

**АРЕАЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ ВЕСНЯНОК
(PLECOPTERA) ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА**

В.А.Тесленко

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

Обобщены все имеющиеся и новые данные по фауне веснянок Дальнего Востока и представлен новый список, включающий 139 видов. Проведен ареалогический анализ фауны в соответствии с распространением видов в различных физико-географических регионах. Современное распространение видов в значительной степени сопряжено с широтным протяжением ДВР, разнообразием климатических условий и геологической историей континента.

**PATTERN DISTRIBUTIONS OF STONEFLIES (PLECOPTERA)
IN THE FAR EAST OF RUSSIA**

V.A. Teslenko

*Institute of Biology and Soil Sciences, Russian Academy of Sciences, Far East Branch,
100 let Vladivostoku, Avenue, Vladivostok, 690022, Russia. E-mail: teslenko@ibss.dvo.ru*

Compiling all previous and new records the most recent list of stonefly species from Russian Far East is provided. An analysis of stonefly pattern distributions is carried out. Stonefly distributions most depended on longitudinal stretching, variety of climatic conditions and geological history of the Russian Far East.

Планомерные исследования фауны веснянок Дальнего Востока России были начаты 1948 г. под руководством В.Я. Леванидова. Результаты многолетних исследований легли в основу аннотированных каталогов (Levanidova, Zhiltzova, 1979; Жильцова, Леванидова, 1984), последний из которых включал 128 видов, в том числе 3 таксона были обозначены лишь до рода. Дальнейшее изучение фауны веснянок региона позволили пополнить таксономический состав и расширить знания по распространению видов (Засыпкина и др., 1996; Потиха, Жильцова, 2001; Тесленко, 2002; Тиунова и др., 1997). В настоящее время в водотоках ДВ зарегистрировано 139 видов из 46 родов, принадлежащих 8 семействам (табл. 1). Число это, бесспорно, не исчерпывает всего разнообразия фауны отряда, до сих пор остаются недостаточно исследованными водотоки Северо-Востока, Приохотья, Верхнего и Среднего Амура (рис. 1). Сравнительно недавно в, казалось бы, хорошо изученном Приморском крае были найдены 1 новый для науки род, 3 новых рода для фауны России, описаны 14 новых для науки видов (Жильцова, 1988а,б; Жильцова, Тесленко, 1989; Потиха, Жильцова, 1986; 2003; Teslenko, Zhiltzova, 1997; Teslenko, Minakawa, 1999; Zhiltzova et al., 1993; Zhiltzova, Teslenko, 2001). Основу фауны веснянок составляют 4 семейства: Capniidae, Perlodidae, Nemouridae и Chloroperlidae. В семействах Perlidae и Leuctridae – 10 и 11 видов, но Perlidae представлено 8 родами. В Taeniopterygidae – 4 рода и в каждом по 1 виду, а Pteronarcyidae содержит 2 вида из одного рода (табл. 2).

Список видов веснянок Дальнего Востока России

Вид	Ареал	Вид	Ареал
<i>Pteronarcys reticulata</i> Burmeister, 1839	впа	<i>A. rostellata</i> (Klap., 1923)	впа
<i>P. sachalina</i> Klap., 1908	пах м-о	<i>Haploperla lepnevae</i> Zhiltz. et Zwick, 1971	впа
<i>Arcynopteryx compacta</i> McL., 1892	впа	<i>H. maritima</i> Zhiltz. et Levan., 1978	пах м
<i>A. amurensis</i> Zhiltz. et Levan., 1978	впа	<i>H. ussurica</i> Navas, 1934	пах м-о
<i>A. polaris</i> Klap., 1912	впа	<i>Suwallia asiatica</i> Zhiltz., 1978	пах м
<i>Diura bicaudata</i> (L., 1758)	цп	<i>S. decolorata</i> Zhiltz., 1977	впа
<i>D. knowltoni</i> (Frison, 1937)	амп	<i>S. kerzhneri</i> Zhiltz. et Zwick, 1971	впа
<i>D. majuscula</i> (Klap., 1912)	впа	<i>S. sachalina</i> Zhiltz., 1978	пах о
<i>D. nanseni</i> (Kempny, 1900)	цп	<i>S. talalajensis</i> Zhiltz., 1976	впа
<i>Levanidovia mirabilis</i> Tesl. et Zhiltz., 1989	эюдв	<i>S. teleckojensis</i> (Samal, 1939)	впа
<i>Megarcys magnilobus</i> Zhiltz., 1988	пах м	<i>Sweltsa colorata</i> Zhiltz., 1978	пах м
<i>M. ochracea</i> Klap., 1912	впа	<i>S. illiesi</i> Zhiltz., 1977	пах м
<i>M. pseudochracea</i> Zhiltz., 1977	пах м	<i>S. insularis</i> Zhiltz., 1978	пах о
<i>Pictetiella asiatica</i> Zwick et Levan., 1971	впа	<i>S. lepnevae</i> Zhiltz., 1977	пах м
<i>P. zwicki</i> Zhiltz., 1976	зб	<i>Triznaka diversa</i> (Frison, 1935)	амп
<i>Skwala pusilla</i> (Klap., 1912)	впа	<i>T. longidentata</i> Rauser, 1968	впа
<i>Stavsolus manchuricus</i> Tesl., 1999	пах м	<i>Mesytsia makarchenkoi</i> Tesl. et Zhiltz., 1992	эюдв
<i>S. ainu</i> Tesl., 1999	пах о	<i>Taeniopteryx nebulosa</i> (L., 1758)	тпа
<i>Isoperla altaica</i> Samal, 1939	впа	<i>Taenionema japonicum</i> (Okamoto, 1922)	впа
<i>I. asiatica</i> Rauser, 1968	впа	<i>Strophopteryx rickeri</i> Zhiltz., 1976	эюдв
<i>I. eximia</i> Zap.-Dulk., 1975	впа	<i>Amphinemura borealis</i> Morton, 1894	тпа
<i>I. flavescens</i> Zhiltz., 1986	пах м	<i>A. coreana</i> Zwick, 1973	пах м
<i>I. kozlovi</i> Zhiltz., 1972	впа	<i>A. decemseta</i> Okamoto, 1922	пах о
<i>I. lunigera</i> (Klap., 1923)	впа	<i>A. dentifera</i> Zhiltz., 1979	пах о
<i>I. maculata</i> Zhiltz., 1977	пах м	<i>A. flavostigma</i> Okamoto, 1922	пах о
<i>I. obscura</i> (Zet., 1840)	тпа	<i>A. standfussi</i> Ris, 1902	тпа
<i>I. ornata</i> Zhiltz., 1988	пах м	<i>A. steinmanni</i> Zwick, 1973	пах м
<i>I. pseudornata</i> Zhiltz., 1988	пах м	<i>A. verrucosa</i> Zwick, 1973	пах м
<i>Kaszabia nigricauda</i> (Navas, 1968)	впа	<i>Nemoura arctica</i> Esben-Petersen, 1910	цп
<i>Kogotus tiunovi</i> Tesl., Zhiltz. et Zwick, 1993	пах м	<i>N. cinerea</i> (Retzius, 1783)	тпа
<i>Acroneuria unimaculata</i> Zhiltz., 1979	эюдв	<i>N. despinosa</i> Zhiltz., 1977	пах м
<i>Agnentina brevipennis</i> (Navas, 1912)	впа	<i>N. geei</i> Wu, 1929	пах м-о
<i>A. extrema</i> (Navas, 1912)	впа	<i>N. fulva</i> (Samal, 1921)	пах м-о
<i>Claassenia brachyptera</i> Brink, 1949	впа	<i>N. jezoensis</i> (Okamoto, 1922)	пах о
<i>Gibosia okamotoi</i> Zhiltzova, 1979	пах о	<i>N. kuwayamai</i> Kawai, 1966	пах о
<i>Kamimuria exilis</i> (McL., 1872)	впа	<i>N. longicercia</i> (Okamoto, 1922)	пах о
<i>K. tibialis</i> Pictet, 1841	пах о	<i>N. manchuriana</i> Ueno, 1941	пах м
<i>Neoperla ussurica</i> Sivec et Zhiltz., 1996	пах м	<i>N. matsumura</i> Claassen, 1911	пах о
<i>Oyamia nigribasis</i> Banks, 1920	пах м-о	<i>N. nigrodentata</i> Zhiltz., 1980	пах м
<i>Paragnetina flavotincta</i> (McL., 1872)	впа	<i>N. parafulvae</i> Zhiltz., 1981	пах о
<i>Utaperla orientalis</i> Nels., et Hans., 1969	пах м-о	<i>N. papilla</i> Okamoto, 1922	пах м-о
<i>Alloperla deminuta</i> Zap.-Dulk., 1970	впа	<i>N. sachalinensis</i> Matsumura, 1911	пах о
<i>A. mediata</i> (Navas, 1925)	впа	<i>N. transversospinosa</i> Zhiltz., 1979	пах о
<i>A. joosti</i> Zwick, 1972	впа	<i>N. uenoi</i> Kawai, 1954	пах о
<i>A. kurentzovi</i> Zhiltz. et Zap.-Dulk., 1977	пах м	<i>N. ussurica</i> Zhiltz., 1997	пах м
<i>A. kurilensis</i> Zhiltz., 1978	пах о	<i>Protonemura curvata</i> Zhiltz., 1981	пах о
<i>A. sapporensis</i> (Okamoto, 1912)	пах о	<i>P. ermolenkoi</i> Zhiltz., 1981	пах м-о

Окончание табл. 1

Вид	Ареал	Вид	Ареал
<i>Podmosta weberi</i> Ricker, 1952	амб	<i>I. orientalis</i> Zhiltz., 1975	впа
<i>Zapada quadribranchiata</i> Zhiltz., 1977	впа	<i>Mesocapnia variabilis</i> Klap., 1920	цп
<i>Capnia ahngerii</i> Koponen, 1949	впа	<i>M. gorodkovi</i> Zhiltz. et Baumann, 1976	зб
<i>C. aligera</i> Zap.-Dulk., 1975	впа	<i>Paracapnia khorensis</i> Zhiltz., 1972	пах м
<i>C. bargusinica</i> Zap.-Dulk., 1975	впа	<i>P. sikhotensis</i> Zhiltz., 1978	пах м
<i>C. iturupiensis</i> Zhiltz., 1980	пах о	<i>P. recta</i> Zhiltz., 1984	пах м
<i>C. kolymensis</i> Zhiltz., 1979	эсв	<i>P. leisteri</i> Zhiltz. et Potikha, 2003	пах м
<i>C. kurnakovi</i> Zhiltz., 1978	эсв	<i>Paracapnia</i> sp. nov. Teslenko	пах м
<i>C. levanidovae</i> Kawai, 1969	эсв	<i>Takagrishopteryx nigra</i> Okamoto, 1922	пах о
<i>C. lepnevae</i> Zap.-Dulk., 1960	впа	<i>T. immamurai</i> Kohno, 1954	пах о
<i>C. nearctica</i> Banks, 1918	амб	<i>T. zhuikovae</i> Zhiltz., 1980	пах о
<i>C. nigra</i> (Pictet, 1833)	тпа	<i>Leuctra fusca</i> (L., 1758)	тпа
<i>C. potikha</i> Zhiltz., 1996	впа	<i>Paraleuctra cercia</i> (Okamoto, 1922)	впа
<i>C. pygmaea</i> (Zetterstedt, 1840)	тпа	<i>P. gracilis</i> Kawai, 1967	пах о
<i>C. rara</i> Zap.-Dulk., 1970	впа	<i>P. zapekinae</i> Zhiltz., 1974	впа
<i>C. sidimiensis</i> Zhiltz., 1979	эюдв	<i>Perlomyia kiritshenkoi</i> Zhiltz., 1974	пах м
<i>C. tshucotica</i> Zhiltz. et Levan., 1978	зб	<i>P. levanidovae</i> Zhiltz., 1975	пах м
<i>Capniella nodosa</i> Klap., 1920	впа	<i>P. mahunkai</i> Zwick, 1973	пах м
<i>C. gilarovi</i> Zhiltz., 1988	пах м	<i>P. martynovi</i> Zhiltz., 1975	пах м
<i>Eucapnopsis brevicauda</i> (Claassen, 1924)	амп	<i>P. secunda</i> (Zap.-Dulk., 1955)	впа
<i>Isocapnia arcuata</i> Zhiltz., 1975	впа	<i>P. smithae</i> (Nelson et Hanson, 1973)	пах м
<i>I. guentheri</i> (Joost, 1970)	впа	<i>Rhopalopsale insularis</i> Zhiltz., 1975	пах о
<i>I. kudia</i> Ricker, 1959	впа	Всего: 139	

При характеристике распространения видов использованы общепринятые наименования типов ареалов (Жильцова, Леванидова, 1984). Ареалогический анализ фауны проведен в рамках существующих территориальных единиц, различающихся по генезису и ландшафтной структуре и в значительной мере зависящих от широтной зональности, долготной климатической дифференциации, поясности, а также от азональных геологических и геоморфологических особенностей. В соответствии с физико-географическим районированием (Пармузин, 1968; Кривоулицкий, 1968; Ивашиников, 1999), территория Дальнего Востока подразделяется на 20 провинций (рис. 2), в которых проведена инвентаризация фауны веснянок на основе имеющихся и новых данных. Определение сходства фауны между бассейнами рек различных физико-географических районов ДВР произведено с помощью кластерного анализа, выполненного по программе NTSYS (версия 1.70). В качестве меры сходства использован коэффициент Сьеренсена.

Локальные фаунистические комплексы веснянок образуют 5 кластеров (рис. 3). Первый кластер объединяет фауну веснянок водотоков Буреинской, Нижнеамурской, Джугджурской, Магаданской горных областей и относительно обособленную фауну Верхнезейско-Удской области. Во второй кластер входят фаунистические комплексы Северо-восточного региона: Камчатский, Корякский, Анадырско-Пенжинский, Чукотский и Пришелеховский. Внутри второго кластера отмечен самый высокий уровень сходства Корякской и Анадырско-Пенжинской горных областей. Фауна Ниж-

Таблица 2

**Таксономическая структура
фауны веснянок (Plecoptera)
Дальнего Востока России**

Семейство	Роды	Виды
Pteronarcyidae	1	2
Perlodidae	10	28
Perlidae	8	10
Chloroperlidae	7	23
Taeniopterygidae	4	4
Nemouridae	5	28
Capniidae	7	33
Leuctridae	4	11
Всего:	46	139

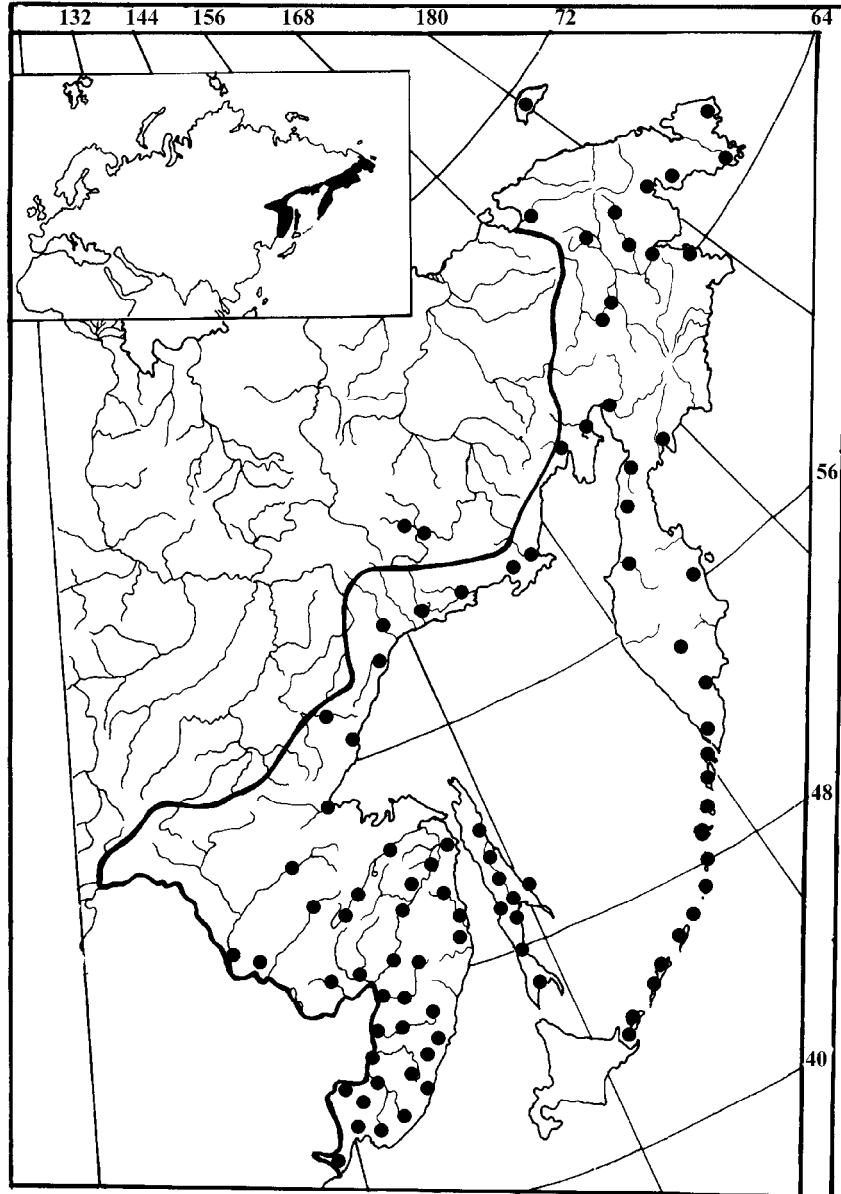


Рис. 1. Места сбора материала, использованного для характеристики видового состава фауны веснянок

него Амура и Северо-Востока России (СВР) объединятся на уровне сходства около 50%. Водотоки Восточно-Маньчжурских гор, хребта Сихотэ-Алинь, Приханкайской низменности, Среднего Амура и Амуро-Зейской области сгруппированы в третий кластер, который отражает уровень меры сходства фауны юга Дальнего Востока (ЮДВ), включая относительно обособленную фауну веснянок верховьев Амура (48%). Сходство фауны севера и ЮДВ составляет 37%. Наивысшая степень обособленности характерна для островной фауны веснянок. Так, четвертый кластер объединяет фауну веснянок Курильского архипелага и о-ва Сахалин с внутренним коэффициентом сходства более 60%, а пятый – консолидирует фауну самого северного о-ва Врангеля и Амгуэмо-Анадырской горной области. Четвертый и пятый кластеры отличаются самым низким значением коэффициента межгруппового сходства, 35 и 20% соответственно.

С продвижением от юга к северу отмечено резкое обеднение фауны: с ЮДВ известно 108 видов, с Нижнего Амура – 62, с СВР – 37, а в зоне арктических пустынь – лишь 9. Число семейств убывает от 8 на ЮДВ до 3-4 на о-ве Врангеля и Чукотском полуострове соответственно. Обеднение таксономического разнообразия веснянок в первую очередь объясняется крайне суровыми климатическими условиями водотоков северо-восточных районов ДВР вследствие их субарктического положения и почти сплошного распространения многолетней мерзлоты. Кроме экстремальных климатических условий, немаловажным обстоятельством является и палеогеографическое прошлое Северо-Востока Азии. Колебания уровня мирового океана, активная вулканическая деятельность и развитие мощных ледниковых щитов нескольких плейстоценовых оледенений приводили к уничтожению речных экосистем и их обитателей и сокращали их потенциальное расселение. Возможность расселения могла появиться с окончанием последнего оледенения и деградацией ледников во время климатического оптимума голоцена (Черешнев, 1988). В голоцене после окончательного разъединения Азии и Америки происходила экспансия некоторых ангарских видов на Северо-Восток. Большое значение в расселении и сохранении пресноводной фауны имели речные рефугиумы, существовавшие в свободных от ледников Амгуэмской, Анадырской, Пенжинской, Тауйской и Камчатской депрессиях (Черешнев, 1988). Следует признать, что их влияние на расселение фауны было ограниченным. В бассейне р. Юкон, крупнейшем рефугиуме пресноводной фауны на Аляске, рецентная фауна веснянок представлена 71 видом из 33 родов и 8 семейств (Stewart, Ricker, 1997), а списки веснянок всего ДСВ по имеющимся данным включают лишь 37 видов.

Все 37 видов веснянок, зарегистрированных на СВР, относятся к бореальному ангарскому комплексу, в который входят следующие типы ареалов (табл. 3).

Самой представительной на СВР является группа видов с восточно-палеарктическим типом ареала. Становление восточно-палеарктических видов связано с Ангаридой, располагавшейся в третичное время на месте Северо-Восточной Азии, Северо-Западной Америки и Берингова пролива. Транспалеарктические виды неизвестного происхождения в фауне СВР занимают 11 %. Они отличаются широким экологическим диапазоном, обуславливающим обширные ареалы от Европы, Кавказа, Сибири, Монголии на ДВР до Японии. Наиболее специфичным для Северо-Востока России следует считать берингий-

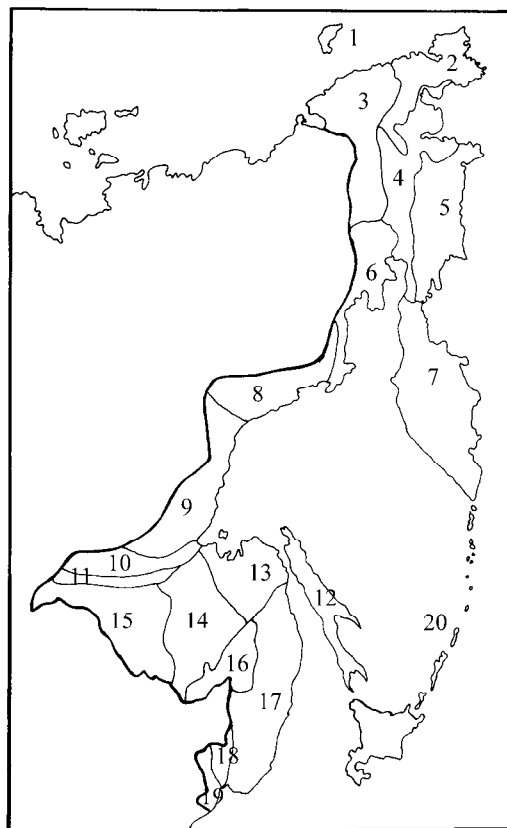


Рис. 2. Физико-географическое районирование Дальнего Востока России (по Пармузину Ю.П., 1968; Криволюцкому А.И., 1968).

1 – зона арктических пустынь о-ва Врангеля, 2 – Чукотская горная область, 3 – Амгуэмо-Анадырская, 4 – Анадырско-Пенжинская, 5 – Корякская, 6 – Пришелюховская, 7 – Камчатская, 8 – Магаданская, 9 – Джугджурская, 10 – Верхнезейско-Удская, 11 – Тукуринграджагдинская, 12 – Сахалинская, 13 – Нижнеамурская, 14 – Бурейнская, 15 – Амуро-Зейская, 16 – Среднеамурская, 17 – Сихотэ-Алинская, 18 – Приханкайская, 19 – Восточно-Маньчжурских гор, 20 – Курильская

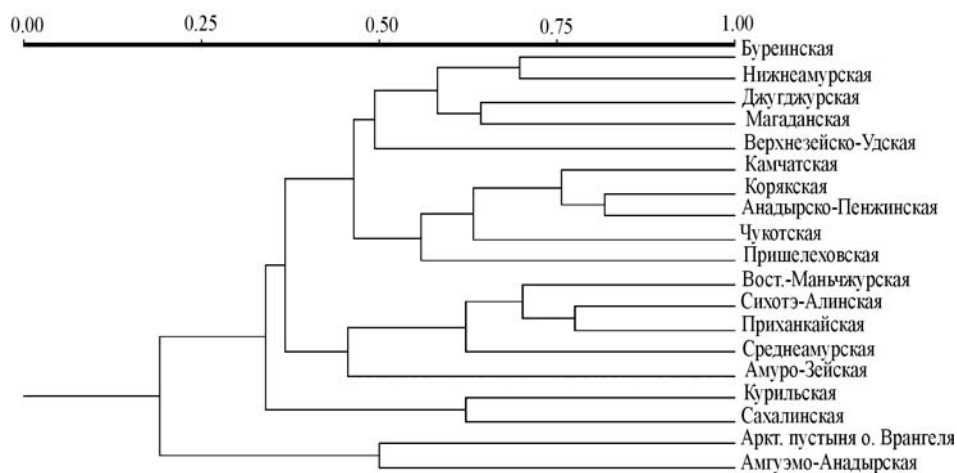


Рис. 3. Дендрограмма фаунистического сходства фауны веснянок (Plecoptera) физико-географических регионов Дальнего Востока России (метод UPGMA, коэффициент Сьеренсена)

ский элемент фауны, к которому относятся веснянки с амфиберингийскими, амфипацифическими и западно-берингийскими ареалами. Основная роль в формировании этих видов принадлежит древней берингийской суши, некогда являвшейся восточным сектором древней Ангариды. Для них Берингия выступала в качестве фауногенетического центра, в настоящее время все они обитают на ограниченном пространстве притихоокеанских побережий по обе стороны Берингийского пролива. Пять циркумполярных видов (*Nemora arctica*, *Arcynopteryx compacta*, *Diura bicaudata*, *D. nanseni*, *Mesocapnia variabilis*) составляют 14% от общего числа фауны веснянок СВ. Они ангарского происхождения и процветают в тундровых водотоках и водоемах Субарктики и Голарктики (до 40° с.ш.). В связи с этим следует отметить большое значение Берингии не только как фауногенетического центра, но и как территории, через которую длительное время осуществлялись миграции пресноводной фауны между Неарктикой и Палерктикой. Количество видов автохтонного происхождения, относящихся к эндемикам, невелико: *Capnia kurnakovi* известен из бассейна р. Великая; *Capnia levaniidovae* – эндемик Камчатки.

На Нижнем Амуре и в водотоках Буреинской, Джугджурской, Магаданской и Верхнезейско-Удской географических провинций преобладает бореальная фауна, как и в северо-восточном регионе (табл. 4). Наряду с бореальными отмечено присутствие видов южного комплекса, который представлен умереннотеплолюбивыми видами ориентальной третичной фауны с палеархеарктическим типом ареалов. Палеархеарктические виды сосредоточены в основном в водотоках Нижнего Амура, количество их относительно невелико – 13 %.

Таблица 3

Состав фауны веснянок Северо-Востока России

Тип ареала	Количество видов	% от общего количества видов
Восточно-палеарктический	20	54
Транспалеарктический	4	11
Западно-берингийский	3	8
Эндемик СВ	2	5
Циркумполярный	5	14
Амфипацифический	1	3
Амфиберингийский	2	5
Всего:	37	

Некоторые из них (*Isoperla maculata* и *Perlomyia martynovi*) были найдены и в горных реках Магаданской области, где, по-видимому, проходит самая северная граница их распространения.

Фауна веснянок в водотоках Амуро-Зейской, Среднеамурской, Приханкайской, Сихотэ-Алинской и Восточно-Маньчжурской горных областей отличается гетерогенностью и самым высоким таксономическим разнообразием. 108 зарегистрированных видов фактически отражают видовое богатство фауны веснянок материковой

части ЮДВ (табл. 5). Фауна веснянок юга в отличие от северо-востока России имеет ярко выраженный переходный характер и характеризуется более древним обликом и длительным обособленным развитием. Из-за отсутствия покровных оледенений здесь в наибольшей степени сохранилась ранее широко распространенная теплолюбивая и умеренно теплолюбивая третичная фауна Сино-Индийской области. Более того, корни этой фауны на уровне семейств и родов прослеживаются в Северной Америке: семейство Pteronarcyidae и подсемейства Alloperlinae, Acroneurini, Paraperlinae имеют амфиберингийское распространение. Распространение родов *Paragnetina*, *Neoperla* и *Haploperla* ограничено территорией, расположенной к югу от бывшего Берингийского моста, и, по-видимому, связано с неморальными смешанными третичными лесами, которые еще существуют как реликтовый элемент флоры на юге Дальнего Востока России и в Северной Америке (Леванидова, 1982). Это обстоятельство предполагает миоценовое расселение этих родов (Stewart, Stark, 1988). Поскольку в Сино-Индийской области отмечено самое высокое разнообразие видов родов *Paragnetina* и *Neoperla*, есть основания предполагать о их расселении с запада на восток.

Теплолюбивая фауна ориентального происхождения с палеархеоарктическими типами ареалов составляет немногим более одной трети (36%) зарегистрированных на ЮДВ видов, включая эндемиков (*Levanidovia mirabilis*, *Acroneuria unimaculata*, *Mesyatsia makarchenkoi*, *Strophopteryx rickeri*, *Capnia sidimiensis*) (табл. 5). Бореальный комплекс лишь незначительно преобладает (58%) над южным палеархеоарктическим.

В островной фауне веснянок виды с южным палеархеоарктическим типом ареала усиливают свое значение, составляя более 48% от общего количества (табл. 6). Бореальная группа по-прежнему незначительно преобладает над палеархеоарктической за счет видов с широко распространенными восточно-палеарктическими, транспалеарктическими, берингийскими и циркумполярными ареалами. В кластере показана значительная степень обособленности фауны веснянок о-ва Сахалин и Курильских островов, коэффициент межгруппового сходства составлял немногим более 35% (см. рис. 3). Низкое сходство островной и материковой фауны веснянок обусловлено большим количеством видов автохтонного происхождения, обитающих исключительно на островах. Ареалы палеархеоарктических материково-островных видов охватывают северо-восточный Китай, п-ов Корею, юг Приморья и Сахалина, южные Курильские острова и Японию, что указывает на первоначальное генетическое единство континентальной и островной фа-

Таблица 4

Состав фауны веснянок Нижнего Амура*

Тип ареала	Количество видов	% от общего количества видов
Восточно-палеарктический	35	56
Транспалеарктический	6	10
Западно-берингийский	2	3
Эндемик Колымы	2	3
Циркумполярный	5	8
Амфиацифический	3	5
Амфиберингийский	1	2
Палеархеоарктический материково-островной	4	6.5
Палеархеоарктический материковый	4	6.5
Всего:	62	

* Помимо Нижнего Амура здесь с учетом кластерного анализа обсуждается состав фауны веснянок Буреинской, Джугджурской, Магаданской и Верхнезейско-Удской географических провинций

Таблица 5

Состав фауны веснянок юга Дальнего Востока России

Тип ареала	Количество видов	% от общего количества видов
Восточно-палеарктический	46	43
Транспалеарктический	8	7
Западно-берингийский	1	1
Эндемик ЮДВ	5	5
Циркумполярный	4	4
Амфиацифический	2	2
Амфиберингийский	1	1
Палеархеоарктический материково-островной	7	6
Палеархеоарктический материковый	34	31
Всего:	108	

Таблица 6

Состав фауны веснянок о-в Сахалин
и Курильских островов

Тип ареала	Количество видов	% от общего количества видов
Восточно-палеарктический	23	38
Транспалеарктический	3	5
Западно-берингийский	1	1,7
Эндемик СВР	1	1,7
Циркумпольный	1	1,7
Амфиокеанский	1	1,7
Амфиберингийский	1	1,7
Палеарктический материково-островной	7	11,7
Палеарктический островной (эндемики)	22	36,7
Всего:	60	

ун. Очевидно, становление материково-островных видов было завершено до открытия Цусимского, Сангарского проливов и пролива Лаперуза не позже конца плейстоцена (Oshima, 1991). Вторая, наиболее специфичная группа палеарктического комплекса – островные виды автохтонного происхождения, которые принято считать островными эндемиками (Zhiltzova, 1997). Эндемичные виды веснянок являются своеобразным показателем оригинальности фауны и, как отмечалось выше, характерны не только для островных физико-географических провинций Дальневосточного региона. Так, *Capnia kurnakovi* и *Capnia kolymensis*, *C. levanidovae* – эндемики Северо-Востока России; *Levanidovia mirabilis*, *Capnia sidimienensis*, *Acroneuria unimaculata*, *Mesyatsia makarchenkoi*, *Strophopteryx rickeri* найдены в водотоках Восточно-Маньчжурских гор. Но самое большое количество эндемичных видов (37%) обитает на юге Сахалина и южных островах Курильского архипелага. Островные виды различаются между собой по широте внутриостровных ареалов, которые отражают определенный этап геологического развития территории (Криволицкая, 1973). Обособлена группа сахалино-курило-японских эндемиков (*Takagrion nigrum*, *Amphinemura dentifera*, *Nemoura parafulva*, *N. transversospinosa*, *N. uenoi*), которая по возрасту старше сахалино-курило-хоккайдских видов (*Stavsolus ainu*, *Gibosia okamotoi*, *Sweltsa insularis*, *Phopalopsola insularis*, *Paraleuctra gracilis*, *Takagrion immaturum*, *Nemoura kuwayamai*, *N. sachalinensis*) (Тесленко, 2002). Становление их ареалов происходило на некогда единой территории Хоккайдо, южных Курил и южного Сахалина после отделения о-ва Хоккайдо от Хонсю до распада на отдельные острова. Вероятно, курило-японские виды *Kamimuria tibialis*, *Alloperla kurilensis*, *Amphinemura decemseta*, *A. flavostigma* и *Protonemura curvata* имеют сходный возраст. Они отсутствуют на Сахалине, но распространены на Японских островах, и лишь северная граница их ареалов заходит на Кунашир, реже на Шикотан и Итуруп. Самыми молодыми эндемиками, по-видимому, являются *Takagrion zhuikovae* и *Capnia iturupensis* с островов Кунашир и Итуруп, поскольку окончательное формирование этих островов произошло сравнительно недавно, после отделения от о-ва Хоккайдо в голоцене (7,5 тыс. лет назад) (Велижанин, 1976).

Развитию эндемизма на островах ЮДВ способствовало особое географическое положение, открытое для инвазии ориентальных таксонов. Островная изоляция, вулканическая активность и в связи с этим многообразие локальных микроклиматических условий, а также отсутствие покровных оледенений явились определяющими факторами видообразования и формирования их ареалов.

Таким образом, формирование ареалов тесно связано с геологической историей континента, а современное распространение в значительной степени сопряжено с широтным протяжением ДВР и разнообразием климатических условий – от арктических пустынь на севере до субтропиков Приморья на юге.

Литература

- Велижанин А.Г. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // Докл. Акад. наук СССР. 1976. Т. 231, № 1. С. 205–207.
Жильцова Л.А., Леванидова И.М. Аннотированный каталог веснянок (Plecoptera) советского Дальнего Востока // Биология пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 18–45.

- Жильцова Л.А. Новые виды веснянок (Plecoptera, Perlodidae) с Дальнего Востока // Фауна, систематика и биология пресноводных организмов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988а. С. 7–11.
- Жильцова Л.А. Новый вид веснянок рода *Capniella* Klapalek (Plecoptera, Capniidae) из Приморского края // Систематика насекомых и клещей. Л.: Наука, 1988б. С. 9–12.
- Жильцова Л.А. Тесленко В.А. Описание *Levanodovia mirabilis* gen. et sp. n. и определительная таблица личинок родов Perlodinae (Plecoptera, Perlodidae) Дальнего Востока // Систематика и экология речных организмов. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 5–14.
- Жильцова Л.А. Новые данные по фауне веснянок (Plecoptera) Сахалина II // Энтомол. обзор. 1999. Т. 78. С. 316–323.
- Засыпкина И.А., Рябухин А.С., Макарченко Е.А., Макарченко М.А. Обзор амфибиотических насекомых Северо-Востока Азии. Препр. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1996. 116 с.
- Ивашинников Ю.К. Физическая география Дальнего Востока России. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 1999. 324 с.
- Криволицкая Г.О. Энтомофауна Курильских островов. Л.: Наука, 1973. 313 с.
- Криволицкий А.И. Амуро-Приморская страна // Физико-географическое районирование СССР. М., 1968. С. 503–541.
- Леванидова И.М. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Л.: Наука, 1982. 215 с.
- Пармузин Ю.П. Дальний Северо-Восток // Физико-географическое районирование СССР. М., 1968. С. 481–502.
- Потиха Е.В., Жильцова Л.А. Новые данные по фауне веснянок (Plecoptera) Сихотэ-Алинского биосферного государственного заповедника // Донные организмы пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 48–56.
- Потиха Е.В., Жильцова Л.А. Фауна веснянок (Plecoptera) Сихотэ-Алинского государственного заповедника // Фауна, проблемы экологии, этологии и физиологии амфибиотических и водных насекомых реки Бикин // Экосистемы бассейна реки Бикин. Человек, среда, управление. Владивосток: ДВО РАН, 2001. С. 50–54.
- Потиха Е.В., Жильцова Л.А. Новые данные по фауне веснянок Центрального Сихотэ-Алия // Зоол. журн. 2003. – В печати.
- Тесленко В.А. Амфибиотические насекомые // Растительный и животный мир Курильских островов. Материалы Международ. курильского проекта. Владивосток, 2002. С. 109–117.
- Тиунова Т.М., Тесленко В.А., Арефина Т.И. Фаунистические списки основных групп амфибиотических насекомых реки Бикин // Экосистемы бассейна реки Бикин. Человек, среда, управление. Владивосток: ДВО РАН, 1997. С. 106–112.
- Черешнев И.А. Биогеография фауны пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1988. 131 с.
- Levanidova I.M., Zhiltzova L.A. An annotated list of the Stoneflies (Plecoptera) of the Soviet Far East // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 1979. V. 64, N. 64. P. 551–576.
- Oshima K. Late Quaternary sea level changes of the Japanese Islands // J. of Geography. 1991. V.100. P. 967–975. (In Japanese).
- Ricker W.E. Distribution of Canadian stoneflies. Gewasss. Abwass. 1964. V. 34/35. P. 50–71.
- Stewart K.W., Stark B. P. Nymphs of North American Stonefly Genera (Plecoptera). Thomas Say Foundation. 1988. V. 12. 460 p.
- Stewart K.W., Ricker W. E. Stoneflies (Plecoptera) of the Yukon // Insects of Yukon. Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods). Ottawa, 1997. P. 201–222.
- Teslenko V.A., Zhiltzova L.A. A new species of the genus *Mesyatsia* Ricker from the South Primorye (the Soviet Far East) // Aquatic Insects. 1992. V. 14, N. 1. P. 57–63.
- Teslenko V.A., Zhiltzova L.A. New and little known species of stoneflies (Plecoptera: Nemouridae and Perlodidae) from Russian Far East // Aquatic Insects. 1997. V. 19, N. 1. P. 23–35.
- Teslenko V.A., Minakawa N. Two new species of the Genus *Stavsolus* Ricker from the Asian Far East // Aquatic Insects. 1999. V. 10, N. 2. P. 19–32.
- Zhiltzova L.A., Teslenko V.A., Zwick P. A new species of genus *Kogotus* Ricker from Southern Primorye (the Russian Far East) (Plecoptera: Perlodidae) // Aquatic Insects. 1993. V. 15, N. 3. P. 177–184.
- Zhiltzova L.A. Zoogeographical features of the Euholognatha fauna (Plecoptera) of Russian adjacent territories (within limits of the former USSR) // Ephemeroptera & Plecoptera. Biol.-Ecol.-System. / Eds P. Landolt, M. Sartori. Fribourg, Switzerland, 1997. P. 186–199.
- Zhiltzova L.A., Teslenko V.A. *Zapada* Ricker, a new genus of the Nemourinae (Nemouridae: Plecoptera) for Asia // Russian Entomol. 2001. V. 11 (2) P. 2–7.