*, *H. olidus*, *Mallotus villosus catervarius*, *Osmerus mordax dentex*, *Coregonus sardinella kamtschatica*, *Thymallus arcticus mertensi*, *Oncorhynchus gorbuscha*, *O. keta*, *O. kisutch*, *O. masu*, *O. nerka*, *O. tschawytscha*,

Parasalmo mykiss, P. penshinensis, Salvelinus albus, S. kronocius, S. krogiusae, S. leucomaenis, S. malma, S. schmidtii, Gasterosteus aculeatus, Pungitius pungitius, P. sinensis, Megalocottus platycephalus platycephalus, Myoxocephalus stelleri, Liopsetta glacialis, Platicthys stellatus.

**10. Североохотский район:** Lethenteron japonicum, L. reissneri (?), Huso dauricus, Phoxinus perenurus, Ph. phoxinus, Hypomesus olidus, Mallotus villosus catervarius, Osmerus mordax dentex, Prosopium cylindraceum, Thymallus arcticus mertensi, Th. arcticus pallasi, Oncorhynchus gorbusha, O. keta, O. kisutch, O. nerka, O. tschawytscha, Salvelinus levanidovi, S. leucomaenis, S. malma, Lota lota leptura, Gasterosteus aculeatus, Pungitius pungitius, Cottus cf. poecilopus, Megalocottus platicephalus platicephalus, Myoxocephalus stelleri, Liopsetta glacialis, Platicthys stellatus.

**11. Центральный Охотский район:** Lethenteron japonicum, L. reissneri (?), Huso dauricus, Carassius carassius jacuticus, Phoxinus perenurus, Ph. phoxinus, Nemacheilus toni, Esox lucius, Hypomemus olidus, Mallotus villosus catervarius, Osmerus mordax dentex, Prosopium cylindraceum, Thymallus arcticus pallasi, Oncorhynchus gorbusha, O. keta, O. kisutch, O. nerka, O. tschawytscha, Salvelinus leucomaenis, S. malma, S. neiva, Gasterosteus aculeatus, Pungitius pungitius, Cottus cf. poecilopus, Megalocottus platycephalus platycephalus, Myoxocephalus stelleri, Perca fluviatilis, Liopsetta glacialis (?), Platicthys stellatus.

**12. Южноохотский район (ихтиофауна изучена плохо):** Hypomesus olidus, Mallotus villosus catervarius, Osmerus mordax dentex, Oncorhynchus gorbusha, O. keta, O. kisutch (?), Salvelinus leucomaenis, S. malma, Gasterosteus aculeatus, Pungitius pungitius, Megalocottus platycephalus taeniopterus (?), Myoxocephalus stelleri (?), Platicthys stellatus (?).

**13. Шантарский район:** Lethenteron japonicum, Huso dauricus (?), Carassius auratus gibelio, Gobio gobio cynocephalus, Phoxinus czekanowskii, Ph. lagowskii, Ph. perenurus mantschuricus, Ph. phoxinus, Rhodeus sericeus, Tribolodon ezoe, Cobitis granoci, Misingumus anguillicaudatus, Nemacheilus toni, Esox reichertii, Hypomesus japonicus, H. olidus, Mallotus villosus catervarius, Osmerus mordax dentex, Coregonus chadary, C. ussuriensis, Thymallus qrubei, Brahymystax lenok, B. savinovi, Hucho hucho taimen, Oncorhynchus gorbusha, O. keta, O. kisutch, Parasalmo mykiss, Salvelinus leucomaenis, S. malma, Lota lota lota, Gasterosteus aculeatus, Pungitius pungitius, P. sinensis, Cottus cf. poecilopus, Megalocottus platycephalus taeniopterus, Mesocottus haitej, Myoxocephalus stelleri, Percottus glehni, Liopsetta glacialis, Platicthys stellatus, Pleuronectes pinnifasciata.

**14. Амурский район:** Lethenteron japonicum, L. reissneri, Acipenser medirostris, A. schrencki, Huso dauricus, Abbottina rivularis, Acanthorhodeus asmussi, A. chankaensis, Aphocypris chinensis, Carassius auratus gibelio, Chanodichthys mongolicus, Ch. erythropterus, Ch. dabryi, Ctenopharyngodon idella, Culter alburnus, Cyprinus carpio haematopterus, Elopichthys bambusa, Gnathopogon strigatus, Gobioides gobio cynocephalus, G. gobio tungussicus, G. soldatovi, G. ussuriensis, Gobiobotia pappenheimi, Hemibarbus labeo, H. maculatus, Hemiculter leucisculus, H. lucidus, Hycus, H. nipponensis, H. olidus, Mallotus villosus catervarius, Ospophtalmichthys molitrix, Ladislavia taczanowskii, Leuciscus waleckii waleckii, Megalobrama terminalis, Microphysogobio tungtingensis amurensis, Mylopharyngodon piceus, Opsariichthys uncirostris amurensis, Parabramis

pekinensis, Phoxinus czekanowskii czekanowskii, Ph. czekanowskii czerskii, Ph. lagowskii lagowskii, Ph. lagowskii oxycephalus, Ph. perenurus perenurus, Ph. perenurus mantschuricus, Ph. phoxinus, Plagiognathops microlepis, Pseudaspius leptocephalus, Pseudorasbora parva, Romanogobio tenuicorpus, Rhodeus sericeus, R. lighti amurensis, Sarcocheilichthys sinensis, S. czerskii, S. soldatovi, Saurogobio dabryi, Squalidus chankaensis, Squaliobarbus curriculum, Tribolodon ezoe, Xenocypris argentea, Cobitis lebcdevi, C. granoei, C. lutheri, Lefua costata, Leptobotia mantschurica, Misgurnus anguillicaudatus, Nemacheilus toni, Leiocassis brashnikovi, L. herzensteini, L. ussuriensis, Mystus mica, Pelteobagrus fulvidraco, Parasilurus asotus, Silurus soldatovi, Esox reichertii, Hypomesus japonicus, H. nipponensis, H. olidus, Mallotus villosus catervarius, Osmerus mordax dentex, Salangichthys microdon, Coregonus chadary, C. ussuriensis, Thymallus grubei, Brachymystax lenok, B. savinovi, Hucho hucho taimen, Oncorhynchus gorbusha, O. keta, O. kisutch, O. masu, O. nerka, Parasalmo mykiss, Salvelinus leicomaenis, S. malma krascheninnikovi, Lota lota lota, Gasterosteus aculeatus, Pungitius pungitius, P. sinensis, Cottus cf. pocillopus, Megalocottus platycephalus taeniopterus, Mesocottus haitej, Myoxocephalus stelleri, Siniperca chuatsi, Mugil cephalus, Hypselecotris swinhonis, Percottus glehni, Chaenogobius urotaenia, Rhinogobius brunneus lindbergi, Tridentiger bifasciatus, Channa argus warpachowskii, Platichthys stellatus, Pleuronectes pinnifasciatus.

#### 15. Северосахалинский район:

а) северо-западное побережье: Lethenteron japonicum, L. reissneri, Acipenser medirostris, Huso dauricus, Acanthorhodeus chankaensis, Carassius auratus gibelio, Ctenopharyngodon idella, Cyprinus carpio haematopterus, Chanodichthys erythropterus, Gobio soldatovi, Leuciscus waleckii, Phoxinus lagowskii, Ph. perenurus mantschuricus, Ph. phoxinus, Rhodeus lighti amurensis, Pseudaspius leptocephalus, Rhodeus sericeus, Tribolodon ezoe, T. hakonensis, Cobitis granoei, Lefua costata, Misgurnus anguillicaudatus, Nemacheilus, Parasilurus asotus, Esox reichertii, Hypomesus japonicus, Osmerus mordax dentex, Coregonus ussuriensis, Thymallus grubei, Brachymystax lenok, Parahucho perryi, Oncorhynchus gorbusha, O. keta, O. kisutch, O. masu, Salvelinus leucomaenis, S. malma krascheninnikovi, Lota lota, Gasterosteus aculeatus, Pungitius pungitius, P. sinensis, P. tymensis, Megalocottus platycephalus taeniopterus, Mesocottus haitej, Myoxocephalus stelleri, Mugil cephalus (?), Percottus glehni, Platichthys stellatus, Pleuronectes pinnifasciatus.

б) восточное побережье: Lethenteron japonicum, L. reissneri, Acipenser medirostris(?), Huso dauricus, Carassius auratus gibelio, Leuciscus waleckii, Phoxinus perenurus mantschuricus, Rhodeus sericeus, Tribolodon brandti, T. hakonensis, T. ezoe, Cobitis granoei, Misgurnus anguillicaudatus, Nemacheilus toni, Esox reichertii, Hypomesus japonicus, H. nipponensis (?), H. olidus, Mallotus villosus catervarius, Osmerus mordax dentex, Coregonus ussuriensis, Parahucho perryi, Oncorhynchus gorbusha, O. keta, O. kisutch, O. masu, Salvelinus leucomaenis, S. malma krascheninnikovi, Gasterosteus aculeatus, Pungitius pungitius, P. sinensis, P. tymensis, Cottus amblystomopsis (?), Megalocottus platycephalus taeniopterus, Myoxocephalus stelleri, Mugil cephalus (?), Chaenogobius urotaenia, Platichthys stellatus, Pleuronectes pinnifasciatus.

16. Североприморский район: Lethenteron japonicum, L. reissneri, Huso dauricus, Acipenser medirostris, Phoxinus lagowskii oxycephalus, Tribolodon brandti, Lefua costata.

*Nemacheilus toni*, *Hypomesus olidus*, *H. nipponensis*, *Mallotus villosus catervarius*, *Osmerus mordax dentex*, *Thymallus grubei*, *Brachymystax savinovi*, *Parahucho perryi*, *Oncorhynchus gorbusha*, *O. keta*, *O. kisutch*, *Salvelinus leucomaenis*, *S. malma krascheninnikovi*, *Gasterosteus aculeatus*, *Pungitius sinensis*, *Syngnathus acusimilis*, *Cottus amblystomopsis*, *C. czerskii*, *C. cf. poecilopus*, *C. poecilopus volki*, *Megalocottus platycephalus taeniopterus*, *Myoxocephalus stelleri*, *Mugil cephalus*, *M. soiuy*, *Chaenogobius urotaenia*, *Rhinogobius brunneus lindbergi* (?), *Tridentiger brevispinus*, *Platichthys stellatus*, *Pleuronectes pinnifasciatus*.

**17. Южноприморский район:** *Lethenteron japonicum*, *L. reissneri*, *Acipenser medirostris*, *Carassius auratus gibelio*, *Cyprinus carpio*, *Gobio gobio cynocephalus*, *Leuciscus waleckii tumensis*, *Phoxinus czekanowskii suifunensis*, *Ph. lagowskii oxycephalus*, *Ph. perenurus mantschuricus*, *Ph. phoxinus*, *Pseudorasbora parva*, *Rhodeus sericeus*, *Tribolodon brandti*, *T. hakonensis*, *Cobitis granoei*, *Lefua costata*, *Misgurnus anguillicaudatus*, *Nemacheilus toni*, *Parasilurus asotus*, *Esox reichertii*, *Hypomesus japonicus*, *H. nipponensis*, *H. olidus*, *Mallotus villosus catervarius*, *Osmerus mordax dentex*, *Salangichthys microdon*, *Parahucho perryi*, *Oncorhynchus gorbusha*, *O. keta*, *O. masu*, *Salvelinus curilus*, *S. leucomaenis*, *S. malma krascheninnikovi*, *Gasterosteus aculeatus*, *Pungitius sinensis*, *Syngnathus acusimilis*, *Cottus czerskii*, *Megalocottus platycephalus taeniopterus*, *Myoxocephalus stelleri*, *Lateolabrax japonicus*, *Mugil soiuy*, *Percottus glehni*, *Aboma lactipes*, *Acanthogobius flavimanus*, *Acentrogobius pflaumi*, *Chaenogobius cylindricus*, *Ch. heptacanthus*, *Ch. macrognathus*, *Ch. taranetzi*, *Ch. urotaenia*, *Luciogobius guttatus*, *Rhinogobius brunneus brunneus*, *Tridentiger brevispinus*, *T. bifasciatus*, *Platichthys stellatus*, *Pleuronectes pinnifasciatus*, *Sphaeroides rubripes*.

**18. Южносахалинский район:** *Lethenteron japonicum*, *L. kesseleri*, *L. reissneri*, *Acipenser medirostris*, *Carassius auratus gibelio* (аккл.), *Cyprinus carpio haematopterus* (аккл.), *Phoxinus perenurus sachalinensis*, *Tribolodon brandti*, *T. hakonensis*, *T. ezoe*, *Misgurnus anguillicaudatus* (аккл.), *Nemacheilus toni*, *Hypomesus japonicus*, *H. nipponensis*, *H. olidus*, *Mallotus villosus catervarius*, *Osmerus mordax dentex*, *Salangichthys microdon*, *Parahucho perryi*, *Oncorhynchus gorbusha*, *O. kisutch*, *O. keta*, *O. masu*, *Salvelinus curilus*, *S. leucomaenis*, *S. malma krascheninnikovi*, *Gasterosteus aculeatus*, *Pungitius pungitius*, *P. sinensis*, *P. tymensis*, *Cottus amblystomopsis*, *Megalocottus platicephalus taeniopterus*, *Myoxocephalus stelleri*, *Mugil soiuy*, *Aboma lactipes*, *Chaenogobius castaneus*, *Ch. macrognathus*, *Ch. taranetzi*, *Ch. urotaenia*, *Glossogobius olivaceus*, *Rhinogobius brunneus brunneus*, *Rhodonichthys laevis*, *Tridentiger brevispinus*, *Platichthys stellatus*, *Pleuronectes pinnifasciatus*.

**19. Курильский район** (только южные Курильские острова): *Entosphenus tridentatus* (?), *Lethenteron japonicum*, *L. reissneri*, *Tribolodon brandti*, *Hypomesus japonicus*, *H. nipponensis*, *H. olidus* (?), *Mallotus villosus catervarius*, *Osmerus mordax dentex*, *Oncorhynchus gorbusha*, *O. keta*, *O. nerka*, *Salvelinus curilus*, *S. leucomaenis*, *S. malma krascheninnikovi*, *Gasterosteus aculeatus*, *Pungitius pungitius*, *P. sinensis*, *Cottus amblystomopsis*, *Megalocottus platicephalus taeniopterus*, *Myoxocephalus stelleri*, *Aboma lactipes* (?), *Chaenogobius castaneus*, *Ch. mororanus*, *Ch. urotaenia*, *Luciogobius guttatus*, *Tridentiger brevispinus*, *Platichthys stellatus*, *Pleuronectes pinnifasciatus*.

Сведения о составе ихтиофауны речных бассейнов различных районов Дальнего Востока России взяты из следующих литературных источников: Таранец, 1936, 1937; Берг, 1948, 1949а, б; Андрияшев, 1954; Андрияшев, Чернова, 1994; Никольский, 1956; Куренков, 1965; Куренков, Остроумов, 1965; Вронский, 1967; Громов, 1970; Кириллов, 1972; Линдберг, 1972; Линдберг, Федоров, 1993; Гриценко, 1974; Гриценко, Костюнин, 1979; Самуйлов, Свирский, 1976; Ключанов, 1977; Андреев, Решетников, 1978, 1981; Пинчук, 1978, 1992; Неелов, 1979; Решетников, 1980; Алексеев, 1983; Васильева, Васильев, 1985; Никифоров и др., 1987, 1993; Чуриков, Карпенко, 1987; Никифоров, Гришин, 1989; Парпура, 1989; Парпура, Семенченко, 1989; Зюганов, 1991; Рогатных, Кузищин, 1992; Черешнев, 1996; Богуцкая, Насека, 1996.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Введение</b> .....	5
<b>Глава I. Таксономическая структура пресноводной ихтиофауны Дальнего Востока России</b> .....	9
<b>Глава II. Зоогеографическое районирование Дальнего Востока России и особенности распространения пресноводных рыб на его территории</b> .....	15
2.1. Северо-восточная часть Дальнего Востока России.....	26
2.2. Южная часть Дальнего Востока России.....	37
<b>Глава III. Палеонтологические находки пресноводных рыб на территории Дальнего Востока России и сопредельных областей</b> .....	49
<b>Глава IV. История формирования пресноводной ихтиофауны Дальнего Востока России</b> ....	54
4.1. Северо-восточная часть Дальнего Востока России.....	56
4.2. Южная часть Дальнего Востока России.....	64
4.3. Дисперсалистский и викариантный элементы в биогеографии пресноводных рыб Дальнего Востока России .....	74
<b>Заключение</b> .....	97
<b>Литература</b> .....	105
<b>Приложение 1. Таксономический состав ихтиофауны пресных вод Дальнего Востока России</b> .....	116
<b>Приложение 2. Распространение пресноводных рыб в различных зоогеографических районах Дальнего Востока России</b> .....	124