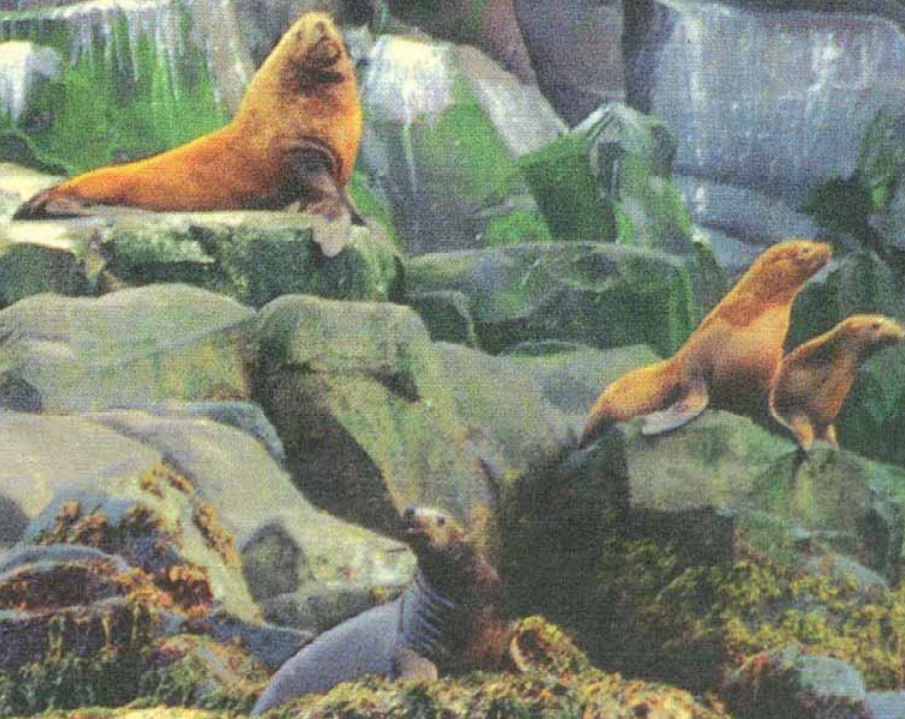


РАСТИТЕЛЬНЫЙ И ЖИВОТНЫЙ МИР КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

МАТЕРИАЛЫ МЕЖДУНАРОДНОГО
КУРИЛЬСКОГО ПРОЕКТА



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
FAR EASTERN BRANCH
INSTITUTE OF BIOLOGY AND SOIL SCIENCES

FLORA AND FAUNA OF KURIL ISLAND
(Materials of International Kuril Island Project)



VLADIVOSTOK
DALNAUKA
2002

БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ КУРИЛЬСКОГО АРХИПЕЛАГА

В. В. Богатов

Еще недавно в литературе имелись лишь отрывочные сведения о флоре и фауне Курильских островов. Отсутствовала или была крайне скудной информация о грибах, лишайниках, пресноводных водорослях, мхах, пресноводных и наземных моллюсках, насекомых, паукообразных и ряде других групп растений и животных. Некоторые небольшие острова, такие как Анциферова, Экарма, Чиринкотан, Райкоке, Кетой, Брат Чирпоев, Броутона и др., до Международного курильского проекта (МКП) никогда не посещались учеными биологами. Такая ситуация с одной стороны объяснялась тем, что долгое время Курильские острова были закрыты для свободного посещения, с другой — многие острова и по сей день являются труднодоступными для исследователей.

В ходе выполнения МКП получены достаточно полные сведения о составе биоты практически всех основных островов архипелага, что дало возможность специалистам по разным группам растений и животных детально обсуждать биогеографические вопросы этого региона. В первую очередь критически рассмотрено положение Курильских островов в имеющихся флористических и фаунистических схемах крупного районирования Земного Шара (области или подобласти в соответствии с разными схемами районирования), в которых одними из наиболее спорных были биогеографические рубежи в пределах островов Сахалин, Хоккайдо и Южных Курильских о-вов. Например, в соответствии с широко признанным флористическим районированием суши А. Л. Тахтаджяна (1978) в пределах Курильских островов проходит граница между Восточно-Азиатской и Циркумбореальной флористическими областями, так называемая «линия Миябе». Однако положение этой линии до последнего времени оставалось дискуссионным. Разные авторы считали, что такой ботанико-географический рубеж проходит либо между островами Кетой и Ушишир (Hulten, 1933) по северной границе распространения курильского бамбука (*Sasa kurilensis*), либо южнее, между о-вами Итуруп и Уруп (Tatewaki, 1933) или Уруп и Чирпой (Воробьев, 1963) по границам распространения отдельных групп восточно-азиатских видов растений.

В соответствии с известным зоогеографическим делением суши по Склэтэру-Уоллесу, разработанным на основании распространения млекопитающих и птиц и модифицированным затем И. И. Пузановым (1938) и О. Л. Крыжановским (1976), весь Курильский архипелаг, а также о-ва Сахалин и Хоккайдо относятся к Ангарской подобласти Европейско-Сибирской области Палеарктического подцарства. В тихоокеанском регионе данная подобласть южнее о-ва Хоккайдо граничит с Восточно-Азиатской (Гималайско-Китайской) переходной областью между Палеарктикой и царством Палсогея или Индо-Малайской областью (Ориентальной, Сино-Индийской — у разных авторов).

В районировании Земного Шара, проведенном А. П. Семеновым-Тян-Шанским (1935) на основании распределения жесткокрылых насекомых, в качестве переходной обозначена Палеархеоарктическая подобласть Палсарктической области, в состав которой в восточной ее части, выделенной в качестве Японской провинции, вошли все Японские острова, в том числе о-в Хоккайдо, а также южная часть о-ва Сахалин. Впоследствии японский энтомолог С. Куваяма (Kuwayama, 1967) к Палеархеоарктической подобласти добавил Южные Курильские о-ва до пролива Фриза, что также подтвердила И. М. Леванидова (1982), изучив имеющуюся информацию по распределению амфибиотических насекомых. В своем итоговом энтомологическом исследовании Г. О. Криволуцкая (1973) границу между Южными и Средними Курильскими островами, совпадающую с границей между зоогеографическими подобластями, проводила по проливу Буссоль, а между Средними и Северными о-вами — по Четвертому Курильскому проливу.

Среди схем фаунистического разделения континентальных водоемов наибольшее признание получили схема Л. С. Берга (1949), разработанная на основе географического распределения пресноводных рыб, и схема Я. И. Старобогатова (1970), изучившего распространение моллюсков внутренних вод. Согласно схеме Берга в районе Курильских островов должна проходить граница между Голарктической (Палеарктической по: Черешнев, 1998) и Амурской Переходной областями. Я. И. Старобогатов через Курильские о-ва проводит границу между Палеарктической и Сино-Индийской областями. В схеме Л. С. Берга граница между областями проходит по проливу Фриза, разделяющего о-ва Итуруп и Уруп, а в схеме Я. И. Старобогатова – через середину архипелага условно, что связано с недостатком фактических данных.

В результате анализа материалов МКП было подтверждено, что через Курильские острова проходит важный биогеографический рубеж, разделяющий биохороны высокого ранга – области или подобласти (рис. 1). Кроме того, специалисты, участвовавшие в МКП, сумели провести более детальное районирование территории, выделив в пределах архипелага отдельные биогеографические округа (провинции) и районы.

При использовании методов флористического районирования было показано, что граница между Восточно-Азиатской и Циркумбореальной флористическими областями проходит по наиболее глубокому на архипелаге проливу Буссоль. На такое разделение островов в первую очередь указывает характер распространения арктических и восточно-азиатских элементов в курильской флоре (Баркалов, 2002). 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 (Прозорова и др., 2002; Лелей и др., 2002; Прозорова, 2002; Тесленко, 2002). По материалам МКП установлено, что севернее пролива Буссоль не проникает ни один курило-хоккайдский или южно-курильский таксон пресноводных моллюсков на уровне подрода, секции или вида. Для наземной малако- и энтомофауны островов, расположенных южнее этого пролива, характерно большое число палеарктоарктических элементов, которые также не проникают далее на север.

Значение пролива Буссоль как крупного биогеографического рубежа объясняется геологической историей Курильских о-вов (Безверхний и др., 2002). На протяжении кайнозоя это был наиболее глубокий действующий пролив в Курильской островодужной системе, на который ныне приходится 43,3% от суммы поперечных сечений проливов. В отличие от остальных проливов архипелага пролив Буссоль даже в периоды ледниковых эпох из-за мощного водообмена между морскими и океаническими водами и сильнейшего течения никогда не имел ледяного покрова. Последнее обстоятельство, вероятно, сыграло определяющую роль в ограничении распространения курильской биоты. Южные и северные острова и проливы в периоды регрессий моря с юго-востока и северо-востока прикрывались достаточно обширными полуостровами и мелководьями, а о-в Шиадок – крупным мелководьем и, возможно, островом (рис. 1), что усиливало эффект похолодания в данном регионе. В результате мелководные проливы архипелага даже в летний сезон, вероятно, были покрыты или блокированы льдом. Отдельные южные и северные острова в эти периоды имели территориальные связи между собой и ближайшими осушенными палеотерриториями, что, в свою очередь, способствовало проникновению на Курилы многих групп растений и животных из Хоккайдо и Камчатки. В настоящее время значимость пролива Буссоль, как важного биогеографического рубежа, усиливается в связи с различными климатическими условиями, сложившимися в южной и северной частях архипелага.

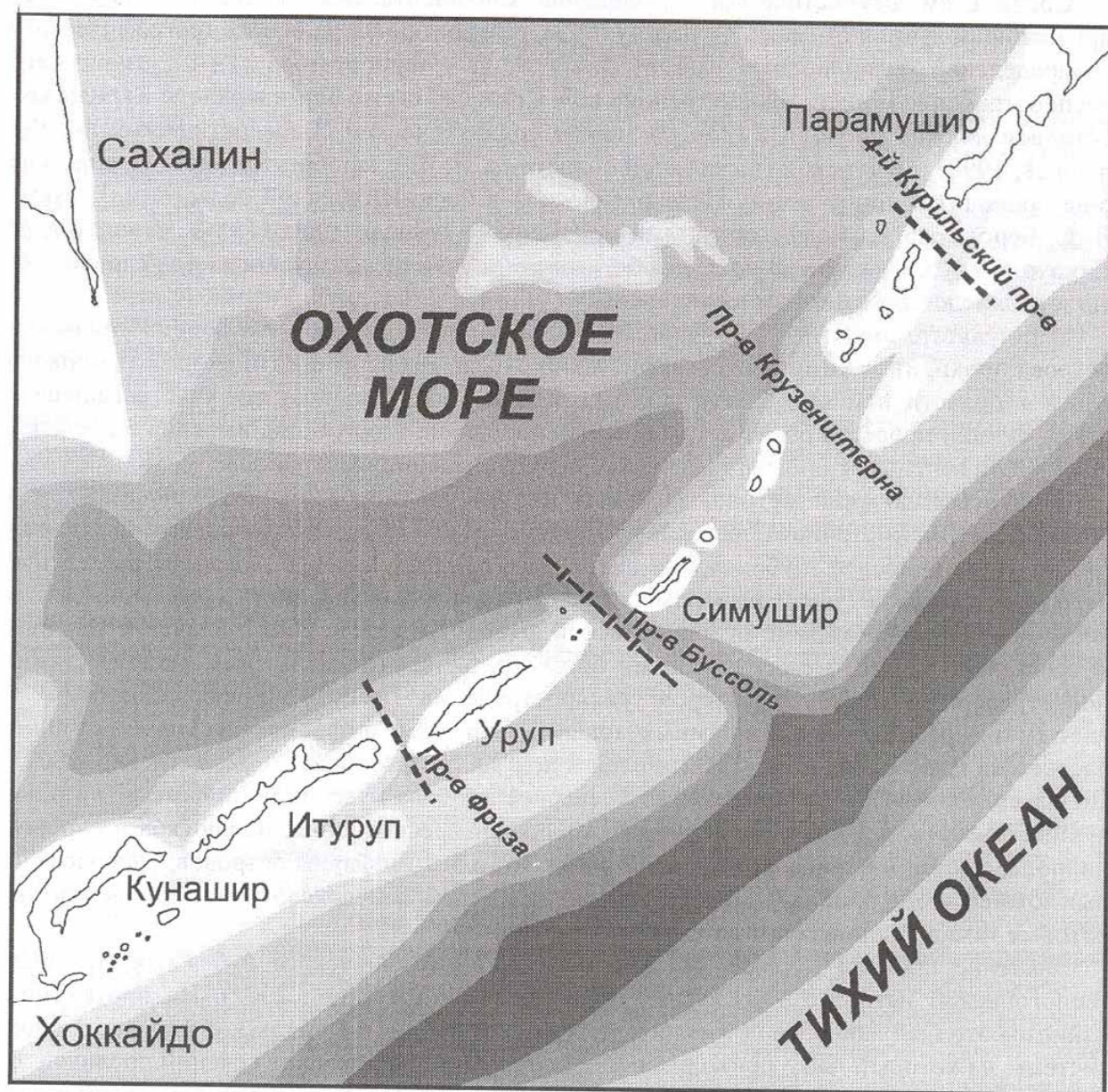


Рис. 1. Курильский регион в позднем вюрме (15-20 тыс. лет тому назад). (По: Безверхний и др., 2002). 1 – граница между биогеографическими областями (подобластями), 2 – граница переходной зоны.

Более детальные флористическое и зоогеографическое районирования Южных Курильских о-вов, расположенных южнее пролива Буссоль, имеют как общие черты, так и свои особенности. По результатам флористического анализа на Южных Курилах выделено 3 района: Урупский, объединяющий о-ва Броутона, Чирпой, Брат Чирпоев, Уруп и северную часть о-ва Итуруп (к северу от перешейка Ветровой); Южно-Курильский с о-вами Итуруп (к югу от перешейка Ветровой) и Кунашир; Мало-Курильский, объединяющий все о-ва Малой Курильской гряды (Баркалов, 2002).

По составу энтомофауны, характеризующемуся большим числом видов – выходцев из Японии, все острова, расположенные южнее пролива Буссоль, объединены в Курило-Хоккайдский зоогеографический округ, который в свою очередь разделен на Урупский и Южно-Курильский районы (Лелей и др., 2002). Специалисты по водным моллюскам выделили здесь две зоогеографических провинции, разграничив их по проливу Екатерины (Прозорова и др., 2002). Однако объединение Итурупа с более северными островами в единую провинцию, вероятно, преждевременно. Во-первых, на Итурупе обитают крупные двустворчатые моллюски из родов *Kurilinaia* и *Kunashiria*, распространенные также на Кунашире, о-вах Малой Курильской гряды (представителей *Kunashiria* нет на Шикотане, а *Kurilinaia* – на мелких о-вах Малой Курильской гряды), о-ве Хоккайдо и юге о-ва Сахалин, что является серьезным аргументом общности происхождения малакофауны этих территорий. Во-вторых, отмеченный на Итурупе якобы необычно высокий уровень эндемизма моллюсков (15%) получен в основном за счет описания новых видов, известных пока только с этого острова, что не исключает их нахождения в будущем, например, на Хоккайдо. Необходимо также учитывать особенности распределения других групп флоры и фауны, в частности, результаты флористического районирования, а также анализа состава наземных насекомых, согласно которому сообщества этих членистоногих с о-ва Итуруп образуют устойчивый кластер с таковыми сообществами с о-вов Кунашир и Малой Курильской гряды (Лелей и др., 2002).

Ряд различий в составе флоры между Южно-Курильским и Мало-Курильским флористическими районами объясняется существовавшей высотной поясностью растительных сообществ на древнем осушенном блоке, объединявшем Итуруп, Кунашир, Малую Курильскую гряду, Хоккайдо и др. территории, а также бóльшим развитием террасовидных поверхностей на восточной его части. Именно этим можно объяснить отсутствие на Малой Курильской гряде, например, кедрового стланика или наличие лиственницы на Шикотане и Итурупе и ее отсутствие на Кунашире. Отсутствие ныне лиственницы на Хоккайдо объясняется ее исчезновением в результате затопления основных местообитаний (палеопобережья) и значительным потеплением климата на этом острове в голоцене. При этом произрастание лиственницы на севере Хоккайдо свыше 6,5 тыс. лет тому назад подтверждается результатами пыльцевого анализа (Igarashi et al., 1993).

В тоже время, в южной части архипелага пролив Екатерины, отделяющий о-в Итуруп от о-ва Кунашир и Малой Курильской гряды, и пролив Фриза, разделяющий о-ва Итуруп и Уруп, являются вполне реальными барьерами, ограничивающими распространения на север многих групп теплолюбивых растений и животных. Существование данных рубежей также объясняется геологической историей этого района. Последняя территориальная связь о-ва Кунашир и Малой Курильской гряды с Хоккайдо была прервана соответственно около 7,5 и 10,5 тыс. лет назад в период послеледниковой трансгрессии (Безверхний и др., 2002). Остров Итуруп мог иметь последнюю территориальную связь с более южными островами и с Хоккайдо через временно осушенный юго-восточный полуостров (рис. 1) не позже 15 тыс. лет назад. Холодный климат этого периода, очевидно, послужил основной

причиной невозможности проникновения на Итуруп теплолюбивых форм деревьев и кустарников, амфибий, рептилий, рукокрылых, насекомоядных и других групп растений и животных, представленных на более южных островах. Из 20 видов млекопитающих (без учета интродуцированных видов), отмеченных ныне на Кунашире, на о-в Итуруп в то время смогли проникнуть лишь бурый медведь, заяц-беляк и соболь (Костенко, 2002).

Кроме того, на севере о-ва Итуруп очень узкий и низкий перешеек Ветровой оказался флористическим рубежом, преградившим распространение на север ели, пихты, лиственницы, ряда других древесных и травянистых растений, а также некоторых групп насекомых. Вероятно, немаловажную роль в становлении такого рубежа сыграли теплые условия росс-вюрмского времени (120-70 тыс. лет тому назад), когда на месте перешейка существовал сравнительно широкий морской пролив. Не исключено, что данный пролив образовывался и в более ранние периоды, на что косвенно указывают среднечетвертичные морские вулканомиктовые осадочные породы, из которых сложен перешеек (Безверхний и др., 1991).

Острова Уруп и Черные Братья, расположенные между проливами Фриза и Буссоль, в периоды регрессий моря и значительного похолодания климата могли соединяться между собой, но были разъединены с Итурупом проливом Фриза, что несомненно усиливало их изоляцию (рис. 1). Однако, этот пролив со стороны океана был прикрыт обширным мелководным участком, простиравшимся на север до пролива Буссоль и ослаблявшим водообмен между Охотским морем и океаном. В связи с этим, даже в летние месяцы холодных периодов пролив Фриза мог значительное время сохранять ледяной покров или быть блокирован льдом, что, вероятно, способствовало проникновению на о-ва Уруп и Черные Братья некоторых южных представителей флоры и фауны. Тем не менее, пролив Фриза оказался вполне значимой водной преградой. Севернее его не смогли проникнуть, например, дуб, крупные двустворчатые моллюски, 5 семейств пауков, пресноводные рыбы, млекопитающие и др. Лишь относительно небольшой ряд палеарктических видов растений и беспозвоночных животных сумели заселить эти острова. Кроме того, Уруп оказался самым южным островом, на который с севера проникли, например, 1 вид наземного моллюска (Прозорова, 2002), 7 видов пауков (Марусик, 2002), несколько видов жуков-плавунцов и других беспозвоночных.

Таким образом, в настоящее время биота островов Уруп и Черные Братья частично имеет переходный характер, но в наиболее общем виде она представляет собой обедненный вариант биоты Итурупа, которая в свою очередь является обедненным вариантом биоты о-ва Кунашир. При этом, геологическая история региона, размеры Южных Курильских островов и их удаленность от Хоккайдо, продолжительность и степень изоляции каждого из них на фоне сменяющихся климатических периодов хорошо объясняют биотическое своеобразие южной части архипелага.

Севернее пролива Буссоль было отмечено еще 2 важных биогеографических рубежа: пролив Крузенштерна, разделяющий о-в Райкоке и скалы Ловушки, и Четвертый Курильский пролив, разделяющий о-ва Парамушир и Онекотан. По данным проливам выделены границы, разделяющие 3 малакологические провинции (Прозорова и др., 2002), а по проливу Крузенштерна – граница, разделяющая Средне-Курильский и Северо-Курильский флористические районы (Баркалов, 2002) и соответствующие энтомологические районы (Лелей и др., 2002).

Разнообразие растений, водных моллюсков, пауков, насекомых и других беспозвоночных на островах, расположенных между проливами Буссоль и Крузенштерна, оказалось чрезвычайно низким, что объясняется их удаленностью от Хоккайдо и Камчатки, относительно небольшими размерами, отсутствием в прошлом связей с другими территориями и

рядом других факторов. По составу флоры Средне-Курильский район ближе к Северо-Курильскому. С юга на эти острова проникают восточно-азиатские элементы – курильский бамбук и тис (доходят до о-ва Кетой), каменная береза (доходит до о-ва Расшуа) и др. (Баркалов, 2002). Среди водных моллюсков здесь обитают только мелкие двустворки и два амфибионтных вида лимнеид, а число видов наземных моллюсков, представленных на этих островах как северными, так и южными элементами, может быть вполне сопоставимо с таковым на северных островах (Прозорова, 2002).

Среди наземных насекомых только на Средних Курилах совместно обитают викарлирующие виды шмелей: *Bombus florilegus*, проникающий сюда с юга, и *B. lucorum albocinctus*, проникающий на эти острова с севера. Однако на средней группе островов отсутствуют широко распространенные на Южных и Северных Курилах шмели *B. oceanicus*, *B. hypnorum* и муравей *Leptothrax acervorum* (Лелей и др., 2002). Также чрезвычайно обеднена на Средних Курилах фауна амфибиотических насекомых, из которых здесь обитают лишь несколько широко распространенных видов хирономид (Chironomidae, Diptera) и ручейников (Trichoptera), но отсутствуют представители отрядов веснянок (Plecoptera) и поденок (Ephemeroptera), распространенных в водоемах Южных и Северных Курильских островов (Тесленко, 2002). Видов, ограниченных в своем распространении только Средними Курилами немного. В качестве примера можно привести описанную по сборам МКП бескрылую муху *Scathophaga exalata* найденную на маленьких островах и скалах (Экарма, Чиринкотан, Ловушки, Райкоке, Янкича) и связанную с птичьими базарами и лежбищами морских млекопитающих (Ozerov, 1996).

Флора и фауна Северных Курил, расположенных севернее пролива Крузенштерна, генетически связаны с биотой Камчатки. Растительность этого района значительно обогащена арктическими и американскими элементами. Среди наземных насекомых на этих островах полностью отсутствуют южные виды, которые смогли проникнуть на Средние Курилы. Абсолютное большинство амфибиотических насекомых также относится к бореальному комплексу, причем среди них вновь появляются представители отрядов поденок и веснянок. Однако заметная обедненность флоры и фауны сохраняется до Четвертого Курильского пролива, севернее которого к островной биоте добавляется целый комплекс широко распространенных на Камчатке видов. В частности, на о-вах Шумшу и Парамушире появляются береза тощая *Betula exilis*, переднежаберные моллюски из родов *Kolhymamnicola* и *Cincinna*, крупные двустворчатые моллюски из рода *Beringiana*, щитки *Lepidurus arcticus*, северная мальма *Salvelinus malma malma* (массовые скопления), сибирский углозуб *Hynobius keyserlingi*, 10 видов млекопитающих и др. (Баркалов, 2002; Басарукин, 1983; Позорова и др., 2002; Костенко, 2002; Шелько, 2002; Sayenko, Minakawa, 1999).

Такая ситуация объясняется имевшимися более 9-10 тыс. лет назад территориальными связями Парамушира и Шумшу друг с другом и Камчаткой (рис. 1). Имеющие пресную воду средние по размерам острова Онекотан, Харимкотан и Шиашкотан, расположенные между Четвертым Курильским проливом и проливом Крузенштерна, с континентальной сушей связи не имели и только короткие периоды могли соединяться между собой (Безверхний и др., 2002). Косвенным подтверждением возможности такой связи являются обитающие в водоемах этих островов амфибиотические насекомые из отряда поденок (1 вид на каждом из 3 островов) и веснянок (2 вида на Онекотане), перенос которых на значительные расстояния воздушным или морским путем весьма проблематичен. Не исключена также связь Онекотана с Парамуширом и временно осушенным северо-восточным полуостровом через ледяной мост, который, возможно,

покрывал Четвертый Курильский пролив в периоды морских регрессий, в том числе и в летние сезоны. По крайней мере, наличие таких мостов могло способствовать расселению на юг некоторых представителей северной биоты. Вероятно, этим фактором частично можно объяснить отмеченное на Онекотане относительно высокое видовое разнообразие высокогорных видов растений, пауков (73 вида) и некоторых других групп беспозвоночных (Баркалов, 2002; Марусик, 2002).

Таким образом, высокая степень изоляции северных островов, расположенных южнее Четвертого Курильского пролива, их значительная удаленность от Камчатского полуострова и относительно небольшие размеры ограничивали проникновение сюда многих северных видов. Не смог существенно повлиять на ситуацию и периодически появлявшийся в плейстоцене северо-восточный полуостров, а также холодное Курильское течение (Оясио), проходящее на юг вдоль океанической стороны архипелага. Однако господствующие юго-восточные летние штормовые ветра и иные случайные факторы (перенос птицами, плотами и пр.) обеспечили проникновение на Средние Курилы отдельных южных видов наземных беспозвоночных, в частности, наземных моллюсков – до Четвертого Курильского пролива, пауков и насекомых – до пролива Крузенштерна (Лелей и др., 2002; Марусик, 2002; Прозорова, 2002). Вероятно, потенциальные миграционные возможности организмов на Средних Курилах ограничивались суровыми условиями обитания. Например, на небольшой о-в Янкича, представляющий кальдеру с теплым микроклиматом, поддерживаемым за счет газогидротермальных источников, проникло заметно большее число наземных моллюсков, пауков и др. беспозвоночных, по сравнению с рядом расположенным и более крупным о-вом Рыпонкича (Марусик, 2002; Прозорова, 2002). В тоже время, выраженный морской климат с высокой влажностью воздуха обеспечил на некоторых безводных островах условия для существования несколькими видами пресноводных моллюсков (Прозорова и др., 2002).

Биогеографические барьеры в районах проливов Фриза и Четвертого Курильского оказались крайне значимы для распространения наземных позвоночных животных и пресноводных рыб, причем строго пресноводные рыбы на севере региона появляются в центральной Камчатке (Черешнев, 1998). Соответственно с юга и севера эти проливы отделяют острова, имевшие в прошлом связи с континентальной сушей, от островов, которые таких связей не имели, что вполне объясняет сложившуюся ситуацию (рис. 1). Фактически между двумя проливами образовалась некая зона «обеднения», где из позвоночных животных обитают лишь несколько видов проходных рыб (Pietsch et al., 2001; Шедько, 2002), птицы и интродуцированные человеком млекопитающие (Костенко, 2002). Напомним, что по схеме биогеографического деления суши Семенова-Тян-Шанского (1935), дополненной Куваяма (Kuwayama, 1967), через южную границу выделенной зоны, т.е. через пролив Фриза, проходит рубеж, отделяющий Палеархеоарктическую подобласть от Европейско-Сибирской подобласти Палеарктической области. Через данный пролив проходит также граница, отделяющая Голарктическую (Палеарктическую) область от Амурской Переходной области по ихтиологической схеме Л. С. Берга (1949). Этой же схеме следует известный российский ихтиолог И. А. Черешнев (1998).

Очевидно, что острова, расположенные между проливом Фриза и Четвертым Курильским проливом, необходимо отнести к переходной биогеографической зоне. Границу между биогеографическими областями (подобластями) мы предлагаем проводить не по южной границе данной зоны, а по крупному географическому рубежу, проходящему внутри нее. Такой рубеж по отношению к гидробионтам и рыбам достаточно строго можно выделить на основании районирования по другим индикаторным пресноводным

организмам, например, моллюскам или амфибиотическим насекомым, а по отношению к наземным позвоночным – по наземным беспозвоночным животным. 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 проливу Буссоль. Важно, что данный подход не противоречит принципам выделения биохоронов высокого ранга и позволяет частично унифицировать схемы биогеографического районирования, выполненные на разных объектах биоты.

В этом плане отметим, что по известной и достаточно широко признанной схеме Скелэтэра-Уоллеса, разработанной на основе распространения наземных позвоночных, все Курильские о-ва, а также Хоккайдо относятся к Ангарской подобласти Европейско-Сибирской области. Детальное изучение терриофауны в Хоккайдо-Курило-Камчатском регионе показало, что из 25 обитающих здесь видов млекопитающих только 6 видов являются общими для южной и северной частей архипелага, однако среди них нет общих подвидов, за исключением ласки и лисицы (Костенко, 2002). Из других позвоночных на Кунашире обитают амфибии и рептилии, распространенные также на Японских островах – дальневосточный сцинк *Eumeces latiscutatus*, малочешуйчатый полоз *Elaphe quadrivirgata*, островной полоз *E. climacophora* и японский полоз *E. japonica*. Кроме того, обитающие на Кунашире и Малой Курильской гряде дальневосточная лягушка *Rana dubowskii* и дальневосточная квакша *Hyla japonica*, имеют тип распространения близкий к палеарктическому, и лишь обитающий на Кунашире и Парамушире сибирский углозуб *H. keyserlingii* относится к типично палеарктическим видам (Банников и др., 1977; Басарукин, 1983).

Таким образом, имеющейся на сегодняшний день информации о распространении наземных позвоночных животных, на наш взгляд, достаточно для того, чтобы Южные Курильские о-ва, а также о-в Хоккайдо и, вероятно, юг Сахалина окончательно вывести из состава Европейско-Сибирской области и включить в состав Восточно-Азиатской (Гималайско-Китайской) переходной области (Костенко, 2002). Отметим, что такая позиция уже давно поддерживается рядом отечественных специалистов (Аверин, 1957; Клумов, 1962; Портенко и др., 1963). При этом на основании распространения наземных беспозвоночных границу между областями следует проводить не по о-вам Ушишир, как это предлагали Аверин (1957), Портенко и др. (1963), а по проливу Буссоль, выделив переходный район между проливами Фриза и Четвертым Курильским, входящий в состав обеих областей.

Полученные в результате выполнения МКП материалы позволяют заключить, что 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 25-30 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 прихода 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 становились отрезанными и поселялись на горных вершинах. В период похолоданий часть теплолюбивых растений и животных могли сохраняться в свободных от снега рефугиумах.

По числу видов на Курильских островах доминируют восточно-азиатская (палеархеоарктическая) флора и фауна, заселившие в основном южную часть архипелага. Максимальное видовое разнообразие отмечено на Кунашире. Вероятно, этому могло способствовать не только крайне южное географическое положение данного острова, но и обилие горячих источников, к которым ныне здесь приурочены местообитания рептилий, многих насекомых и др. организмов. Большая часть восточно-азиатских (палеархеоарктических) видов, очевидно, проникла на острова в наиболее ранний период голоценовой трансгрессии, когда климат становился теплее, а уровень моря оставался еще низким. Это обстоятельство позволило многим теплолюбивым видам растений и животных 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 (Журавлев, Сазонова, 2002).

Очевидно, что в позднем плейстоцене и голоцене растения и животные проникали в большей степени на север, чем на юг. При этом пролив Буссоль оказался крупным биогеографическим рубежом, разделившим соответствующие флористические и зоологические области (подобласти). При более детальном районировании отмечено совпадение большинства границ флористических районов и фаунистических округов (провинций), что свидетельствует в пользу единой биогеографической схемы районирования Курильского архипелага. Между проливом Фриза и Четвертым Курильским проливом выделена переходная зона, для которой характерны резкое обеднение видового разнообразия, отсутствие наземных позвоночных животных (за исключением интродуцентов и птиц) и основное перекрывание ареалов восточно-азиатских (палеархеоарктических) и бореальных видов. Следует заметить, что выявленные основные черты переходной зоны (обеднение видового состава, перекрывание ареалов) характерны и для переходных зон, расположенных в пределах других архипелагов Земного Шара, например, Малых Зондских островов и др. (Дарлингтон, 1966).

Литература

- Аверин Ю. В. Наземные позвоночные восточной Камчатки // Тр. Кроноцкого гос. заповедника. М. 1948. Вып. 1. С. 131-222.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. Учебное пособие для студентов биологических специальностей педагогических институтов. М.: Просвещение, 1977. 415 с.
- Баркалов В. Ю. Очерк растительности // Растительный и животный мир Курильских островов (материалы Международного курильского проекта). Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 35-66.
- Басарукин А. М. Кадастр распространения амфибий и рептилий Сахалинской области (препринт). Южно-Сахалинск: СахКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 1-29.
- Безверхний В. Л., Берсенов В. П., Васильев Б. И., Хведчук П. И., Харахинов В. В., Терещенков А. А. Геологическая карта Дальнего Востока, Охотоморский лист (масштаб 1:1.500 000) и объяснительная записка к ней. Л.: Картофабрика ВСЕГЕИ, 1991.
- 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 (материалы Международного курильского проекта). Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 9-22.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Ч. 2. С. 469-925.

- Воробьев Д. П. Растительность Курильских островов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 92 с.
- Дарлингтон Ф. Зоогеография. М.: Прогресс, 1966. 519 с.
- Журавлев Ю. Н., Сазонова И. Ю. Формирование видового разнообразия курильской биоты // Растительный и животный мир Курильских островов (материалы Международного курильского проекта). Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 144-149.
- Клумов С. К. Зоогеографическое районирование Курильских островов и прилегающих к ним вод // Матер. 2 научн. совещ. географов Сибири и Дальнего Востока, 11, секц. биогеограф.. Владивосток: ДВФ СО АН СССР, 1962. С. 27-38.
- Костенко В. А. Наземные млекопитающие // Растительный и животный мир Курильских островов (материалы Международного курильского проекта). Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 135-143.
- Криволицкая Г. О. Энтомофауна Курильских островов. Основные черты и происхождение. Л.: Наука, 1973. 315 с.
- Крыжановский О. Л. К вопросу о предмете зоогеографии и методах зоогеографических исследований // Журн. общ. биол. 1976. Т. 37, № 5. С. 762-768.
- Кузьмин С. А. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК, 1999. 298 с.
- Леванидова И. М. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Фаунистика, экология, зоогеография Ephemeroptera, Plecoptera и Trichoptera. Л.: Наука, 1982. 215 с.
- Лелей А. С., Стороженко С. Ю., Холин С. К. Насекомые (Insecta) // Растительный и животный мир Курильских островов (материалы Международного курильского проекта). Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 96-108.
- Марусик Ю. М. Пауки (Aranei) // Растительный и животный мир Курильских островов (материалы Международного курильского проекта). Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 69-73.
- Портенко Л. А., Кишинский А. А., Чернявский Ф. Б. Млекопитающие Корякского нагорья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 128 с.
- Прозорова Л. А. Наземные моллюски // Растительный и животный мир Курильских островов (материалы Международного Курильского проекта). Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 74-81.
- Прозорова Л. А., Саенко Е. М., Богатов В. В. Пресноводные моллюски // Растительный и животный мир Курильских островов (материалы Международного курильского проекта). Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 82-95.
- Пузанов И. И. Зоогеография. М. 1938. 238 с.
- Семенов-Тянь-Шанский А. П. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1935. Т. 2, вып. 2-3. С. 397-410 + 1 карта.
- Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- Тахтаджан А. Л. Флористические области мира. Л.: Наука, 1978. 247 с.
- Тесленко В. А. Амфибиотические насекомые // Растительный и животный мир Курильских островов (материалы Международного курильского проекта). Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 109-117.
- Черешнев И. А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1988. 131 с.
- Шедько С. В. Обзор пресноводной ихтиофауны // Растительный и животный мир Курильских островов (материалы Международного курильского проекта). Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 118-134.
- Hultén E. Studies on the origin and distribution of the flora in Kurile Islands // Bot. Not., Lund, 1933. P. 325-343.
- Igarashi Y., Igarashi T., Daimaru H., Yamada O., Miyagi T., Matsushita K., Hiramatsu K. Vegetation History of Kenbuchi Basin and Furano Basin in Hokkaido, North Japan, since 32,000 yrs BP // The Quaternary Research. 1993. Vol. 32, N 2. P. 89-105.
- Kuwayama S. Insect fauna of the Southern Kuril Island. Sapporo. 1967. 225 p. + 6 pls.
- Ozerov A. L. *Scathophaga exalata* sp.n. (Diptera, Scathophagidae) with reduced wings from Kuril Islands // Far Eastern Entomologist. 1996. N 35. P. 1-4.

Pietsch T. W., Amaoka K., Stevenson D. E., MacDonald E. L., Urbain B. K., Lopez J. A. Freshwater Fishes of the Kuril Islands and Adjacent Regions // Species Diversity. 2001. Vol. 6, N 2. P. 133-164.

Sayenko E. M., Minakawa N. Occurrence of two species of Crustaceans, *Branchinecta paludosa* (O.F. Muller, 1788) (Anostraca) and *Lepidurus arcticus* (Pallas, 1793) (Notostraca), on the Kuril Archipelago // Crustaceana. 1999. Vol. 72, N 7. P. 710-712.

Tatewaki M. The phytogeography of the Middle Kuriles // Journ. Fac. Agric. Hokkaido Univ. 1933. Vol. 29, N 5. P. 191-363.

СОДЕРЖАНИЕ

Международный Курильский проект (В. В. Богатов)	5
Очерк геологического строения и развития Курильской островодужной системы и смежных территорий (В. Л. Безверхний, С. П. Плетнев, А. А. Набиуллин)	9
Пресноводные водоросли (Т. В. Никулина)	23
Очерк растительности (В. Ю. Баркалов)	35
Дождевые черви (Oligochaeta) (Ю. М. Марусик)	67
Пауки (Aranei) (Ю. М. Марусик)	69
Наземные моллюски (Л. А. Прозорова)	74
Пресноводные моллюски (Л. А. Прозорова, Е. М. Саенко, В. В. Богатов)	82
Насекомые (Insecta) (А. С. Лелей, С. Ю. Стороженко, С. К. Холин)	96
Амфибиотические насекомые (В. А. Тесленко)	109
Обзор пресноводной ихтиофауны (С. В. Шедько)	118
Наземные млекопитающие (В. А. Костенко)	135
Формирование видового разнообразия курильской биоты (Ю. Н. Журавлев, И. Ю. Сазонова)	144
Биогеографические проблемы Курильского архипелага (В. В. Богатов)	150

CONTENS

International Kuril Island Project (V. V. Bogatov)	5
Outline of geological structure and development of the Kuril Island System and adjacent regions (V. L. Bezverkhniy, S. P. Pletnev, A. A. Nabiullin)	9
The freshwater algal flora (T. V. Nikulina)	23
Outline of vegetation (V. Yu. Barkalov)	35
The worms (Oligochaeta) (Yu. M. Marusik)	67
The spiders (Aranei) (Yu. M. Marusik)	69
The terrestrial mollusks (L. A. Prozorova)	74
The freshwater mollusks (L. A. Prozorova, E. M. Sayenko, V. V. Bogatov)	82
The insects (Insecta) (A. S. Lelej, S. Yu. Storozhenko, S. K. Kholin)	96
The aquatic insects (V. A. Teslenko)	109
Review of the freshwater fishes (S. V. Shedko)	118
The terrestrial mammals (V. A. Kostenko)	135
The development of the species diversity of the Kuril Island biota (Yu. N. Zhuravlev, I. Yu. Sazonova)	144
Biogeographical problems of the Kuril Archipelago (V. V. Bogatov)	150