

В.В.БОГАТОВ, Т.У.ПИТЧ, Ю.Н.ЖУРАВЛЕВ, С.Ю.СТОРОЖЕНКО,  
А.С.ЛЕЛЕЙ, В.Ю.БАРКАЛОВ, С.К.ХОЛИН, Л.А.ПРОЗОРОВА

## Особенности формирования наземной и пресноводной биоты Курильского архипелага

*Курильской островной биоте свойственно высокое таксономическое разнообразие, превышающее разнообразие расположенного в тех же широтах крупного о-ва Сахалин, площадь которого почти в 5 раз выше суммарной площади архипелага. На Курилах отмечен невысокий уровень эндемизма, что свидетельствует о недолгой изоляции видов. На основе анализа распространения около 2,5 тыс. видов сосудистых растений, моллюсков, насекомых, пресноводных рыб и наземных позвоночных животных разработана единая схема биогеографического районирования Курильского архипелага. Установлено, что по наиболее глубокому проливу Буссоль проходит важный рубеж, разделяющий флористические и фаунистические области (подобласти). Между проливом Фриза и Четвертым Курильским проливом выделена переходная зона, характеризующаяся основным перекрыванием ареалов восточно-азиатских и boreальных видов, резким обеднением видового состава, отсутствием наземных позвоночных животных (за исключением интродуцентов и птиц).*

**Origin patterns of the terrestrial and freshwater biota of the Kuril archipelago.** V.V.BOGATOV (Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS, Vladivostok), Th.W.PIETSCH (University of Washington, Seattle, USA), Yu.N.ZHURAVLEV, S.Yu.STOROZHENKO, A.S.LELEJ, V.Yu.BARKALOV, S.K.KHOLIN, L.A.PROZOROVA (Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS, Vladivostok).

*Biota of the Kuril Islands is characterized by unusually high taxonomic diversity, which slightly exceeds the species diversity of the Sakhalin Island situated at the same latitude. The Sakhalin area is about 5 times larger than the total area of the Kuril Islands. Very low endemism of the Kuril biota indicates the relatively short-time species isolation. Based on analysis of distribution of about 2500 species of the vascular plants, mollusks, insects, fresh-water fishes, and terrestrial mammals, the unified biogeographical division of the Kuril Archipelago is proposed. The Bussol Strait is the most significant biogeographical boundary within Archipelago, which divided the floristic and faunistic regions or subregions. The De Vries Strait in the south and the Forth Kuril Strait in the north limit a central transitional zone characterized by overlapping the ranges of the East Asian and boreal species, extremely low species diversity, and absence of the terrestrial vertebrates except for birds and introduced mammals.*

В последние годы проблемам сохранения биоразнообразия островных экосистем мира уделяется особое внимание, так как ранимость их биоты многократно выше, чем в континентальных биотопах. В то же время формирование флоры и фауны островных сообществ в условиях длительной экологической и

---

БОГАТОВ Виктор Всеволодович — доктор биологических наук, ЖУРАВЛЕВ Юрий Николаевич — академик, СТОРОЖЕНКО Сергей Юрьевич — доктор биологических наук, ЛЕЛЕЙ Аркадий Степанович — доктор биологических наук, БАРКАЛОВ Вячеслав Юрьевич — доктор биологических наук, ХОЛИН Сергей Константинович — кандидат биологических наук, ПРОЗОРОВА Лариса Аркадиевна — кандидат биологических наук (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток), ПИТЧ Тедор Узеллович — профессор (Вашингтонский университет, Сизтл, США).

генетической изоляции способствует образованию уникальных природных комплексов со специфическим набором видов, в том числе и эндемичных. Именно к таким природным комплексам относится Курильский архипелаг, расположенный в северо-западной части Тихого океана, в зоне активной вулканической деятельности. Достаточно сказать, что в умеренных широтах это единственная островная система, простирающаяся в меридиональном направлении. В состав архипелага входят 36 крупных островов и многочисленные мелкие острова и скалы, протянувшиеся более чем на 1200 км между о-вом Хоккайдо и п-овом Камчатка (рис. 1). Их общая площадь около 15,6 тыс. км<sup>2</sup>. Острова представлены двумя параллельными грядами — Большой Курильской и Малой Курильской. Малая Курильская гряда протяженностью 120 км простирается южнее о-ва Кунашир от о-ва Хоккайдо к северо-востоку.



Рис. 1. Карта-схема Курильских островов

На архипелаге 160 вулканов, из них около 40 действующих. Наиболее крупные вулканы — Алаид на о-ве Атласова (2339 м) и Тятя на о-ве Кунашир (1819 м). Почти все острова гористые, их берега большей частью обрывистые или террасированные. На крупных островах протекают реки и ручьи. Имеются многочисленные озера, в том числе в кратерах потухших вулканов. Для некоторых островов характерны горячие источники, с которыми связаны уникальные сообщества со специфическим набором видов растений и беспозвоночных животных.

Архипелаг окружен огромными глубинами. Изобата в 8000 м в Тихом океане лежит всего в 90 милях к юго-западу от о-ва Симушир, примерно на таком же расстоянии в Охотском море начинаются глубины порядка 3500 м. Глубины между некоторыми средними островами гряды также большие. Так, глубина прол. Буссоль свыше 2000 м. Однако многие проливы в северной и южной частях архипелага сравнительно мелководны, и глубины в них не превышают 50—100 м.

Степень изученности флоры и фауны Курильских островов до последнего времени оставалась крайне низкой. Это было связано с тем, что, с одной стороны, до конца 80-х годов XX столетия Курильские острова были закрыты для свободного посещения биологами, с другой — многие острова и по сей день, из-за удаленности и суровости условий, являются труднодоступными для исследователей. Тем не менее благодаря отдельным работам было установлено, что через архипелаг проходят важные биогеографические границы, разделяющие флористи-

ческие и фаунистические области. В частности, так называемая линия Миябе между островами Итуруп и Уруп разделяет Циркумбореальную и Восточно-Азиатскую флористические области [17]. Согласно биогеографическому делению суши А.П.Семенова-Тян-Шанского [15], дополненному Г.О.Кривоуцкой [8], Палеарктическая и Европейско-Сибирская подобласти Палеарктической области соприкасаются на Курилах. Кроме того, в соответствии со схемами зоогеографического районирования континентальных водоемов через острова проходит граница между Палеарктикой и Амуро-Маньчжурской Переходной областью по схеме Л.С.Берга [3] или Сино-Индийской областью по схеме Я. И. Старобогатова [16]. Однако точные границы разделения упомянутых областей оставались спорными из-за слабой изученности островной биоты.

В основу настоящей статьи положены данные по составу и распространению высших растений, наземных и пресноводных моллюсков, насекомых, пресноводных рыб и наземных позвоночных животных, полученные при проведении Международного Курильского проекта (МКП) в 1994—2000 гг. Всего в рамках МКП выполнено семь морских экспедиций, из которых три прошли на научно-исследовательском судне ДВО РАН «Профессор Богоров» (1994, 1995, 1997 гг.), три — на научно-исследовательском судне ДВО РАН «Академик Опарин» (1996, 1998, 1999 гг.) и одна — на научно-исследовательском судне «Океан» Дальневосточного научно-исследовательского гидрометеорологического института (2000 г.). В общей сложности в экспедициях приняло участие 164 ученых, аспирантов и студентов из России, США и Японии. Участники проекта посетили все наиболее крупные острова Курильского архипелага и некоторые скалы. Общая протяженность маршрутов составила около 20 тыс. миль, продолжительность рейсов — 245 сут. Было собрано более 500 тыс. экземпляров растений и животных. Обработка этих материалов вызвала всплеск публикаций по биоте Курил, только за последнее время было опубликовано около 150 статей [21] и 1 книга [14].

**Геологическая история Курильского архипелага.** История развития палео-Курильского архипелага может быть реконструирована начиная с сенонского времени (88—65 млн лет), когда Охотоморский регион отделялся от океана Академической островодужной системой [2]. К началу четвертичного периода (1,8 млн лет) контуры береговой линии Охотского моря стали близки к современным, а дальнейшая конфигурация определялась в основном глобальными изменениями климата. Позднекайнозойское похолодание наиболее ярко выразилось в плейстоцене, для которого характерно чередование ледниковых и межледниковых эпох. Не менее четырех раз за этот период льды покрывали Евроазиатский и Североамериканский континенты. Общей закономерностью плейстоцена является кратковременность ледниковых эпох по сравнению с теплыми периодами. Рост и таяние полярных ледников приводили к колебаниям уровня моря, который мог опускаться до абсолютных отметок порядка минус 110—130 м и подниматься до плюс 10 м.

По-видимому, современные экосистемы Курильского архипелага формировались в основном в ходе наиболее крупноамплитудной позднеюрмской регрессии и последующей трансгрессии. В эпоху позднеюрмского климатического минимума (18—15 тыс. лет назад) уровень моря опустился на 130 м, и большая часть современного шельфа была осушена. В это время Сахалин, Хоккайдо, острова Малой Курильской гряды, Кунашир и Итуруп составляли единую систему, имевшую сухопутные связи с Приморьем. Острова Парамушир и Шумшу соединились с п-овом Камчатка. В отдельные территориальные блоки были объединены острова Экарма, Шиашкотан, Харимкотан и Онекотан, а также о-в Уруп и о-ва Черные Братья (Чирпой и Брат Чирпоев) [2]. В эту эпоху в течение года большая часть

акватории Охотского моря, вероятно, была покрыта льдом, лед также мог блокировать океанские проливы, за исключением прол. Буссоль, который из-за мощного водообмена между морскими и океаническими водами и сильнеешего течения, очевидно, никогда не имел ледяного покрова.

В конце юрма (15—13 тыс. лет назад) происходит потепление и начинается голоценовая трансгрессия, характеризующаяся быстрым подъемом уровня моря. Переход от холодных условий к теплым был очень резким. Так, в Восточном Китае за период всего в 700 лет (13,1—12,4 тыс. лет тому назад) среднегодовая температура воздуха поднялась на 7 °С [30]. Изоляция островов происходила по мере подъема уровня моря в течение 7—7,5 тыс. лет и была завершена в голоценовый оптимум. Одними из первых (15—14 тыс. лет назад), по-видимому, были изолированы о-в Итуруп от о-вов Малой Курильской гряды и Кунашира и о-ва Черные Братья от Урупа. На следующем этапе трансгрессии произошли открытие пролива Лаперуза и, соответственно, изоляция о-ва Хоккайдо от Сахалина (12—11 тыс. лет), а также изоляция островного блока Шумшу–Парамушир от Камчатки (10 тыс. лет). Наиболее поздно был изолирован о-в Кунашир от Хоккайдо (7,5 тыс. лет) и Сахалин от материка (7 тыс. лет назад) [2], что должно было найти свое отражение в формировании их биот.

**Биоразнообразие Курильских островов.** Курильской островной биоте свойственно высокое таксономическое разнообразие растений и беспозвоночных животных. В частности, на исследуемых островах было обнаружено 585 видов пресноводных водорослей, представленных 706 внутривидовыми таксонами из 8 отделов [11], 1194 вида, 550 родов и 135 семейств сосудистых растений [1]. На Курильском архипелаге зарегистрировано 420 видов пауков [10], 45 видов наземных и



Остров Итуруп: ихтиологи готовят снасти для сбора материала

90 видов пресноводных моллюсков [12, 13], а фауна насекомых оценивается в 8 тыс. видов [9, 28]. Для сравнения отметим, что, например, на расположенном в тех же широтах крупном острове Сахалин к настоящему времени обнаружено 1196 видов, 462 рода и 122 семейства сосудистых растений (без учета заносных форм), 40 видов наземных и 75 видов пресноводных моллюсков, а фауна насекомых оценивается в 7,8 тыс. видов. Также беднее на Сахалине, по сравнению с Курилами, и арахнофауна [10].

Сахалин, как и Курилы, вытянут в меридиональном направлении. Сопоставима и их географическая протяженность: 948 км и 1200 км соответственно. Вертикальная зональность этих двух территорий тоже вполне сравнима — многие горные хребты и вершины Сахалина находятся примерно на том же уровне высот, что и курильские. Однако площадь Сахалина (76,4 тыс. км<sup>2</sup>) в несколько раз выше суммарной площади всех островов Курильского архипелага (15,6 тыс. км<sup>2</sup>). Курилы, таким образом, являются исключением из общего правила распределения биоразнообразия, по которому при сходных условиях на одном крупном острове ожидается большее разнообразие, чем на двух, в сумме равных ему по площади [27].

По-видимому, причину расхождения между ожидаемым и действительным уровнем видового разнообразия Сахалина и Курильского архипелага следует искать не только в современном их физико-географическом состоянии, но и в истории формирования этих территорий и их биот. Важное значение в этом плане приобретают позднеюрмские территориальные связи Сахалина и Южных Курильских островов с Хоккайдо и Сихотэ-Алинем, а также Северных Курильских островов с Камчатским регионом. Существенное влияние на богатство островной биоты оказало время последующей изоляции островов в ходе голоценовой



Устье реки на острове Онкотан





Рис. 2. Эндемик Курил — бескрылая муха *Scathophaga exalata*

трансгрессии. Необходимо отметить, что возникновение сухопутных мостов в суровых условиях климатического минимума могло способствовать проникновению на острова лишь бореальных элементов и препятствовало миграции теплолюбивых видов. В связи с этим основная миграция с юга, очевидно, происходила в период наступавшего потепления, при этом преимущества получали острова, изоляция которых происходила позднее. Например, изоляция Сахалина от о-ва Хоккайдо произошла примерно 12 тыс. лет тому назад, когда климат был еще сравнительно холодный, в то время как о-в Кунашир, имеющий среди Курильских островов максимальное видовое разнообразие биоты, отделился от Хоккайдо много позже,

около 7,5 тыс. лет назад. Высокому уровню биоразнообразия на Кунашире, несомненно, способствовало и наличие на острове многочисленных горячих источников.

Особую роль позднеюрмские территориальные связи имели для распространения переднежаберных и крупных двустворчатых моллюсков, пресноводных рыб (за исключением проходных видов) и наземных позвоночных животных (за исключением интродуцентов и птиц). Показательно, что перечисленные выше группы животных не смогли проникнуть на Средние Курильские острова, которые таких территориальных связей не имели. Всего же на Северных и Южных Курилах обнаружено 28 видов пресноводных круглоротых и рыб [20, 26], 3 вида амфибий, 4 вида рептилий, 25 аборигенных видов (29 подвидов) наземных млекопитающих [7].

Важная особенность биоты Курильского архипелага — невысокий уровень эндемизма. В этом отношении очень показательна флора Курильских островов: растения-эндемики составляют в ней менее 2 % (25 видов) всех сосудистых растений. Большинство из них относится к неоэндемикам, у которых отличия от родственных, часто широко распространенных на соседних территориях видов не очень выражены и не всеми ботаниками признаются достаточными для выделения курильских форм в самостоятельные виды. Низкий уровень эндемизма высших растений на Курилах — свидетельство их недолгой изоляции и существования возможности потока генов между островами и материком [6].

Среди курильских наземных млекопитающих нет ни одного эндемичного вида или подвида [7], тогда как в териофауне Японии насчитывается около 40 % эндемичных форм [24]. Из 300 видов птиц, живущих на островах или связанных с ними миграциями, эндемичным признан только один подвид — курильский чистик (*Serphus columba snowi*). Напротив, все 4 вида пресмыкающихся, обитающих в районах горячих источников на Кунашире и на некоторых Японских островах, относятся к островным эндемикам.

Эндемизм у некоторых других крупных элементов островной биоты, например у насекомых и пресноводных моллюсков, выражен гораздо существеннее, чем у растений и теплокровных животных. Так, среди 27 видов прямокрылых на-

секомых, известных с Курил, эндемичны 2 вида и 4 подвида [29]. Среди 90 видов пресноводных моллюсков, обитающих на Курильских островах, отмечено 6 эндемичных видов, что составляет 6,7 % от малакофауны архипелага [13]. Интересно, что большинство выявленных эндемиков обитают на Южных Курильских островах. Видов же, ограниченных в своем распространении только Средними или Северными Курилами, немного. В качестве примера можно привести описанную по материалам МКП бескрылую муху *Scathophaga exalata* (рис. 2), найденную на маленьких островах и скалах (Экарма, Чиринкотан, Ловушки, Райкоке, Янкича) и связанную с птичьими базарами и лежбищами морских млекопитающих [25].

**Особенности формирования биоты и биогеографические границы.** Географическое распространение флоры и фауны на Курильских островах тесно связано с их геологической историей. Несмотря на относительно древнее происхождение Большой Курильской дуги, датируемое не позже позднего олигоцена (около 30—25 млн лет), и более древний возраст Малой Курильской дуги, современное состояние биоты, вероятно, начало формироваться в начале четвертичного периода (около 1 млн лет назад), когда в результате наступления эпохи ледников часть островов оказалась связана сухопутными мостами с континентом. Периодические понижения уровня моря позволили материковым видам проникнуть на многие острова. В межледниковые периоды уровень моря был несколько выше нынешнего, поэтому некоторые острова эпизодически затапливались или превращались в цепи островов. Происходило общее перемещение флоры и фауны. Некоторые холодолюбивые представители биоты оказывались отрезанными и поселялись на горных вершинах. В периоды похолоданий часть теплолюбивых растений и животных могла сохраняться в свободных от снега рефугиумах.

По числу видов на Курильских островах доминируют восточноазиатская (палеархеоарктическая) флора и фауна, заселившие в основном южную часть архипелага. Большая часть восточноазиатских видов, вероятно, проникла на острова в наиболее ранний период голоценовой трансгрессии, когда климат становился теплее, а уровень моря оставался еще низким и многие теплолюбивые виды растений и животных могли использовать для заселения островов еще существовавшие сухопутные мосты. Аналогичные процессы, очевидно, происходили и на севере архипелага, однако в период последней трансгрессии здесь также вероятен был отток некоторых арктических видов. Несомненно, большой вклад в формирование биоразнообразия Курил внесли популяции бореальных видов растений и животных, проникших на острова в более ранние периоды [6].

Очевидно, что в позднем плейстоцене и голоцене растения и животные расселялись в большей степени на север, чем на юг. При этом самый глубокий пролив Буссоль оказался крупным биогеографическим рубежом, разделившим соответствующие флористические и зоологические области (подобласти). На такое разделение островов в первую очередь указывает характер распространения арктоальпийских и восточноазиатских элементов в курильской флоре [1]. Значение пролива Буссоль как границы между крупными биогеографическими областями (подобластями) подтверждается также характером распространения беспозвоночных животных, в частности пресноводных и наземных моллюсков, а также амфибиотических и наземных насекомых [9, 12, 13, 18]. По материалам Международного Курильского проекта установлено, что севернее прол. Буссоль не проникает ни один курило-хоккайдский или южнокурильский таксон пресноводных моллюсков на уровне подрода, секции или вида. Для наземной малако- и энтомофауны островов, расположенных южнее этого пролива, характерно большое

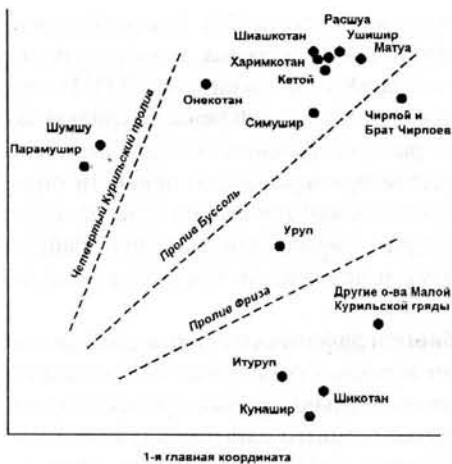


Рис. 3. Ординация островов Курильского архипелага в пространстве первых двух главных координат (Principal Coordinate Analysis [23]. Пунктирными линиями показаны границы между группами островов. Анализ проведен с использованием программы NTSYS (версия 1.70) для 16 островов и основан на распространении на них 2420 видов следующих таксонов: сосудистые растения (1194 вида), наземные млекопитающие (24), пресноводные рыбы (28), наземные моллюски (44), пресноводные моллюски (89), полужесткокрылые насекомые (230), жесткокрылые семейств Carabidae (181) и Dytiscidae (36), двукрылые семейства Syrphidae (207) и перепончатокрылые семейств Braconidae (341), Formicidae (30), Apidae, Bombinac (16 видов)

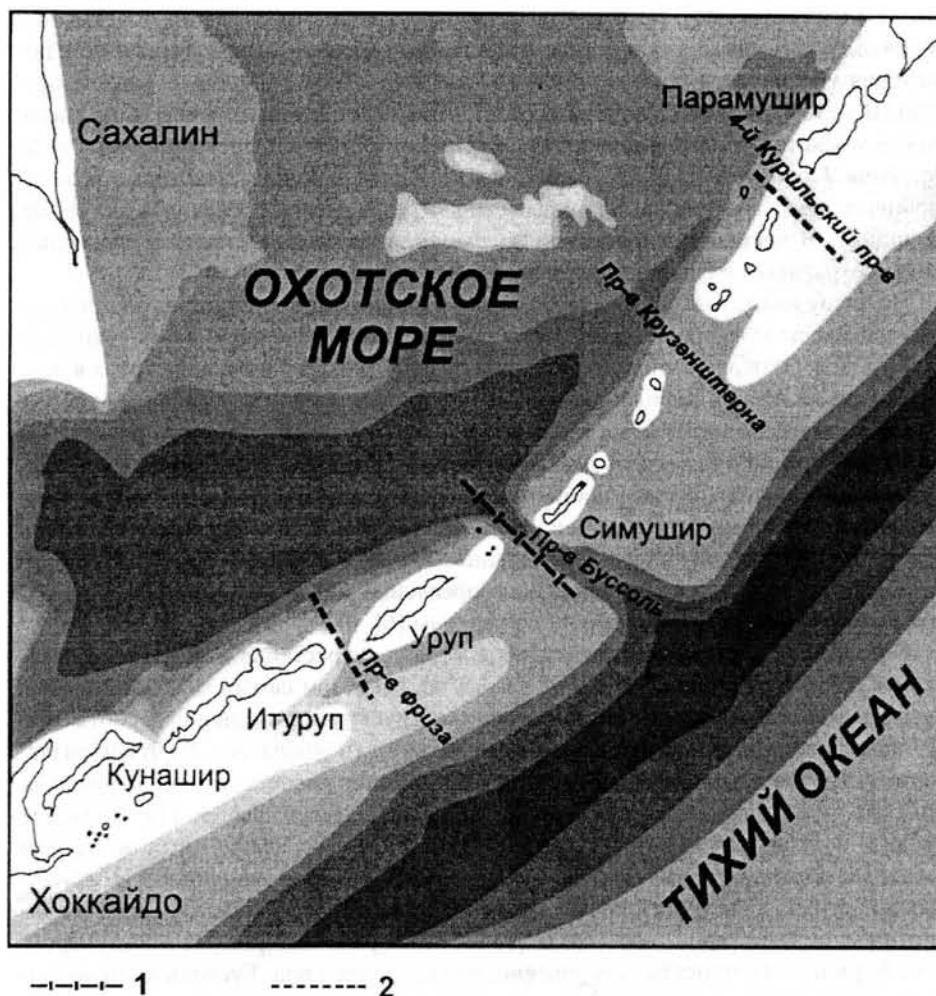


Рис. 4. Курильский регион в позднем вюрме, 15—20 тыс. лет тому назад (по: [2, 4]). 1 — граница между биогеографическими областями (подобластями), 2 — граница переходной зоны



К статье В.В.Богатова, Т.У.Питча, Ю.Н.Журавлева, С.Ю.Стороженко, А.С.Лелея, В.Ю.Баркалова, С.К.Холина, Л.А.Прозоровой «Особенности формирования наземной и пресноводной биоты Курильского архипелага»

---



Высадка на остров Итуруп с судна «Академик Опарин»



Пресноводное озеро на острове Онекотан



Снежки-перелетки на острове Парамушир



число палеарктических элементов, которые также не проникают далее на север. В настоящее время значимость прол. Буссоль как важного биогеографического рубежа усиливается в связи с различными климатическими условиями в южной и северной частях архипелага.

При более детальном районировании отмечено совпадение большинства границ флористических районов и фаунистических округов (провинций), что свидетельствует в пользу единой биогеографической схемы районирования Курильского архипелага [4]. Методом главных координат [23] нами проведен анализ распространения 2420 видов сосудистых растений, основных групп насекомых, моллюсков, рыб, земноводных, пресмыкающихся и наземных млекопитающих островов Курильского архипелага. В результате этого выделены вторые по значению (после прол. Буссоль) биогеографические барьеры в районах проливов Фриза и Четвертого Курильского (рис. 3). Эти проливы, соответственно с юга и севера, отделяют острова, имевшие в прошлом связи с континентальной сушей, от островов, которые таких связей не имели, что вполне объясняет сложившуюся ситуацию (рис. 4). Между проливами Фриза и Четвертым Курильским образовалась фактически переходная зона, для которой характерны резкое обеднение видового состава, отсутствие наземных позвоночных животных (за исключением интродуцентов и птиц) и основное перекрытие ареалов восточноазиатских (палеарктических) и бореальных видов. Важно, что отмеченные основные черты переходной зоны (обеднение видового состава, перекрытие ареалов) характерны и для переходных зон, расположенных в пределах других архипелагов земного шара, например Малых Зондских [5].

По схеме биогеографического деления суши А.П.Семенова-Тян-Шанского [15], дополненной С.Куваева [22], через южную границу выделенной переходной зоны, т. е. через прол. Фриза, в настоящее время проходит рубеж, разделяющий Палеарктическую и Европейско-Сибирскую подобласти Палеарктической области. Считается также, что через данный пролив проходит граница, разделяющая Голарктическую (Палеарктическую) область и Амурскую переходную область по ихтиологической схеме Л.С.Берга [3]. Этой же схеме следует известный российский ихтиолог И.А.Черешнев [19]. Выделение переходной биогеографической зоны позволяет уточнить районирование внутри архипелага. В частности, не вызывает сомнения, что границу между биогеографическими областями (подобластями) правильнее проводить не по южной границе переходной зоны, совпадающей с северной границей распространения позвоночных животных и пресноводных рыб, а по крупному географическому рубежу, проходящему внутри нее. Таким образом, каждая часть переходной зоны должна входить в состав обеих биогеографических областей. Как было показано ранее, реальная граница между соответствующими областями (подобластями) проходит по глубоководному прол. Буссоль. Важно, что данный подход не противоречит принципам выделения биохорон высокого ранга и позволяет частично унифицировать схемы биогеографического районирования, выполненные на разных объектах биоты.

Работа выполнена при поддержке подпрограммы «Биологическое разнообразие» ФЦНТП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития науки и техники гражданского назначения»; Biological Science Directorate (Biotic Surveys and Inventories Program) и International Program Division of the U.S. National Science Foundation, гранты DEB-9400821 и DEB-955031 (рук. Theodore W. Pietsch); Japan Society for the Promotion of Science, грант BSAR-401 (рук. Kunio Amaoka). Подготовка данного материала к публикации осуществлена при поддержке грантов Дальневосточного отделения РАН за 2002 г., проекты № 1 и № 10 (рук. В.В.Богатов).

## ЛИТЕРАТУРА

1. Баркалов В.Ю. Очерк растительности // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 35—66.
2. Безверхний В.Л., Плетнев С.П., Набиуллин А.А. Очерк геологического строения и развития Курильской островодужной системы и смежных территорий // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 9—22.
3. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Ч. 2. С. 469—925.
4. Богатов В.В. Биогеографические проблемы Курильского архипелага // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 150—160.
5. Дарлингтон Ф. Зоогеография. М.: Прогресс, 1966. 519 с.
6. Журавлев Ю.Н., Сазонова И.Ю. Формирование видового разнообразия курильской биоты // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 144—149.
7. Костенко В.А. Наземные млекопитающие // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 135—143.
8. Кривошуккая Г.О. Энтомофауна Курильских островов. Основные черты и происхождение. Л.: Наука, 1973. 315 с.
9. Лелей А.С., Стороженко С.Ю., Холин С.К. Наскомые (Insecta) // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 96—108.
10. Марусик Ю.М. Пауки (Aranei) // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 69—73.
11. Никулина Т.В. Пресноводные водоросли // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 23—34.
12. Прозорова Л.А. Наземные моллюски // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 74—81.
13. Прозорова Л.А., Сасно Е.М., Богатов В.В. Пресноводные моллюски // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 82—95.
14. Растительный и животный мир Курильских островов: (Материалы Международного Курильского проекта) / Ред. Стороженко С.Ю., Богатов В.В., Лелей А.С. Владивосток: Дальнаука, 2002. 163 с.
15. Семсенов-Тян-Шанский А.П. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых // Тр. Зоол. ин-та. 1935. Т. 2, вып. 2/3. С. 397—410 + 1 карта.
16. Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л.: Наука, 1970. 372 с.
17. Тахтаджян А.Л. Флористические области мира. Л.: Наука, 1978. 247 с.
18. Тесляк В.А. Амфибиотические насекомые // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 109—117.
19. Черешнев И.А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1988. 131 с.
20. Шедько С.В. Обзор пресноводной икhtiофауны // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 118—134.
21. Abstracts of the International Symposium on Kuril Island Biodiversity, Sapporo, May 18—22, 2001. Sapporo: The Hokkaido University Museum and Graduate School of Fisheries Sciences, 2001. 53 p.
22. Kuwayama S. Insect fauna of the Southern Kuril Islands. Sapporo, 1967. 225 p.
23. Legendre L., Legendre P. Numerical Ecology. Developments in Environmental Modeling. Vol. 3. Amsterdam; Oxford; New York: Elsevier Sci. Publ. Co., 1983. 419 p.
24. Millien-Parra V., Jaeger J.J. Island biogeography of the Japanese terrestrial mammal assemblages: an example of a relict fauna // J. Biogeography. 1999. Vol. 26. P. 959—972.
25. Ozerov A.L. Scatophaga exalata sp. n. (Diptera, Scatophagidae) with reduced wings from Kuril Islands // Far Eastern Entomologist. 1996. N 35. P. 1—4.
26. Pietsch T.W., Amaoka K., Stevenson D., MacDonald E.L., Urbain B.K., Lopez J.A. Freshwater fishes of the Kuril Islands and adjacent regions // Species Diversity. 2001. Vol. 6. P. 133—164.
27. Simberloff D., Abele L.G. Refuge design and island biogeographic theory: effect of fragmentation // Am. Nat. 1982. Vol. 120. P. 41—50.
28. Storozhenko S.Yu., Lel'chik A.S., Kurzenko N.V., Tshistjakov Yu.A., Sidorenko V.S. Insect biodiversity of the Russian Far East // Far Eastern Entomologist. 2002. N 109. P. 1—28.
29. Storozhenko S. Yu. Orthoptera and Dermaptera (Insecta) of Kuril Islands // The North Pacific Islands Biological Researches. Vladivostok. 2002. N 7. P. 10—11.
30. Yang Huai-jen, Xie Zhiren. Sea level in East China over the past 20 000 years // Evol. East Asian Envir. 1983. Vol. 1. P. 7—12.