

**ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПРЕСНОВОДНОЙ
МАЛАКОФАУНЫ НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ И ЕГО
БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ**

Л.А. Прозорова

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

В 2001 г. исполняется полтора века со времени опубликования первых крупных работ по моллюскам пресных вод Сибири и Дальнего Востока России (Middendorff, 1850, 1851). Результаты этих и последующих исследований дальневосточной малакофауны в обобщающей форме вначале были представлены в определителе моллюсков бывшего СССР (Жадин, 1952), а затем в сводках по крупным двусторкам региона (Затравкин, Богатов, 1987), дальневосточным брюхоногим (Богатов, Затравкин, 1990) и частично мелким двусторчатым моллюскам России (Корнюшин, 1996). Несмотря на то что после выхода в свет трех последних работ прошло менее 15 лет, ситуация со степенью изученности пресноводной малакофауны Дальнего Востока кардинально изменилась. Малакологические исследования в последние годы заметно активизировались не только за счет расширения круга объектов, но и углубления их изучения, поиска новых таксономически значимых признаков в строении мягкого тела взрослых и эмбриональных раковин. Сведения, полученные по фауне, морфологии, анатомии и репродуктивной биологии моллюсков, послужили основой для проведения таксономической ревизии ряда родов и семейств, следствием чего явилось выделение значительного числа новых для науки видов и надвидовых категорий вплоть до семейства.

Полевые исследования в малоизученных материковых и особенно островных районах Дальнего Востока наряду с таксонами, новыми для науки, дали немалое число видов и родов, обнаруженных впервые на Дальнем Востоке или в его отдельных бассейнах. Значительно изменились наши представления о малакофауне амуро-приморских бассейнов (Прозорова, 1991; 2000a; Prozorova, 1997), Курильского архипелага (Прозорова, 2000b; Прозорова и др., 2000; Prozorova, 1996) и Крайнего Северо-Востока (Prozorova, 1998a). Интересные и порой неожиданные малакофаунистические находки зарегистрированы в северном и центральном Приохотье (Богатов, 2000; Мартынов, Чернышев, 1992), на Сахалине и Япономорском побережье (оригинальные данные). В результате этого удалось значительно пополнить сведения по общему составу малакофауны и распространению таксонов разного ранга. Более чем на 40 % изменился список пресноводных брюхоногих моллюсков, который теперь насчитывает вместо 125 (Богатов, Затравкин, 1990) уже 180 видов. Наиболее существенно (с 13 до 28 видов рода *Cincinna*) пополнены сведения по разнообразию сем. Valvatidae (Прозорова, Старбога-

тов, 1998б, 1999; оригинальные данные). Подробное изучение дальневосточных Planorbidae прибавило к составу рода *Anisus* 16 видов (Прозорова, Старобогатов, 1998в; Prozorova, Starobogatov, 1997; оригинальные данные). Публиковались также новые сведения по таксономии и распространению в пределах региона видов семейств Acroloxidae (Прозорова, 1996а; Прозорова, Старобогатов, 1998а), Bulinidae (Старобогатов, Прозорова, 1990; Prozorova, 1998а), Bithyniidae (Прозорова, Старобогатов, 1991), Lymnaeidae (Прозорова, 1991; Prozorova, 1998а) и др. Кроме 55 новых видов брюхоногих для региональной фауны отмечены четыре новых рода и два подрода этой группы.

Двустворчатые пресноводные моллюски Дальнего Востока также активно изучались на протяжении последних 10 лет. Таксономической ревизии подверглись перловицы родов *Nodularia* и *Middendorffinaia* (Богатов, Старобогатов, 1992; Богатов, 2000), амурские и приморские беззубки *Sinanodonta*, *Amuranodonta*, *Buldowskia*, *Arsenievinaia* (Богатов, Старобогатов, 1996а, б), курило-хоккайдские беззубки *Kunashiria* (Bogatov et al., 1999), северо-восточные беззубки *Beringiana* (Саенко, Богатов, 1998; Богатов, Старобогатов, 2001), дальневосточные жемчужницы (Богатов, Затравкин, 1988; оригинальные данные). Установлено, что крупные двустворки представлены на Дальнем Востоке уже не 56 (Затравкин, Богатов, 1987), а 78 видами (лич. сооб. В.В. Богатова; оригинальные данные). Кроме новых видов в пределах этой группы выявлены один новый для науки род и два подрода.

Мелкие двустворки – также весьма разнообразная, но вследствие малого числа удобных в использовании таксономических признаков наименее изученная группа моллюсков. В монографии А.В. Корнюшина (1996) для Дальнего Востока приводится 75 видов надсемейства Pisidioidea, но, по нашим последним подсчетам, их не менее 100, в том числе около 20 видов, диагнозы которых еще не опубликованы (Прозорова, 1995, 1996б; Прозорова и др., 1996; Prozorova, 1996, 1998b, оригинальные данные).

Общезвестно, что биогеографические построения как итог изучения фауны и таксономии являются удобным способом обобщения и представления результатов. При этом соблюдение ряда принципов и, по возможности, учет данных по другим группам животных позволяют проделать это наиболее адекватно. Так, необходимо отличать экологическое районирование от биотагенетического (используемого здесь), имеющего дело со списками видов и учитывающего главным образом наличие либо отсутствие таксонов, а не их обилие (Старобогатов, 1982). Поскольку по любым произвольно выбранным районам можно представить различающиеся списки, более корректные биогеографические результаты получаются при анализе ареалов, точнее соотношения их фактических и потенциальных границ (Старобогатов, 1970, 1982). Причиной несовпадения этих двух типов ареалов являются барьеры распространения фауны, по которым проходят границы биогеографических выделов.

Еще Л.С. Бергом (1933) отмечено, что биогеография континентальных водоемов имеет свои закономерности и является отдельной ветвью этой науки, поскольку в качестве барьеров распространения пресноводных животных обычно выступают водоразделы и морские бассейны. Наличие общих барьеров является основанием для комплексного использования в биогеографическом анализе разных представителей пресноводной биоты и объясняет сходство схем районирования, построенных специалистами по отдельным таксономическим группам, например, последних вариантов деления по моллюскам (Kruglov, Starobogatov, 1993) и рыбам (Черешнев, 1996, 1998) северной половины Дальнего Востока. Расхождения этих схем в основном касаются терминологии, поскольку в малакологии минимальный выдел принято называть провинцией, а в ихтиологии, как и в морской биогеографии, – районом. Термин «провинция», на наш взгляд, предпочтительнее вследствие многозначности слова район. К примеру, в пределах многих биогеографических провинций могут быть выделены экологически различающиеся районы.

Следует отметить, что пресноводные моллюски являются одним из наиболее удобных объектов для районирования в силу широкого распространения в водоемах различ-

ного типа, высокого разнообразия, достаточной изученности, низкой вагильности, т. е. малой способности к распространению и хорошей сохранности в ископаемом состоянии. В связи с этим данные по малакофауне используются и в других биогеографических построениях, в частности ихтиологических (Черешнев, 1998).

Обитатели постоянных водоемов, главным образом речные и озерные виды, имеют большее значение для биогеографического анализа по сравнению с легко распространяющимися моллюсками временных водоемов, поскольку лучше позволяют выявлять преграды расселения пресноводных организмов. Отсюда следует, что различные виды обладают разным биогеографическим весом, а наличие эндемиков при биогеографическом анализе порой более показательнее, чем значения коэффициентов сходства и различия сравниваемых районов. Кроме того, известно, что упомянутые коэффициенты имеют каждый свои ограничения, например используемый ниже показатель сходства Чекановского-Серенсена (Песенко, 1982) дает адекватные результаты только при незначительных различиях в количестве видов сравниваемых районов. Наряду с положительными отрицательными признаками, например обеднение фауны и отсутствие каких-либо таксонов также могут свидетельствовать об обособленности того или иного района (Старобогатов, 1970).

Первая схема биогеографического районирования континентальных водоемов Дальнего Востока по моллюскам была предложена Я.И. Старобогатовым (1970) и из-за недостатка сведений имела главным образом прогностический характер. Автору, однако, удалось отразить кардинальное отличие южных и северных частей Дальнего Востока, отнесенных им к разным биогеографическим областям. Бассейн Амура был обозначен в качестве Амурской провинции Сино-Индийской области, южные Курильские острова вместе с Симуширом отнесены к Японской провинции, а остальная территория Дальнего Востока вошла в состав Колымской, Приохотской, Чукотской, Камчатской провинций Восточно-Сибирской подобласти Палеарктики.

Следующий этап развития дальневосточной малакологии нашел свое отражение в схеме (Старобогатов, 1986), на которой граница Сино-Индийской области проходит несколько южнее, исключая из ее состава бассейны Уды, Тугура и северный Сахалин. Подразделение на провинции становится более дробным (уже семь провинций на юге Дальнего Востока), вводится крупный выдел «надпровинция». Север Дальнего Востока разделен на 16 провинций и включается в состав уже более обширной подобласти Палеарктики – Сибирской. Одновременно с Я.И. Старобогатовым (1986) в работах по моллюскам Чаунской низменности подтверждается правомерность выделения этого бассейна как отдельной провинции (Прозорова, 1986, 1988). В 1991 г. на основании анализа распространения моллюсков Приморского края обосновывается выделение бассейнов восточного склона Сихотэ-Алиня от р. Киевка до пролива Невельского в отдельную Сихотэ-Алинскую провинцию (Прозорова, 1991). Биогеографическая обособленность этого района была подтверждена также ихтиологами, выделявшими в тех же границах Сихотэ-Алинский биогеографический район (Таранец, 1938; Парпура, 1989).

Последняя из опубликованных схем малакогеографического районирования (Kruglov, Starobogatov, 1993) еще более дробно представляет распределение моллюсков на севере Дальнего Востока, где насчитывается уже 19 провинций, также входящих в состав Северо-Восточной надпровинции Сибирской подобласти Палеарктики. На юге подразделение сохранено в прежнем виде (Старобогатов, 1986), за исключением повторного выделения северо-восточного Сихотэ-Алиня в отдельную провинцию, но уже под другим названием (Арсеньевская).

Дальнейшее накопление знаний по фауне и таксономии моллюсков Дальнего Востока не могло не изменить картину биогеографического районирования континентальных водоемов Дальнего Востока. Прежде всего было откорректировано положение границы Сино-Индийской области в районе Курильского архипелага. Кроме островов Кунашир и Итуруп в ее состав включен также о-в Уруп (Прозорова, 1996в), а в дальнейшем уточнено,

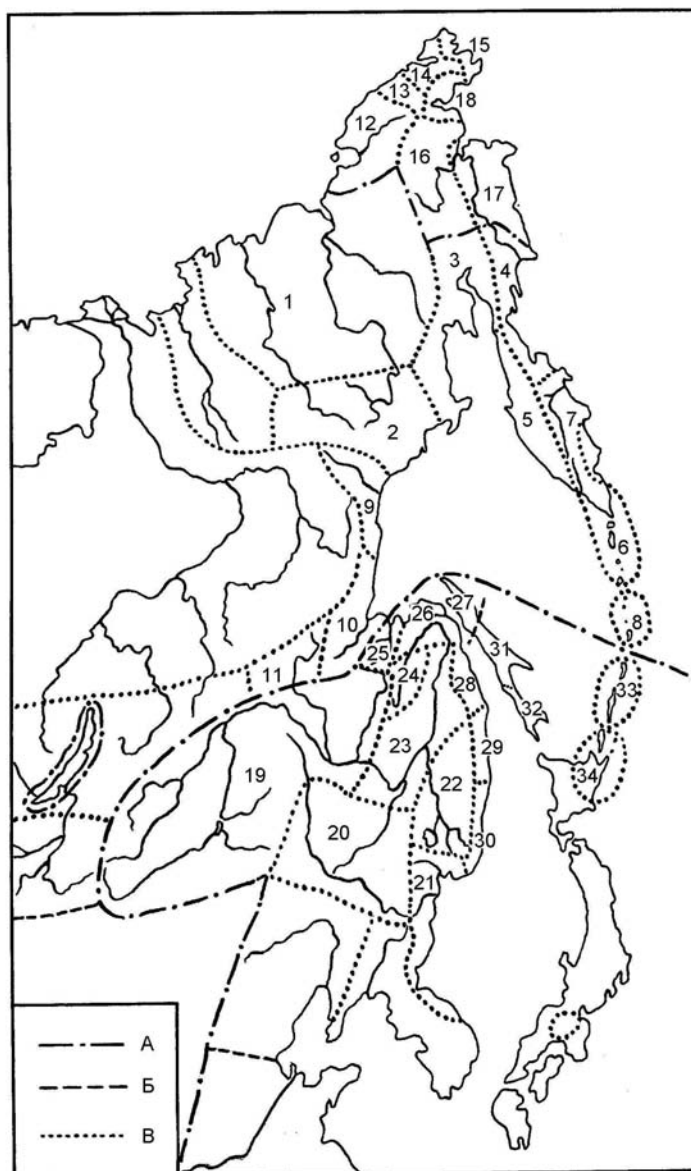


Схема систематико-биогеографического районирования внутренних водоемов Дальнего Востока России и прилегающих территорий.

Палеарктическая область. Сибирская подобласть. Северо-восточная надпровинция. Провинции: 1 – Колымская, 2 – Тауйская, 3 – Пенжинская, 4 – Корякская, 5 – Западно-Камчатская, 6 – Восточно-Камчатская, 7 – Тумрокская, 8 – Среднекурильская. Юго-восточная надпровинция. Провинции: 9 – Охотская, 10 – Удская, 11 – Верхне-Зейская. Берингийская область. Чукотская надпровинция. Провинции: 12 – Чаунская, 13 – Амгуэмская, 14 – Колючинская. Центрально-Берингийская надпровинция. Провинции: 15 – Уэленская. Анадырская надпровинция. Провинции: 16 – Верхне-Анадырская, 17 – Нижне-Анадырская, 18 – Крестовская. Сино-Индийская область. Амурская подобласть. Амурская надпровинция. Провинции: 19 – Аргунь-Зейская, 20 – Сунгарийская, 21 – Комаровская, 22 – Уссурийская, 23 – Хабаровская, 24 – Амгуньская, 25 – Тугурская, 26 – Орельская, 27 – Северо-Сахалинская. Приморская надпровинция. Провинции: 28 – Тумнинская, 29 – Северо-Приморская, 30 – Центрально-Приморская. Японская подобласть. Анивская надпровинция. Провинции: 31 – Тымь-Поронайская, 32 – Южно-Сахалинская, 33 – Итурупская, 34 – Курило-Хоккайдская. Границы: А – областей, Б – подобластей, В – надпровинций, Г – провинций.

что северная граница области проходит по проливу Буссоль (Прозорова, 1998, 2000б). Преобладание на северо-западе Сахалина амурских видов не только среди моллюсков, но также рыб (Никифоров, Гришин, 1989), ракообразных (Лабай, 1998) и других пресноводных животных доказывает принадлежность Сино-Индийской области (Прозорова, 2000б) всей территории Сахалина, как и было первоначально установлено Я.И. Старобогатовым (1970). Кроме этих изменений было выделено три новые провинции: Итурупская, в которую включены южно-курильские острова Итуруп и Уруп (Прозорова, 2000б), Среднекурильская (Прозорова, 1998), а также Тумнинская, отнявшая приморские территории у Хабаровской провинции, по Я.И. Старобогатову (Kruglov, Starobogatov, 1993), и объединившая бассейны р. Тумнин и малых рек побережья Татарского пролива (Прозорова, 1996а, в).

В 1994–1999 гг. удалось более подробно рассмотреть неморскую малакофауну Курильского архипелага, уточнить ее таксономический состав и распределение по отдельным островам. Неморские моллюски, обнаруженные на 29 из 30 обследованных островов, широко представлены в наземных и пресноводных биотопах, обладают высоким уровнем эндемизма, экологическим и таксономическим своеобразием. Пресноводные моллюски, как и следовало ожидать, распространены в пределах архипелага менее, чем наземные, и обнаружены на 19 островах. Однако в связи с тем что морские проливы в пределах архипелага являются основным препятствием распространения как пресноводной, так и наземной биоты, в случае Курильских островов вполне оправдано проведение районирования на основе комплексного анализа ареалов наземной и пресноводной малакофауны.

Как уже упоминалось, обнаружено, что основная биогеографическая граница на Курилах, разделяющая Сино-Индийскую и Палеарктическую области, проходит по самому старому и глубокому Курильскому проливу – Буссоль. Севернее него не проникает ни один курило-хоккайдский или южно-курильский таксон пресноводных моллюсков, будь это подвид, секция или вид. По мере продвижения с юга на север характер фауны от японской меняется через резкое обеднение в средней части архипелага на камчатский. Камчатской фауной заселены острова, ограниченные на юге проливом Крузенштерна, среди которых наибольшим разнообразием моллюсков выделяются острова Шумшу и Парамушир, имеющие старые пресноводные бассейны и в прошлом принадлежавшие Камчатке (Удинцев, 1955; Сергеев, 1966; Кулаков, 1972; и др.). На этих двух островах обитают такие роды моллюсков, как *Beringiana*, *Sphaerium*, *Cincinna*, *Kolhymannicola*, *Lymnaea* и др. Более южные острова этой группы, расположенные между Четвертым Курильским проливом и проливом Крузенштерна, значительно обеднены в малакологическом отношении по причине их океанического происхождения. В этом данные острова сходны со Средними Курилами, где из пресноводных моллюсков встречаются только легко разносимые птицами мелкие двустворки и два амфибионтных вида лимнеид. Различает их то, что на средних Курилах встречается ряд южных видов наземных беспозвоночных, отсутствующих на севере гряды, где фауна составлена видами, общими с Камчаткой. Вследствие этого группа островов между проливами Буссоль и Крузенштерна объединяются в пределах новой Среднекурильской провинции, а более северные отнесены к восточной Камчатке (см. рисунок).

Самые южные острова архипелага: Кунашир, Шикотан, Хабомаи проявляют заметное родство с малакофауной северо-восточного Хоккайдо, в результате чего эти территории объединяются в пределах новой Курило-Хоккайдской провинции (см. рисунок). О-в Итуруп, один из самых старых островов архипелага, где также обитают ряд курило-хоккайдских видов, выделяется наличием ряда эндемиков из родов *Cincinna*, *Lacustrina*, *Beringiana*, *Musculium*. Пресноводная малакофауна о-ва Уруп значительно беднее, однако здесь, как и на Итурупе, встречаются наземные моллюски тропического сем. *Helicini*dae. Изложенные факты подтверждают правомерность выделения Итурупской провин-

ции, к которой по составу наземных моллюсков кроме Урупа отнесены также малые безводные о-ва Черные Братья и Броутона (см. рисунок).

Южные Курильские острова, Хоккайдо и южный Сахалин с бассейнами рек Тымь и Поронай формируют Анивскую надпровинцию Японской подобласти Сино-Индийской области (см. рисунок), которая ранее имела статус провинции (Старобогатов, 1986; Kruglov, Starobogotov, 1993). Своеобразием пресноводной малакофауны этой островной надпровинции кроме отсутствия ряда семейств, обычных для Амурской надпровинции, экологических особенностей и значительного числа эндемиков (более 10%), является большая близость к предковым формам по сравнению с родственными материковыми таксонами.

В последние годы обсуждался статус Крайнего Северо-Востока и возможность выделения его вместе с Аляской в отдельную Берингскую область по ихтиологическим и малакологическим данным (Прозорова, 1996г; Черешнев, 1996, 1998; Prozorgova, 1998a; Prozorgova, Foster, 2000). Влияние фаунистических центров сохранения, расселения и формообразования, существовавших в прошлые эпохи на территории Большой Берингии (Юрцев, 1974; Леванидова, 1982), достоверно прослеживается в плиоцене и плейстоцене с перерывами на время морских трансгрессий. Эти центры дали эндемичное семейство дальневосточных рыб, послужили источником и рефугиумом ряду менее высокоранговых таксонов рыб и водных беспозвоночных (Сокольская, 1976; Леванидов, 1980; Порфирьева, Тимошкин, 1980; Черешнев, 1996), в том числе значительному числу таксонов моллюсков от видового до родового ранга, встречающихся сейчас от п-ова Таймыр на западе до р. Маккензи на востоке и на юг до Монголии, о-ва Хоккайдо и штата Орегон в Америке. После распада Берингии сходство малакофауны прибрежных территорий по обе стороны Берингского пролива постепенно уменьшалось, однако и сейчас в составе фауны севера Дальнего Востока и п-ова Аляска зарегистрировано более 30% общих видов (Prozorgova, 1998a; Prozorgova, Foster, 2000). В Азии западнее Чукотского полуострова и южнее р. Анадырь число общих с Аляской видов прогрессивно убывает, перекрываясь встречным потоком вселенцев из Сибири и Европы. На Аляске наибольшим малакологическим сходством с Чукоткой обладает побережье Берингова пролива; в бассейне среднего Юкона уже появляется значительное число северо-американских видов.

Наивысшая в пределах Мегаберингии (Юрцев, 1974) степень схождения фаун отмечена для территории от Чаунской низменности на западе до р. Маккензи на востоке. В Азии ее южные границы прослеживаются до бассейна р. Хатырка включительно, а в Америке – до Алеутских островов и рек бассейна Бристольского залива. Степень схождения фаун азиатской и американской частей этой территории, выраженное через коэффициент Чекановского-Серенсена (Песенко, 1982), составляет больше 70%, что бесспорно указывает на принадлежность этих районов одной биогеографической области. В Азии граница малакогеографической Берингской области проходит несколько южнее, чем на ихтиогеографической схеме И.А. Черешнева (1996) (см. также рисунок). В Северной Америке Берингская область занимает большую часть п-ова Аляска, за исключением его юго-восточного сектора и бассейна р. Юкон. Здесь ее граница также почти полностью совпадает с таковой, установленной по рыбам (Черешнев, 1996), кроме района верховий р. Танана (приток Юкона) с ледниковыми озерами, который по малакофауне также отнесен к новой области. В остальном разделение территории области на провинции в Азии сохраняется согласно схеме малакофаунистического районирования (Kruglov, Starobogotov, 1993), а в Америке – схеме ихтиографического районирования (Черешнев, 1996, 1998).

Несмотря на не менее чем плиоценовый возраст Берингского фаунистического центра, сама область молодая, с невысокой степенью эндемизма. В этом, наряду с расположением на разных материках, состоит своеобразие данной области. Границы ее определялись в плейстоцене, когда во время морских регрессий, в отличие от плиоценовых, не происходило объединений русл крупных рек Азии и Америки (Черешнев, 1996) и,

следовательно, обмена истинно речными таксонами. Малакофауна прибрежных территорий в плейстоцене распространялась в основном через сеть небольших термокарстовых и пойменных водоемов и систему гипотетического оз. Мерклина, располагавшегося на месте Берингова пролива (Юрцев, 1974). В этих водоемах со второй половины плиоцена, вероятно, и формировалась группа низкоранговых эндемичных берингийских таксонов моллюсков, которые сейчас определяют облик малакофауны молодой области. К ним относятся лимнеи подрода *Polyrhytis* секции *Dallyrhytis*, разнообразные физиды подрода *Beringophysa*, дисковидные и кубаревидные *Cincinna* эндемичной секции.

Как отмечалось выше, западные границы распространения берингийской фауны довольно удалены и размыты. Некоторые обитатели мелких пойменно-термокарстовых водоемов доходят до Енисея и Оби (Старобогатов и др., 1989; Долгин, 2001), однако показательно, что приуроченные к крупным водоемам (пойменные и ледниковые озера) двустворчатые моллюски рода *Beringiana* на запад доходят только до бассейнов рек Индигирка и Колыма, а на юг до северного Приохотья (бассейн р. Тауй) и Камчатки, включая северные Курильские острова (Парамушир). Сходное распространение имеет приохотская секция рода *Cincinna*, куда наряду с неописанными видами входит охотско-камчатский *C. kamchatica*, лимнеиды подродов *Pacifimyxas* и *Polyrhytis* секции *Pseudisidora*, а также ряд видов других родов, не проникающих южнее и западнее. Это подтверждает правомерность выделения Я.И. Старобогатовым (1986) упомянутых бассейнов в отдельный биогеографический выдел, статус которого не совсем ясен, но пока мы сохраняем за ним прежнее название – Северо-Восточная надпровинция Сибирской подобласти Палеарктики (см. рисунок). В отличие от последней схемы районирования (Kruglov, Starobogotov, 1993), из состава надпровинции исключен бассейн р. Яна, поскольку по малакофауне и ихтиофауне (Черешнев, 1996, 1998) он более родственен бассейну р. Лена, и там не встречаются крупные двустворки *Beringiana*, ограниченные на западе бассейном р. Индигирка.

Как упоминалось, прилегающие к Берингийской области районы – бассейны рек Юкон и Колыма, Камчатка и северное Приохотье, имеют с ней значительное малакологическое сходство. Так, в бассейне р. Юкона обнаружен ряд таксонов, общих с Приохотьем и Камчаткой, например, распространившиеся в более теплые периоды Берингийской суши *Lymnaea* (*Pacifimyxas*) и *L.* (*Polyrhytis*) секции *Pseudisidora* (Prozorova, 1998a). Предварительный подсчет степени фаунистического сходства берингийских территорий Азии и Америки по коэффициенту Чекановского-Серенсена, при условии учета данных по п-ову Камчатка и бассейна р. Юкон, дает 50%-ное сходство фаун, что свидетельствует о возможности включения в Берингийскую область также и этих районов. Однако окончательное решение этого вопроса возможно только после более подробного изучения малакофауны и выяснения филогенетических связей некоторых таксонов, например камчатских и южно-аляскинских жемчужниц. Присоединение к сравниваемым территориям бассейна Колымы и рек северного Приохотья снижает индекс сходства до 45%, поскольку здесь более разнообразны не берингийские, а палеарктические, европейско-сибирские и сибирские виды, что свидетельствует о принадлежности этих бассейнов Палеарктической области.

Несмотря на то что камчатская малакофауна еще недостаточно изучена, в последнее время появилось немало новых данных, в свете которых несколько меняется картина распределения различных таксонов и, следовательно, биогеографическое районирование п-ова Камчатка (см. рисунок). Обнаружено, что целая группа видов моллюсков распространена от северных Курильских о-вов до бассейна р. Камчатка, где в плейстоцене существовал крупный непромерзающий водоем (Куренцов, 1963). Часть этих видов обитает в бассейне системы рек Быстрая, Плотникова, Большая, причем верховья р. Большая вплотную подходят к верховьям р. Камчатка, что, вероятно, и обеспечило условия обогащения малакофауны юго-запада полуострова. По крайней мере, в геоморфоло-

гических работах говорится о возможности обмена между этими бассейнами путем перехватов части верховий (Ганешин, 1972). Восточная Камчатка вместе с северными Курилами формирует наиболее богатую Восточно-Камчатскую провинцию (см. рисунок), что подтверждается также данными и по другим водным животным, например, олигохетам и рыбам (Сокольская, 1972; Куренков, 1967; Черешнев, 1996). Западная равнинная часть Камчатки, отграниченная от восточной хребтами Срединный и Малкинский, фаунистически резко обеднена, что, вероятно, является следствием прошлых затоплений морскими водами, и заселена в основном широко распространенными восточно-сибирскими и берингийскими видами. За этим районом сохранено название Западно-Камчатской провинции (Kruglov, Starobogatov, 1993), хотя площадь его несколько сокращена за счет южных участков (см. рисунок). Северо-восток полуострова вместе с Корякским нагорьем объединен в Корякскую провинцию (см. рисунок), имеющую несколько более богатую по сравнению с западом полуострова берингийскую фауну. Данная провинция сдвинута на юг по сравнению с последним вариантом районирования (Kruglov, Starobogatov, 1993). Уменьшены также границы Тумрокской провинции, занимающей теперь центральную и восточную часть Восточно-Камчатской провинции от хребта Балаганчик на юге до хребта Тумрок на севере (см. рисунок) и характеризующейся главным образом наличием эндемичных обитателей термальных источников.

Что касается северного Приохотья, то здесь наиболее интересными особенностями обладает бассейн р. Тауй и малых рек побережья рядом с ней, где наряду с сибирскими, приохотскими, охото-камчатскими и мегаберингийскими охото-юконскими видами обнаружены эндемики не только видового, но и подродового ранга, принадлежащие таксонам более южного происхождения (новая секция рода *Cinclinna* и подрод *Magadaninaia* рода *Nodularia*) (Мартынов, Чернышев, 1992; оригинальные данные). Эти таксоны сохранились так далеко на севере благодаря плейстоценовому рефугиуму малакофауны, располагавшемуся не только в среднем Приохотье, но и на юге северного. Возможно, в дальнейшем бассейн р. Тауй будет выделен в отдельную провинцию, но сейчас он вместе с бассейнами верховий Колымы до порогов и северо-охотских рек Яна, Армань, Ола, Яма объединяется в составе Тауйской провинции (Kruglov, Starobogatov, 1993). Таким образом, Северо-Восточная надпровинция теперь представлена восемью провинциями: Колымо-Индиго-Индигирской, Тауйской, Пенжинской, Корякской, Восточно-Камчатской, Западно-Камчатской, Тумрокской и Среднекурильской (см. рисунок).

Изучение коллекции ЗИН и новых сборов, сделанных М.П. и Т.М. Тиуновыми в Тугуро-Чумиканском районе, показали, что в бассейне р. Уда происходит смешение амурской и сибирской фаун, но по разнообразию таксонов преобладает последняя. Бассейн р. Тугур по малакофауне более родственен бассейну р. Амгунь – нижнему притоку Амура, поскольку там наряду с амурскими и сибирскими видами обитают один амгуньский и два эндемичных вида амуро-приморского рода югид и эндемичные катушки родов *Anisus* и *Choanomphalus*. Кроме этого, обнаружен эндемичный для бассейна р. Уда вид *Cinclinna*, что подтверждает правомерность выделения отдельной Удской провинции (Starobogatov, 1986; Kruglov, Starobogatov, 1993) и указывает на ее принадлежность Сибирской подобласти Палеарктики (см. рисунок). Таким образом, материковая граница Сино-Индийской области по сравнению с последней схемой районирования (Kruglov, Starobogatov, 1993) передвигается на северо-запад к водоразделу рек Уда и Тугур. Палеогеографические данные при этом согласуются с нашими выводами, поскольку в геологической литературе имеются указания на различные варианты прошлой связи бассейнов Тугура и Амгуни (Ганешин, 1972; Дальний Восток и берега морей..., 1982). В бассейне р. Уда отдельные амурские виды могли проникнуть в результате прошлого стока верхней пра-Зеи в Охотское море через Удскую депрессию (Дальний Восток и берега морей..., 1982), либо с перехваченными верховьями Зеи (Чемяков, 1964), либо через объединенные низовья Уды и Тугура (Худяков и др., 1972).

Пограничные провинции – Верхне-Зейская, Удская, Охотская (см. рисунок) – образуют особую группу, поскольку вследствие соседства с Сино-Индийской областью, эти районы обогащены амурскими речными таксонами, в отличие от бассейнов Лены и Колымы, где из сино-индийских таксонов встречаются только обитатели небольших слабoproточных водоемов из родов *Polypylis*, *Helicorbis*, *Kolhymorbis*. Вследствие этого, данные три провинции объединены в Юго-Восточную надпровинцию, которая наряду с Сибирской и Северо-Восточной формирует Сибирскую подобласть Палеарктики (см. рисунок).

Возвращаясь к Сино-Индийской области, необходимо отметить, что новые данные по фауне побережья Японского моря и Татарского пролива требуют уточнения биогеографического районирования его пресноводных бассейнов. Прежде всего эти данные подтверждают правомерность выделения Тумнинской провинции (см. рисунок), включающей реки южной оконечности восточных склонов хребтов системы Сихотэ-Алинь, Голые Горы и Ян-Инда, р. Тумнин и малых рек в районе Ванино и Советской Гавани. Западная граница провинции проходит по водоразделу рек Большая Хадя и Коппи, восточная – по хребту Ян-Инда. Малакофауна тумнинских бассейнов небогата, она составлена амуро-приморскими (*Acroloxus likharevi*), северо-приморскими (*Arsenievinaia coptzevi*), сахалино-приморскими (*A. taranetzi*), эндемичными (*Acroloxus victori*) видами. Пресноводная ихтиофауна здесь также обеднена и составлена из южных и северных элементов. Так, голян Лаговского соседствует с аухой и озерным голянком, которые, впрочем, могли быть интродуцированы сюда из бассейна р. Уссури.

Сихотэ-Алинская провинция, выделение которой в свое время проиллюстрировало обособленность северо-приморской малакофауны от амурской и южно-приморской, (Прозорова, 1991), при более подробном изучении оказалась биогеографически неоднородной. При том что в целом малакофауна северного побережья обеднена и многие таксоны, особенно принадлежащие жаберным моллюскам, распределены здесь мозаично, на всем протяжении района от р. Киевка до р. Коппи наблюдается переход от южного к северному варианту фауны. Малакофауна пресноводных бассейнов до р. Серебрянка включительно более богатая и наряду с некоторыми амуро-приморскими видами характеризуется наличием эндемичных видов крупных брюхоногих моллюсков, относимых ранее к роду *Juga*, крупных двустворчатых моллюсков рода *Arsenievinaia* и разнообразных мелких двустворок. Северное побережье от р. Кема до р. Коппи несколько беднее таксонами моллюсков, например здесь отсутствуют крупные двустворки. В этот район, как и в более южный, проникают некоторые амурские и амуро-приморские виды, но кроме них также сибирские *Lymnaea zazurnensis* и некоторые мелкие двустворки. И, наконец, в 1998 г. в приустьевой части р. Амгу был обнаружен пока еще неописанный эндемичный для этого района вид *Cincinna*. Приведенные факты указывают на необходимость выделения северо-восточного Приморья в отдельную провинцию, что подтверждается новыми данными по распространению пресноводных рыб, в частности четырех видов подкаменщиков (Shed'ko, 2001). Поскольку в последней работе уже даны названия этим выделам и граница между ними совпадает с малакогеографической, то мы считаем возможным использовать названия ихтигеографических районов. Таким образом, бывшая Сихотэ-Алинская провинция разделяется на Центрально-Приморскую и Северо-Приморскую (см. рисунок).

Интересно отметить, что по распространению амфибиотических насекомых эти два района побережья также различаются между собой (Леванидова, 1982), а граница между ними проводится по водоразделу рек Таежная и Кема. Вероятно, это наиболее точное местоположение биогеографической границы для пресноводной фауны на северо-востоке Приморья, поскольку р. Таежная в своих верховьях соседствует с притоками Большой Уссузки, а верховья р. Кема – уже с притоками Бикина. Здесь затрагивается интересная проблема пути формирования населения континентальных водоемов северо-восточного Приморья. Еще в 1989 г. на основании изучения фауны рыб этого района

была высказана гипотеза о ее происхождении главным образом путем перехватов участков рек западного склона Сихотэ-Алиня восточными, более агрессивными реками (Парпура, 1989). Во многих геологических работах указывается, что в формировании речной сети горной части всего Дальнего Востока речные перехваты сыграли значительную роль (Ганешин, 1955, 1972; Чемяков, 1964; Карасев, Худяков, 1984; и др.). На Сихотэ-Алине, в частности, в результате четвертичных поднятий произошло усиление эрозии рек восточного склона хребтов и образование ряда перехватов ими рек Уссурийского бассейна, наиболее яркими из которых были перехваты в районе рек Павловка – Зеркальная, Милоградовка – Уссури, Бикин – Единка (Ганешин, 1955, 1972). В данном случае геологические данные прекрасно согласуются с малакофаунистическими, поскольку в местах перехватов наблюдается обогащение малакофауны. Именно благодаря переходу крупного отрезка р. Павловка к Центрально-Приморской провинции в бассейне р. Зеркальная сейчас обитает единственная на севере Приморья популяция югид, представленная тремя эндемичными видами. Вероятно, также путем перехватов в бассейны рек Единка, Самарга, Тумнин из бассейна Уссури и Амура проникли некоторые виды *Asoroloxus* и *Cincinna*.

Кроме перехватов на Сихотэ-Алине имели место также тектонические перестройки речных сетей, как например, в районе верховий Бикина, который в конце плейстоцена впадал в Японское море, о чем свидетельствуют ныне погребенная под базальтами система речных долин (Чемяков, 1972; Худяков и др., 1972; и др.). Эндемичный вид *Cincinna*, обнаруженный в низовьях Амгу, вероятно, является остатком фауны этого крупного третичного бассейна. В результате вышеописанных геологических событий прошлого сложилось мозаичное распределение моллюсков на востоке Сихотэ-Алиня, которое объясняется также незначительной шириной шельфа и невозможностью в связи с этим восстановления крупных речных палеосистем во время плейстоценовых морских регрессий (Короткий, 1988).

Несмотря на проникновение амурской фауны в ходе перестроек амуро-приморского водораздела, водоемы восточного склона Сихотэ-Алиня в настоящее время населены малакофауной, значительно отличающейся от амурской и южно-приморской. Так, количество видов брюхоногих моллюсков, встречающихся только в этом районе, составляет 40%, а крупные двустворки представлены единственным родом *Arsenievinaia*, отмеченным еще только на севере Сахалина. В связи с этим три провинции: Центрально-Приморская, Северо-Приморская, Тумнинская объединяются в составе новой Приморской надпровинции Амурской подобласти Сино-Индийской области (см. рисунок), в то время как по схеме предыдущего районирования (Kruglov, Starobogatov, 1993) северное Приморье вместе с южным включалось в Корейско-Желтоморскую надпровинцию. В результате новых таксономических разработок на основе изучения репродуктивной анатомии брюхоногих (Расщепкина, Прозорова, 1999) и более подробного изучения фауны (Богатов, Старобогатов, 1992; Прозорова, 2000a) получены аргументы в пользу того, что южное Приморье малакофаунистически ближе к бассейну р. Амур, нежели к бассейну рек Желтого моря. В связи с этим Комаровская провинция выводится из состава Корейско-Желтоморской и включается в Амурскую надпровинцию (см. рисунок).

Новые фаунистические данные также потребовали существенного изменения районирования континентальных водоемов Сахалина, который, как показано выше, согласно комплексной оценке пресноводной фауны полностью входит в Сино-Индийскую область (см. рисунок). При этом его северо-западная часть принадлежит Амурской подобласти, а остальная территория – Японской. Доказанный факт прохождения русла Амура в плейстоцене по северу Сахалина (Никольская, 1972) определил амурский облик пресноводной биоты севера и северо-запада Сахалина. Поскольку здесь кроме амурских видов обнаружены также эндемичные виды крупных двустворок (личное сообщение В.В. Богатова), этот район выделен в отдельную Северо-Сахалинскую провинцию (см. рисунок). В бассейнах рек Тымь и Поронай происходит некоторое смешение таксонов

амурского и японского происхождения при количественном преобладании последних. Здесь также отмечены несколько анивских, сахалино-хоккайдских, курило-хоккайдских, эндемичных видов среди брюхоногих и двустворчатых моллюсков, вследствие чего эти два близко расположенных низменных бассейна выделены в отдельную Тымь-Поронайскую провинцию (см. рисунок).

Южная оконечность Сахалина характеризуется абсолютным преобладанием водной фауны японского происхождения, примером которой являются виды *Stenothyra*, описанные с Хоккайдо (Прозорова, Старобогатов, 1997), и эндемичный вид мелких гидробиид рода *Akioshia* (Богатов, Затравкин, 1990). Вследствие наличия эндемиков не только среди моллюсков, но и ракообразных (Лабай, 1999) данный район выделен в самостоятельную Южно-Сахалинскую провинцию (см. рисунок), к которой в будущем может быть присоединена также северная оконечность о. Хоккайдо. Таким образом, Японская подобласть Сино-Индийской области представлена на Дальнем Востоке не одной, а четырьмя провинциями, формирующими Анивскую надпровинцию: Тымь-Поронайской, Южно-Сахалинской, Итурупской, Курило-Хоккайдской (см. рисунок).

Работа выполнена в рамках подпрограммы «Биологическое разнообразие» Федеральной целевой научно-технической программы по теме «Изучение и инвентаризация фауны и флоры Дальнего Востока России». Изучение малакофауны Курильского архипелага поддержано Национальным научным фондом США (гранты № DEB-9400821, № DEB-9505031) и фондом содействия развитию науки Японии (грант № BSAR-401). (The work was supported in part by the International Programs Division and the Biological Sciences Directorate (Biotic Surveys and Inventories Program) of the U.S. National Science Foundation, Grants № DEB-9400821 and DEB-9505031, Theodore Pietsch principal investigator; and by the Japan Society for the Promotion of Science, grant № BSAR-401, Kunio Amaoka, principal investigator.)

Литература

- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Л.: Изд-во Всесоюз. ин-та озерного и речного рыб. хоз-ва, 1933. Ч. 2. С. 547–902.
- Богатов В.В., Затравкин М.Н. Новые виды отряда Unioniformes (Mollusca Bivalvia) с юга Дальнего Востока СССР // Систематика и фауна брюхоногих, двустворчатых и головоногих моллюсков. Л., 1988. С. 155–168. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 171).
- Богатов В.В., Затравкин М.Н. Брюхоногие моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР: Определитель. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. 172 с.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И. Перловицы (Bivalvia, Unionoidea) юга Приморского края // Зоол. журн. 1992. Т. 71, вып. 11. С. 132–136.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И. Беззубки (Bivalvia, Anodontinae) бассейна Амура // Зоол. журн., 1996а. Т. 75, вып. 7. С. 972–977.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И. Беззубки (Bivalvia, Anodontinae) восточного и южного Приморья // Зоол. журн. 1996б. Т. 75, вып. 9. С. 1326–1335.
- Богатов В.В. Первые находки *Middendorffinaia* (Bivalvia, Unionidae) в Приохотье // Зоол. журн. 2000. Т. 79, вып. 7. С. 861–862.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И. Беззубки рода *Beringiana* (Bivalvia, Anodontinae) Зоол. журн. 2001. Т. 80, вып. 1. С. 26–31.
- Ганешин Г.С. Речные перехваты на Сихотэ-Алине // Природа. 1955. № 5. С. 91–93.
- Ганешин Г.С. Общие закономерности развития речной сети Востока СССР // Проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука, 1972. С. 404–410.
- Дальний Восток и берега морей, омывающих территорию СССР. М.: Наука, 1982. 277 с.
- Долгин В.Н. Пресноводные моллюски Субарктики и Арктики Сибири: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2001. 55 с.
- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1952. 399 с.
- Затравкин М.Н., Богатов В.В. Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР: Определитель. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. 152 с.

- Карасев М.С., Худяков Г.И. Речные системы. На примере Дальнего Востока. М.: Наука, 1984. 142 с.
- Корнюшин А.В. Двустворчатые моллюски надсемейства *Pisidiodea* Палеарктики. Фауна, систематика, филогения. Киев: Изд-во ин-та Зоологии НАН Украины, 1996. 175 с.
- Короткий А.М. Палеогеографические этапы и рубежи позднего плейстоцена и голоцена в зоне перехода от материка к океану // Развитие природной среды юга Дальнего Востока. М.: Наука, 1988. С. 127–194.
- Кулаков А.П. Четвертичные береговые линии Охотского и Японского морей // Проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука, 1972. С. 529–540.
- Куренков И.И. Список водных беспозвоночных внутренних водоемов Камчатки // Известия ТИНРО. 1967. Т. 57. С. 202–224.
- Куренцов А.И. Зоогеография Камчатки // Фауна Камчатской области. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 117 с.
- 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.
- Леванидова И.М. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Л.: Наука, 1982. 215 с.
- Лабай В.С. Атлас-определитель высших ракообразных (Crustacea, Malacostraca) пресных и солоноватых вод острова Сахалин // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. Т. 2. Южно-Сахалинск: Сахал. областное кн. изд-во, 1999. С. 59–73.
- Мартынов А.В., Чернышев. А.В. Новые и редкие виды пресноводных двустворчатых моллюсков Дальнего Востока СССР // Зоол. журн. 1992. Т. 71, вып. 6. С. 18–23.
- Никифоров С.Н., Гришин А.Ф. Распределение рыб в пресноводных водоемах Сахалина и возможный генезис ихтиофауны в северо-западной части острова // Вопр. ихтиол. 1989. Т. 29, вып. 5. С. 746–753.
- Никольская В.В. Минералогические провинции в аллювии бассейна Амура // Пробл. изучения четвертичного периода. М.: Наука, 1972. С. 78–83.
- Парпура И.З. О происхождении ихтиофауны рек Северного Приморья // Вопр. ихтиол. 1989. Т. 29, вып. 3. С. 506–508.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 289 с.
- Порфирьева Н.А., Тимошкин О.А. Планарии (Tricladida, Paludicola) Чукотского полуострова и их зоогеографические связи // Фауна пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 37–42.
- Прозорова Л.А. Состав и биогеографическая характеристика малакофауны брюхоногих Чаунской низменности // Донные организмы пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 39–47.
- Прозорова Л.А. Моллюски семейства *Pisidiidae* Чаунской низменности // Зоол. журн. 1988. Т. 67, вып. 10. С. 1576–1580.
- Прозорова Л.А. Состав и биогеографическая характеристика пресноводных брюхоногих моллюсков Приморского края // Зоол. журн. 1991. Т. 70, вып. 9. С. 54–63.
- Прозорова Л.А., Старобогатов Я.И. К составу семейства *Bithyniidae* (Gastropoda, Pectinibranchia) юга Дальнего Востока СССР // Зоол. журн. 1991. Т. 70, вып. 1. С. 137–139.
- Прозорова Л.А. Видовой состав и систематика рода *Pisidium* (Bivalvia, Pisidiidae) на Дальнем Востоке России // Зоол. журн. 1995. Т. 74, вып. 11. С. 32–36.
- Прозорова Л.А. К видовому составу семейства *Acroloxidae* (Gastropoda, Pulmonata) на Дальнем Востоке России // Зоол. журн. 1996а. Т. 75, вып. 4. С. 494–498.
- Прозорова Л.А. Род *Conventus* (Bivalvia, Pisidiidae) на Дальнем Востоке России // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. 1996б. Вып. 1. С. 35–45.
- Прозорова Л.А. Неморская малакофауна Курильских островов // *Ruthenica*. 1996в. Т. 6, № 1. С. 77–78.
- Прозорова Л.А. Пресноводная малакофауна Берингии // Проблемы гидробиологии континентальных вод и их малакофауна: Тез. докл. междунар. сов. к 100-летию проф. В.И. Жакина. Санкт-Петербург, 18–21 ноября 1996 г. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 1996. С. 46–47.
- Прозорова Л.А., Старобогатов Я.И., Корнюшин А.В. Видовой состав рода *Henslowiana* (Bivalvia, Euglesidae) бассейна реки Амур // Зоол. журн. 1996. Т. 75, вып. 9. С. 1319–1325.
- Прозорова Л.А., Старобогатов Я.И. Новый для России вид рода *Stenothyra* (Gastropoda, Pectinibranchia, Stenothyridae) // *Ruthenica*. 1997. Т. 7, № 1. С. 65–66.

- Прозорова Л.А. Неморские моллюски // Экспедиции Биолого-почвенного института ДВО РАН на НИС «Академик Опарин» (рейс № 21) в Охотское море (Курильские острова) // Морские экспедиции ДВО РАН. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 13–16.
- Прозорова Л.А., Старобогатов Я.И. Новые виды рода *Acroloxus* (Pulmonata, Acroloxidae) из бассейна р. Колымы // *Ruthenica*. 1998a. Т. 8, № 1. С. 39–42.
- Прозорова Л.А., Старобогатов Я.И. Подрод *Sibirovalvata* рода *Cincinna* (Pectinibranchia, Valvatidae) в России и на сопредельных территориях // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. 1998b. Вып. 2. С. 12–28.
- Прозорова Л.А., Старобогатов Я.И. Подрод *Gyraulus* (Pulmonata, Planorbidae) на юге Дальнего Востока России // *Ruthenica*. 1998b. Т. 8, вып. 1. С. 57–58.
- Прозорова Л.А., Старобогатов Я.И. *Cincinna japonica* (Pectinibranchia, Valvatidae) и новый вид рода с южных Курильских островов // *Ruthenica*. 1999. Т. 9, № 1. С. 39–42.
- Прозорова Л.А. Аннотированный список водных моллюсков бассейна оз. Ханка // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. 2000a. Вып. 4. С. 10–29.
- Прозорова Л.А. Биогеографическая характеристика пресноводной малакофауны Курильского архипелага // Моллюски: проблемы систематики, экологии и филогении: Тез. 4 (13) Совещ. по изучению моллюсков. Санкт-Петербург, 27–29 октября 1998 г. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 2000b. С. 115–118.
- Прозорова Л. А. К биогеографии пресноводной малакофауны северных и средних Курильских островов // Бюл. Дальневост. малакол. о-ва. 2000b. Вып. 4. С. 96–97.
- Прозорова Л.А., Саенко Е.М., Богатов В.В. Пресноводные двустворчатые моллюски Курильских островов // Моллюски: проблемы систематики, экологии и филогении: Тезисы 4 (13) Совещ. по изучению моллюсков. Санкт-Петербург, 27–29 октября 1998 г. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 2000. С. 118–120.
- Расщепкина А.В., Прозорова Л.А. Новые сведения по анатомии плевроцерид (Gastropoda: Cerithioidea) с запада Северной Америки и п-ова Корея // Вторая регион. конф. по актуальным проблемам морской биологии, экологии и биотехнологии. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 1999. С. 116–118.
- Сергеев К.Ф. Геологическое строение и развитие района северной группы Курильских островов. М.: Наука, 1966. 148 с.
- Сокольская Н.Л. Новые материалы по фауне водных Oligochaeta Камчатки // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. 1972. Т. 12. С. 72–103.
- Сокольская Н.Л. Материалы по фауне малощетинковых червей (Oligochaeta) водоемов Чукотского полуострова // Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 89–101.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 371 с.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Затравкин М.Н. Состав семейства Physidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes) Сибири и Дальнего Востока СССР (с замечаниями о европейских физидях) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 1. С. 62–76.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А. Видовой состав семейства Bulinidae (Gastropoda, Pulmonata) в водоемах СССР (с замечаниями по системе подсемейства Camptoceratinae) // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 4. С. 27–37.
- Таранец А.Я. К зоогеографии Амурской переходной области на основе изучения пресноводной ихтиофауны // Вестн. ДВФ АН СССР. 1938. № 22 (5). С. 9–116.
- Удинцев Г.Б. Происхождение рельефа дна Охотского моря // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1955. Т. 13.
- Худяков Г.И., Кулаков А., Короткий А.М. Позднекайнозойские перестройки гидрографической сети в южной части советского Дальнего Востока // Пробл. изучения четвертичного периода. М.: Наука, 1972. С. 410–429.
- Чемеков Ю.Ф. История развития речной сети в бассейне р. Амура // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1964. № 1. С. 81–93.
- Черешнев И.А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1996. 198 с.
- Черешнев И.А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1998. 131 с.
- Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с.

- Bogatov V.V., Sayenko E.M., Starobogatov Ya.I. Anodontine bivalves of the genus *Kunashiria* Starobogatov from the Southern Kuril Islands, with descriptions of two new species // *Ruthenica*. 1999. V. 9, N 1. С. 57–62.
- Kruglov N.D., Starobogatov Ya.I. Guide to recent molluscs of northern Eurasia. 3. Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata Lymnaeiformes) of Palearctic and adjacent river drainage areas. Part 1 // *Ruthenica*. 1993. V. 3, N 1. С. 65–92.
- Middendorff A.T. Beschreibung einiger Mollusken-Arten, nebst einem Blicke auf der geographischen Character der Land- und Susswasser-Mollusken Nord-Asiens // *Bulletin de la Classe physico-mathématique de l'Académie Impériale des sciences de St.-Pétersbourg*. 1850. T. 9. S. 3.
- Middendorff A.T. Mollusken // Dr. A. Th. von Middendorff's Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens. Bd. 2. Zoologie. Theil 1. Wirbellose Thiere: Annulaten, Echinodermen, Insekten, Krebse, Mollusken, Parasiten. St.-Petersburg: Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 1851. S. 163–464.
- Prozorova L.A. Gastropods and small bivalves of fresh and brackish waterbodies in the Southern Kurile Islands // *Бюл. Дальневост. малакол. о-ва*. 1996. Вып. 2. С. 12–28. [The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society. 1996. Issue 1. P. 21–34].
- Prozorova L.A. Freshwater snails in the Southern Russian Far East // *Korean J. of Malacology*. 1997. V. 13, N 2. P. 97–108.
- Prozorova L.A. Annotated list of beringian freshwater molluscs // *Бюл. Дальневост. малакол. о-ва*. 1998a. Вып. 2. С. 12–28. [The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society. 1998a. Issue 2. P. 12–28].
- Prozorova L.A. New data on the anatomy and taxonomy of *Lacustrina* Sterki (Bivalvia, Pisidioidea) // *Western Society of malacologists Annual Report*. 1998b. V. 30. P. 55.
- Shed'ko S.V. On species composition of smelts (Osmeridae) in waters of Primor'e // *J. Ichthyology*. 2001. V. 41, N. 2. P. 164–167.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell I.R., Cushing C.E. The river continuum concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1980. V. 37, N 1. P. 130–137.