

ЧТЕНИЯ ПАМЯТИ АЛЕКСЕЯ ИВАНОВИЧА КУРЕНЦОВА

A. I. Kurentsov's Annual Memorial Meetings

2019

вып. XXX

<https://doi.org/10.25221/kurentzov.30.5>

<http://zoobank.org/References/0C5674C4-A973-447C-8AF1-383BBD3498F0>

ХРЕБЕТ ДОКУЧАЕВА – ВАЖНЕЙШИЙ ФАУНИСТИЧЕСКИЙ РЕФУГИУМ ОСТРОВА КУНАШИР

Ю.Н. Сундуков¹, К.В. Макаров²

¹ Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, г. Владивосток
E-mail: yun-sundukov@mail.ru

² Московский государственный педагогический университет, г. Москва
E-mail: kvmac@inbox.ru

На основе наблюдений в природе и материалах, собранных в 2008–2018 гг., сформулирована гипотеза о хребте Докучаева, как наиболее значительном рефугиуме голоценовой и плейстоценовой фаун на острове Кунашир.

Современные биогеографические исследования показывают, что существенная доля регионального биоразнообразия приходится не на зональные местообитания, обычно занимающие обширные пространства, а на локальные участки с своеобразным сочетанием условий (Урусов, 1996; Trojan, 1997; Крестов и др., 2009; Sauqué, Cuenca-Bescós, 2013; Birks, 2015 и др.). Как правило, биота таких участков заметно отличается от региональной и нередко характеризуется высоким эндемизмом и наличием реликтов.

Ранее (Макаров и др., 2013) было показано, что жесткокрылые на острове Кунашир формируют минимум две локальные фауны. Признание их самостоятельности предполагает преемственность в становлении фаун разных частей острова, что возможно только при наличии рефугиумов. Чаще всего в качестве рефугиумов выступают горные и приокеанические территории, внутренние районы крупных островов или небольшие острова целиком (Крестов и др., 2009; Kalistrom, Ball, 1969). Кунашир относится к категории островов, фауна которых образуется в первую очередь под влиянием миграций (Ali, 2017), главным образом благодаря сухопутным мостам в период максимального голоценового

оледенения (Lambeck et al., 2014). Настоящее исследование посвящено проверке гипотезы о существовании нескольких биологических рефугиумов на территории небольшого острова, такого как Кунашир.

В связи с разными пониманиями термина «реликт» уточним, что далее мы имеем в виду биогеографические реликты, т.е. потомков некогда широко распространенных таксонов (или популяций), которые в настоящее время имеют узкое географическое распространение (Lomolino et al., 2010).

Район исследования

Кунашир – самый южный и один из крупнейших островов Большой Курильской гряды. Его длина 123 км, ширина от 7 до 30 км, площадь 1490 кв. км. Остров состоит из трех горных блоков, образованных четырьмя действующими вулканами: Тятя (1819 м) и Руруй (1485 м) на севере, Менделеева (887 м) в центральной части и Головнина (541 м) на юге. Эти блоки разделены Южно-Курильским и Серноводским перешейками, сложенными четвертичными морскими отложениями и вулканогенно-осадочными складчатыми неогеновыми породами.

Растительность Кунашира заметно богаче и разнообразнее, чем на других Курильских островах – на нем встречается почти 80% всех видов сосудистых растений, отмеченных на архипелаге (Баркалов, 2009; Баркалов, Сундуков, 2015; Fukuda et al., 2015). На острове широко распространены темнохвойные, каменисто-березовые и смешанные хвойно-широколиственные леса. На юго-западе острова распространены дубовые леса из *Quercus crispula* и *Q. dentata*. На высотах более 400–500 м, значительные площади заняты зарослями кедрового стланика (*Pinus pumila*) и бамбучниковыми лугами (*Sasa* spp.). Для речных пойм характерны прибрежные ивняки, ольховые и березовые леса. В устьях рек обычны заболоченные злаково-осоковые луга и болота, а на морском побережье сухие разнотравные луга на песчаных и охристых почвах.

Разнообразие флоры и фауны острова, а также его близкое соседство с Хоккайдо, на протяжении десятилетий привлекали на остров исследователей. Поэтому, к настоящему времени Кунашир – один из наиболее изученных островов Курильского архипелага.

Питч с соавторами (Pietsch et al., 2003) отмечали, что современные флора и фауна Южных Курил характеризуется высоким видовым разнообразием при незначительном числе эндемиков, что позволяет рассматривать их как пример «нереликтового» формирования биома. Особенно ярко это проявляется на Кунашире. Несмотря на незначительное число эндемичных таксонов, он резко выделяется на фоне других островов Курильского архипелага высоким для столь небольшого по площади острова разнообразием. Например, число известных здесь видов насекомых из ряда отрядов и семейств в 3–10 раз превышает их число на любом другом острове архипелага (Pietsch et al., 2003; Немков, 2005; Mikhajlova, Marusik, 2006; Локтионов, Лелей, 2012; Стороженко, 2012; Лелей, Локтионов, 2014; Storozhenko, 2015; Zaitzev, 2015; Винокуров, Канюкова, 2016;

Zaitzev, 2017 и др.). По таким группам, как Diplopoda, Orthoptera, Heteroptera, Coleoptera, Hymenoptera, некоторые Diptera и другие, фауна Кунашира сопоставима со столь большим островом как Сахалин, а иногда и с Хоккайдо (Немков, 2005; Локтионов, Лелей, 2012; Мути́н, 2012; Безбородов, 2014; Безбородов, Шабалин, 2015; Sundukov, Makarov, 2016 и др.).

Анализ палеогеографической литературы (Гаврилов, Соловьева, 1973; Sakaguchi, 1983; Мелекесцев и др., 1988; Берсенев, Безверхий, 1991; Igarashi, 1993, 1994; Булгаков, 1994; Yasuda, 1995; Ooi et al., 1996; Короткий и др., 1998; Разжигаева и др., 2002; Kawahata et al., 2003; Пушкарь, Разжигаева, 2003; Разжигаева, Ганзей, 2004; Демежко, Соломина, 2009; Крестов и др., 2009; Igarashi, Zharov, 2011; Разжигаева и др., 2014 и др.) показывает, что современное распространение видов на острове сложилось под влиянием изменений климата и ландшафтов в четвертичном периоде. Сменяющие друг друга в течение плейстоцена и голоцена периоды потепления и похолодания приводили к неоднократному возобновлению или утрате сухопутной связи Южных Курил с Хоккайдо и значительному изменению площади местообитаний, пригодных для существования фаунистических комплексов разного происхождения. На эти процессы накладывались различные проявления вулканической активности – от катастрофических извержений, уничтожавших значительные площади биомов, до образования гидротермальных полей, поддерживающих среду и, в какой-то степени, нивелирующих флуктуации климата.

Таким образом, Кунашир в целом можно рассматривать как важнейший биологический рефугиум Курильского архипелага. Цель настоящего исследования – предварительная оценка распространения разных групп животных на его территории и выявление рефугиумов разного возраста и значения.

Материал и методы

Основой для настоящей работы послужили наблюдения в природе и материалы, собранные на Кунашире в ходе полевых исследований в течение 9 сезонов. Первым автором и Л.А. Сундуковой (Лазо, Приморский край), в рамках программы НИР заповедника «Курильский», были проведены комплексные исследования острова в период с середины мая по середину октября 2013–2018 гг. Второй автор, совместно с И.В. Мельником, А.В. Маталиным, А.А. Зайцевым и А.С. Просви́ровым (все Москва), проводил на Кунашире сборы жесткокрылых (Coleoptera) в 2008, 2009, 2011, 2013 и 2017 годах. За это время было обследовано более 200 пунктов на территории острова (рис. 1).

В результате исследований были собраны, в значительной степени определены и проанализированы материалы по насекомым (более 100 тыс. экз., в том числе около 40 тыс. экз. Coleoptera и около 30 тыс. экз. Hymenoptera) и другим группам беспозвоночных (более 2000 экз.), более 1000 фотографий и 2200 карточек встреч позвоночных животных и около 5500 фотографий растений (более 500 видов), определенных В.Ю. Баркаловым (Владивосток).

Этот материал позволил установить приуроченность ряда таксонов к тем или иным ландшафтам острова и сформулировать гипотезу об основных рефугиумах.

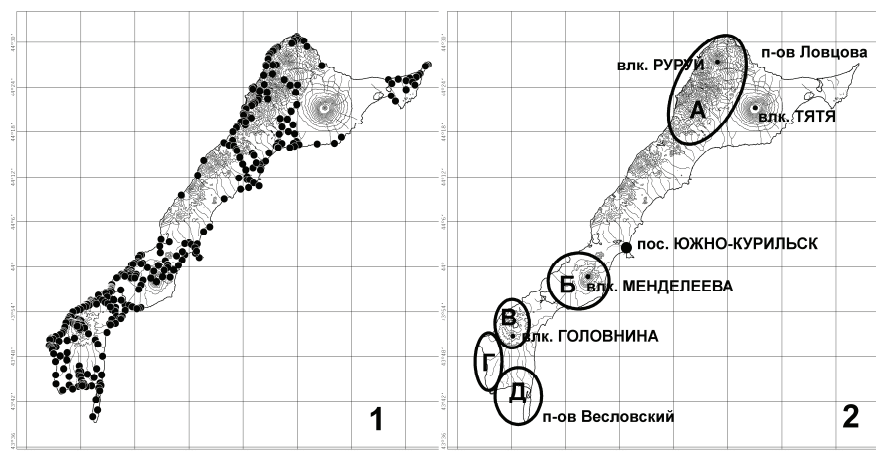


Рис. 1–2. Места сбора материала на о-ве Кунашир (1) и районы сосредоточения локально распространенных видов (2): А – северная часть хребта Докучаева; Б – вулкан Менделеева; В – вулкан Головнина; Г – широколиственные леса юго-запада острова; Д – лугово-болотные ландшафты юга острова.

Результаты и их обсуждение

Собранные материалы показали ограниченное распространение ряда видов на территории Кунашира. Чаще всего локальные находки были связаны с хребтом Докучаева, реже с вулканами Менделеева и Головнина, а так же широколиственными лесами юго-запада острова и лугово-болотным ландшафтом крайнего юга Кунашира (рис. 2). Два последних биота сформировались на «плаще» пирокластических потоков плейстоценового возраста и неоднократно катастрофически изменялись в позднем голоцене (Разжигаева, Ганзей, 2004), поэтому их роль как рефугиумов весьма ограничена.

По сравнению с вулканами Менделеева и Головнина, хребет Докучаева является не только наиболее крупным по площади и возвышенным орографическим объектом острова, но и включает наибольшее число уникальных природно-территориальных комплексов.

На протяжении полутора десятков километров северная часть хр. Докучаева возвышается над морем более чем на 1000 м, обеспечивая надежное укрытие северо-западного побережья острова от господствующих в летнее время холодных ветров и туманов с востока.

В связи с этим, ландшафты западного и восточного макросклонов хр. Докучаева заметно различаются. Западный макросклон изобилует крутыми участками и скальными обрывами, ущельями и быстрыми реками с каскадами высоких водопадов. В его нижней части растут многопородные хвойно-широколиственные леса из хвойных (*Abies sachalinensis*, *Picea jezoensis*, *P. glehnii*, *Taxus cuspidata*), широколиственных (*Ulmus* ssp., *Phellodendron sachalinense*, *Acer mayrii*, *Kalopanax septemlobus*, *Magnolia hypoleuca*, *Padus ssiori* и др.) и мелколиственных

(*Betula ermanii*, *Sorbus commixta*, *Populus* ssp.) пород, со значительным участием древовидных лиан (*Toxicodendron orientale*, *Vitis coignetiae*, *Actinidia kolomikta*, *Celastrus orbiculata* и др.) и кустарников (*Hydrangea* ssp., *Ilex* ssp., *Aralia elata*, *Menziesia pentandra*, *Daphniphyllum humile*, *Lonicera* ssp. и др.). Средние склоны гор густо покрыты гумидными темнохвойными лесами, которые выше сменяются мозаикой ольхово-березовых лесов, бамбучниковых лугов (*Sasa* ssp.) и зарослей кедрового стланика (*Pinus pumila*).

Восточный макросклон заметно положе и длиннее. Именно здесь берут начало крупнейшие реки Кунашира – Тятина и Птичья. До высот 400–500 м он покрыт темнохвойными и смешанными лесами таежного типа, которые выше сменяются рощами из каменной березы (*B. ermanii*), зарослями кедрового стланика (*P. pumila*) и бамбучниковыми лугами (*Sasa* ssp.). Особенностью восточного макросклона хр. Докучаева является наличие на его выположенных участках верховых моховых болот и широкое распространение низкотравных альпийских лугов и пустошей на высотах 1000–1200 м над у. м.

На северной оконечности хребта расположен сложный стратовулкан Руруй (1485 м), встроившийся в северный склон более древнего вулкана Сибирцева (1189 м). Исторические извержения Руруя неизвестны, тем не менее, вулкан считается действующим из-за наличия на его склонах сольфатарно-термальных проявлений. Наиболее значительное из них расположено у северо-западного подножия и носит название «Нескученские источники». Это одна из крупнейших зон поствулканической активности на Кунашире, протянувшаяся на 1,5 км вдоль береговой полосы и включающая около 50 сольфатарных выходов и термальных источников с температурой воды от 35° до 99°С (Жарков, 2014).

Надо отметить, что слабые проявления гидротермальной активности обнаружены и на других обследованных нами участках вулкана Руруй. Так, в 2017 г. из средней части западного склона вулкана описана неизвестная ранее группа термальных источников и сольфатарных полей, получившая название «Дальние источники» (Сундуков, Козловский, 2017).

Уникальным для хребта Докучаева и Кунашира в целом, является наличие здесь довольно большого числа горных вулканических, карстовых и запрудных озер, в том числе самого крупного горного озера острова – оз. Вильямса.

Среди обнаруженных здесь животных, в первую очередь нужно отметить виды, известные для фауны России или Курильского архипелага только с хребта Докучаева.

Жужелица *Bembidion ruruy* Makarov et Sundukov, 2014 (рис. 3, 20) – бескрылый эндемик крайнего севера Кунашира, обитающий в толще влажной или сырой щебнистой породы и в щелях скальных обрывов на берегах горных ручьев. Рассматривается нами как редкий для фауны Кунашира случай плейстоценового эндемика (Makarov, Sundukov, 2014). По особенностям морфологии и строению гениталий, этот вид близок к широко распространенному на юге Дальнего Востока России и в Японии крылатому *B. tetraporum* Bates, 1883, населяющему каменистые и галечниковые берега горных рек и ручьев. Можно предположить, что и в плейстоцене *B. tetraporum* был широко распространен на едином массиве суши, образованном Сахалином, Хоккайдо и Южными

Курилами. В период температурного пессимума его ареал был сокращен до одного или нескольких фрагментов, приуроченных к склонам действующих вулканов. Вероятно, именно тогда одна из изолированных популяций сохранилась благодаря обитанию в толще скальных и щебнистых грунтов на прогреваемых участках близ фумарольных полей и выходов термальных вод. Полуэндогейный образ жизни привел к редукции крыльев, уменьшению глаз и связанным с этим изменениям в морфологии других частей тела.

Бескрылая жужелица *Trechus nakaguroi* Uéno, 1960 (рис. 4, 22) на Кунашире найдена только на хр. Докучаева, где жуки обитают во влажной подстилке темнохвойных и смешанных лесов. По особенностям внешнего строения и вооружению эндофаллуса, мы относим его к видовой группе «*chalybeus*» в трактовке Линдрота (Lindroth, 1961), включающей 6 североамериканских видов (Bousquet, 2012), один широко распространенный в бореальной зоне Северной Пацифики и восточноазиатский *T. nakaguroi*, известный из четырех небольших участков в высокогорьях центрального и северо-восточного Хоккайдо, в темнохвойных лесах южного Сахалина и северного Кунашира. Такой дизъюнктивный ареал мог сформироваться лишь на основе некогда непрерывного распространения этого вида на Хоккайдо, Сахалине и Кунашире. Последний интервал времени, когда это было возможно – калабрийский ярус плейстоцена, а сама дизъюнкция окончательно сформировалась благодаря трансгрессии моря в климатическом оптимуме голоцена. В пользу этой гипотезы свидетельствует и отсутствие заметных морфологических различий между особями этих популяций.

Пещерный кузнечик *Alpinanoplophilus kurilensis* Storozhenko, 2015 (рис. 5) – бескрылый эндемик хр. Докучаева, единственный представитель восточноазиатского подсемейства Anoplophilinae Storozhenko et Paik, 2010 в фауне России (Storozhenko, 2015). География сбора этого вида может указывать на реликтовый ареал *A. kurilensis* и возможное «пережидание» холодных периодов плейстоцена близ фумарольных полей и выходов термальных вод. Можно добавить, что на западном склоне хр. Докучаева нами отмечена максимальная для Кунашира плотность другого пещерного кузнечика – *Diestrammena kurilensis* Storozhenko, 1990.

Восточный щитомордник *Gloydus blomhoffii blomhoffii* (Boie, 1826) (рис. 6). Единственная для территории России популяция этой змеи обнаружена нами в 2013 г. у северо-западной оконечности Кунашира (Orlov et al., 2014; Сундуков, 2015a). Вероятно, найденные щитомордники представляют собой реликтовую популяцию, живущую только в районе Нескученских источников. На ограниченное распространение вида на острове указывает тот факт, что многие японские и российские зоологи безуспешно пытались найти ядовитых змей на Курилах, в том числе на Кунашире. Не увенчались успехом и наши специальные поиски щитомордников в других районах Кунашира в 2016–2018 годах, в том числе и на Дальних источниках, расположенных всего в нескольких километрах от места находки (Сундуков, Сундукова, 2018). На наш взгляд, обнаружение щитомордников в окрестностях Нескученских источников, в совокупности с перечисленными выше природными условиями этого района, подтверждает наши выводы о хребте Докучаева, как наиболее значительном рефугиуме на Кунашире.

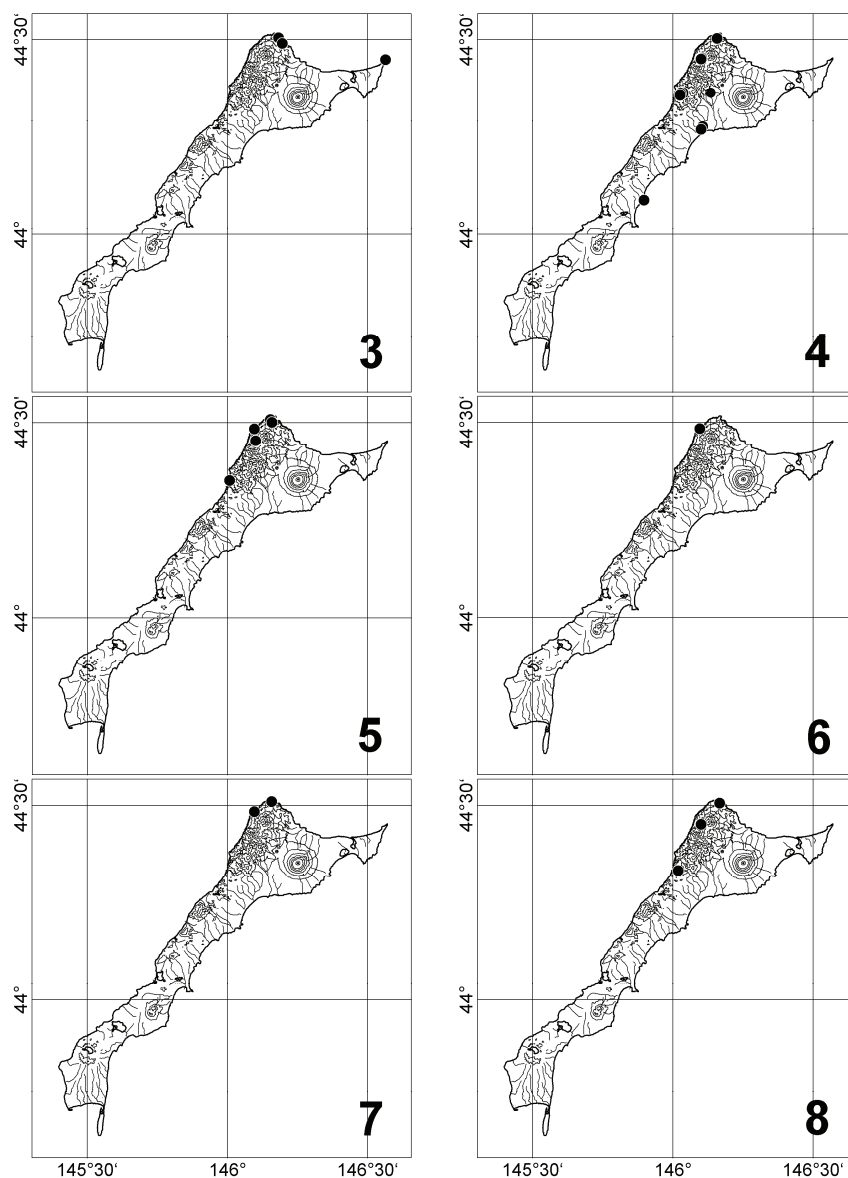


Рис. 3–8. Места сбора локально распространенных животных фауны о-ва Кунашир: 3 – жужелица *Bembidion ruruy* Makarov et Sundukov, 2014; 4 – жужелица *Trechus nakaguroi* Uéno, 1960; 5 – кузнечик *Alpinanoplophilus kurilensis* Storozhenko, 2015; 6 – щитомордник *Gloydus blomhoffii* (Boie, 1826); 7 – жук-дровосек *Arhopaloscelis nipponensis* Pic, 1932; 8 – жук-дровосек *Acanthocinus guttatus* (Bates, 1873).

Во вторую очередь следует указать виды, обладающие значительными ареалами, но на Кунашире известные только с хребта Докучаева.

Примером здесь могут служить жужелицы *Bembidion lucillum lucillum* Bates, 1883 (рис. 21) и представители подсемейства Patrobinae – *Diplous sibiricus atratus* Habu, 1951 и *D. depressus* (Gebler, 1829) (рис. 16). Они населяют галечниковые берега горных рек и в настоящее время их кунаширские популяции строго ограничены пределами хр. Докучаева (Sundukov, Makarov, 2016).

Только на оз. Водопадное на западном макросклоне хр. Докучаева известно гнездование на Кунашире утки-мандаринки, *Aix galericulata* (Linnaeus, 1758) (Нечаев и др., 2017).

Сходным образом распространены на Курильских островах растения ложнотополь Урбана (*Toisusu urbaniana*), волчиколистник низкий (*Daphniphyllum humile*) и родиола Ишиды (*Rhodiola ishidae*). Ложнотополь встречается на Кунашире только в поймах крупных рек восточного склона хр. Докучаева, а оба последних вида имеют на архипелаге фрагментарные реликтовые ареалы, ограниченные горами юга острова Итуруп и хр. Докучаева на Кунашире (Баркалов, 2009).

В какой-то мере, примером реликтового анклава голоценового времени у растений может также служить изолированная роща дуба курчавенького (*Q. crispula*), обнаруженная нами на Дальних источниках на высоте 500 м над у. м. (Сундуков, Козловский, 2017). Ближайшие к ней дубы встречаются на Кунашире лишь в долине р. Золотая, на 15 км южнее.

Вероятно, сохранение реликтовых фрагментов растительности позволило выжить на хр. Докучаева ряду ксилобионтных насекомых. Только вблизи термальных проявлений западного макросклона этого хребта найдены такие виды жуков, как *Kolibacia tibialis* (Reitter, 1889) (Trogossitidae), *Arhopaloscelis nipponensis* Pic, 1932 и *Acanthocinus guttatus* (Bates, 1873) (Cerambycidae) (рис. 7, 8, 23, 24, 25). Любопытно, что все три вида хорошо летают и их отсутствие на остальной территории Кунашира подчеркивает своеобразие микроклиматических условий западного макросклона хр. Докучаева.

Возможно, косвенным подтверждением связи между плейстоценовым и современным распространением являются таксоны, все или большинство экземпляров которых собрано на западном макросклоне хр. Докучаева. В качестве примера здесь можно привести Hymenoptera, которые до начала наших исследований не были известны с Курильского архипелага. Это семейства Orussidae (1 вид), Xyelidae (2), Diprionidae (6), Aulacidae (3) и Ibalidae (2 вида), род *Praia* André, 1881 (Cimbicidae), виды *Euxiphydria amphybolia* Sundukov, 2012 и *Xiphydria alnivora* Matsumura, 1927 (Xiphydriidae), *Blasticotoma atra* Zhelochovtsev, 1935 и *Runaria reducta* Malaise, 1931 (Blasticotomidae) (Сундуков, 2014, 2015б, 2017; Сундуков, Лелей, 2012, 2015; Sundukov, 2018). Все они – хорошо летающие виды, а их ограниченное распространение на острове может указывать, что микроклиматические условия западного макросклона хр. Докучаева и сейчас заметно отличаются от остальной территории Кунашира.

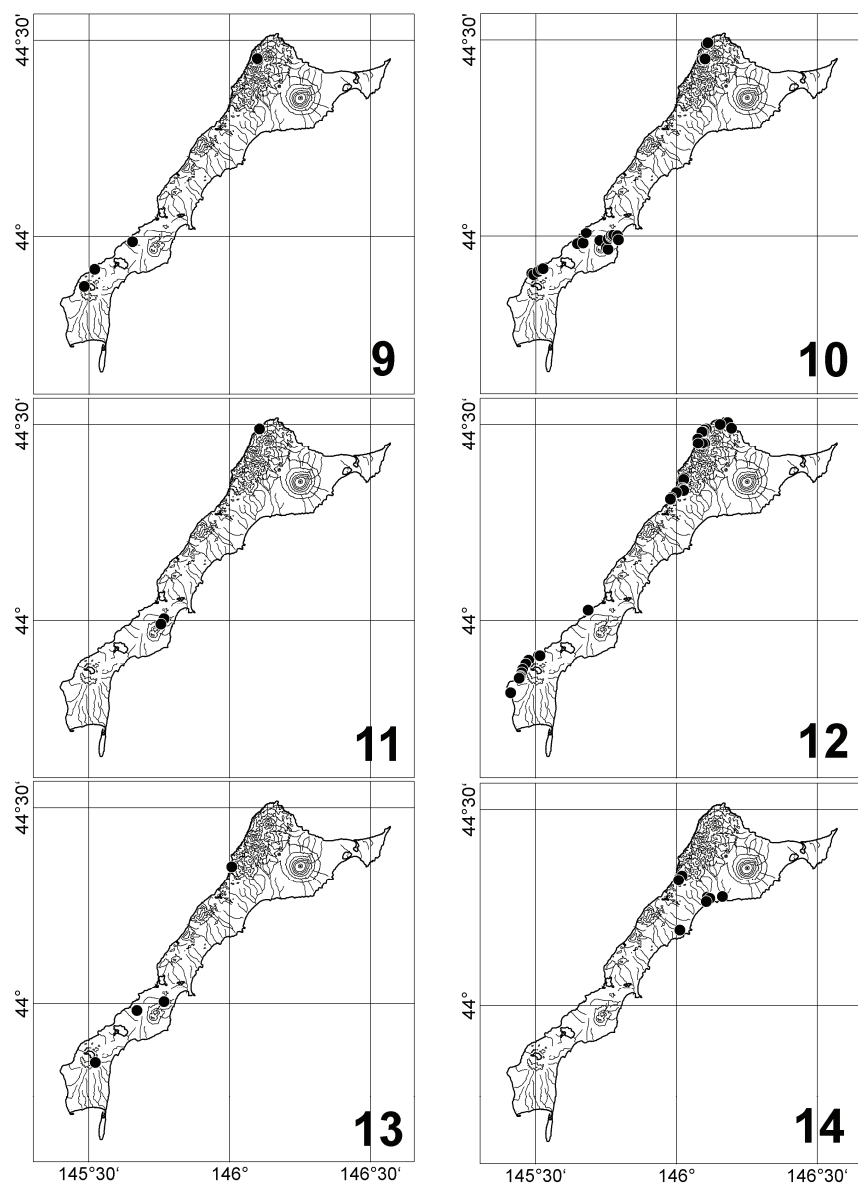


Рис. 9–14. Места сбора локально распространенных животных фауны о-ва Кунашир: 9 – стрекоза *Anotogaster sieboldii* Selys, 1854; 10 – сцинк *Plestiodon finitimus* Okamoto et Hikida, 2012; 11 – жужелица *Cylindera elisae* (Motschulsky, 1859); 12 – жужелица *Nebria shibanaii shiretokoana* Nakane, 1960; 13 – стафилинида *Geodromicus iburinus* (Watanabe, 1990); 14 – стафилинида *G. nipponensis* (Watanabe, 1990).

В-третьих, интересны виды, распространение которых на Кунашире ограничено термальными зонами вулканов, вследствие чего возникают значительные разрывы между их северной и южной популяциями.

Безушник Зибольда (*Anotogaster sieboldii* Selys, 1854) – крупнейшая стрекоза фауны России, известная из Японии, Тайваня, Кореи, Восточного Китая и Кунашира (Kiyoshi, Hikida, 2012). Если на большей части ареала эта стрекоза живет и развивается в обычных водоемах, то на Кунашире, северном пределе распространения, личинки этого вида обнаружены лишь в пресных ручьях в непосредственной близости от горячих источников. Сейчас известны два района ее обитания – горячие источники юго-западной (кальдера вулкана Головинина, Алёхинские и Третьяковские источники) и северо-западной (Дальние источники) частей Кунашира (рис. 9).

Значительно показательнее подобная фрагментация ареала у холодно-кровного нелетающего позвоночного – дальневосточного сцинка (*Plestiodon finitimus* Okamoto et Hikida, 2012). Разрыв между его южными и северными популяциями составляет более 60 км и в настоящее время нет причин полагать, что они контактируют между собой (рис. 10). К тому же, обнаруженная нами в 2017 г. популяция с Дальних источников является самой «высокогорной» на Кунашире, обитающей на высотах 400–530 м над у. м. (Orlov et al., 2018).

Здесь же можно указать жукелицу *Cylindera elisae* (Motschulsky, 1859) (рис. 11). Этот вид встречается на Курильском архипелаге только на Кунашире – на сольфатарных полях вулкана Менделеева и на Нескученских источниках. Причем, популяция с влк. Менделеева описана как самостоятельный подвид – *kunashirensis* Pütz et Wiesner, 1995 (Pütz, Wiesner, 1995), а жуки с Нескученских источников заметно отличаются от него окраской и некоторыми особенностями строения.

Для анализа закономерностей переживания и распространения интересен пример с жукелицей *Nebria shibanaei shiretokoana* Nakane, 1960 (рис. 12, 15), встречающейся на Кунашире и п-ове Сиретоко на Хоккайдо (Ledoux, Roux, 2005; Sundukov, Makarov, 2016). Этот вид тесно связан с участками голого грунта и холодными водотоками. На западном макросклоне хр. Докучаева он достигает значительной численности, занимая почти все пригодные местообитания, даже если их площадь составляет всего несколько квадратных метров. К югу распространение вида становится прерывистым и ограничено лишь приустьевыми участками холодных ручьев, впадающих в Охотское море. На наш взгляд, это свидетельствует о сохранении *N. shibanaei* в рефугиуме хр. Докучаева с последующим расселением в южную часть острова.

Надо отметить, что распространение на Кунашире жесткокрылых, приуроченных к сочетанию голых грунтов и холодных водотоков, имеет сходный характер. Так, *Eobroscus lutshniki* (Roubal, 1928), *Lesteva nipponica* Watanabe, 1990, *Mannerheimia yasudai* Watanabe, 1990 и *Archaeoboreaphilus miyamorii* (Watanabe, 1988) (рис. 19) найдены лишь на берегах холодных ручьев в зоне термальных проявлений вулканов Руруй, Менделеева и Головинина (Sundukov, Makarov, 2016; Shavrin, Makarov, 2019).

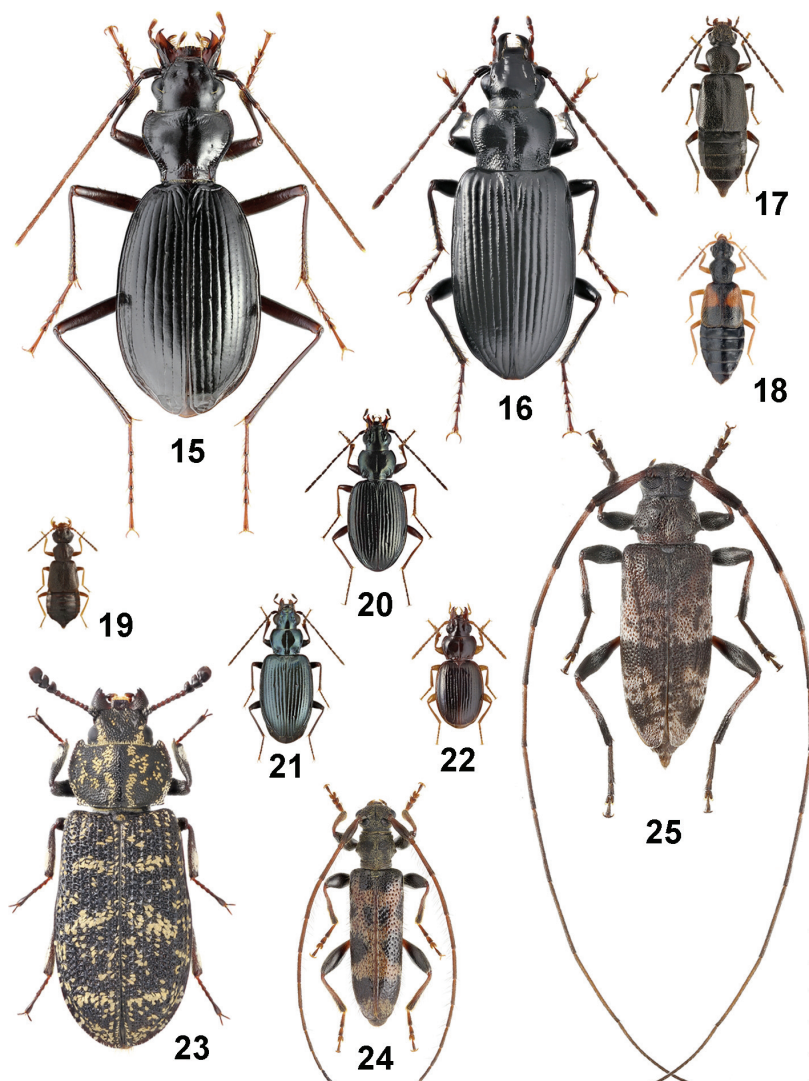


Рис. 15–25. Локально распространенные жесткокрылые (Coleoptera) фауны о-ва Кунашир: 15 – *Nebria shibanaii shiretokoana* Nakane, 1960 (Carabidae); 16 – *Diplous depressus* (Gebler, 1829) (Carabidae); 17 – *Geodromicus nipponensis* (Watanabe, 1990) (Staphylinidae); 18 – *Lesteva plagiata* Sharp, 1889 (Staphylinidae); 19 – *Archaeoboreaphilus miyamorii* (Watanabe, 1988) (Staphylinidae); 20 – *Bembidion ruruy* Makarov et Sundukov, 2014 (Carabidae); 21 – *B. lucillum lucillum* Bates, 1883 (Carabidae); 22 – *Trechus nakaguroi* Uéno, 1960 (Carabidae); 23 – *Kolibacia tibialis* (Reitter, 1889) (Trogossitidae); 24 – *Arhopaloscelis nipponensis* (Cerambycidae); 25 – *Acanthocinus guttatus* (Bates, 1873) (Cerambycidae). Масштабная линейка 5 мм.

Мы полагаем, что в выживании этих холодолюбивых видов в периоды температурных пессимумов ведущую роль сыграло кондиционирующее влияние гидротермалей. Вероятно, различные гидротермальные участки могли стать станциями переживания для разных видов. В этом смысле показательно распределение стафилинид (Staphylinidae) из родов *Geodromicus* Redtenbacher, 1857 и *Lesteva* Latreille, 1796. Так, *G. iburinus* (Watanabe, 1990) и *L. nipponica* главным образом приурочены к термам вулканов Менделеева и Головнина, а *G. nipponensis* (Watanabe, 1990) и *L. plagiata* Sharp, 1889 распространены по берегам рек в предгорьях хребта Докучаева (рис. 13, 14, 17, 18) (Shavrin, Makarov, 2019).

Заключение

Природные факторы, позволившие хребту Докучаева выступать в роли одного из важнейших фаунистических рефугиумов Кунашира, можно разделить на исторические и современные.

В числе наиболее важных исторических факторов, позволивших сохраниться реликтовым элементам третичного и четвертичного времени именно здесь, можно назвать:

1) Возраст (вторая половина плиоцена) и геологическая стабильность этого района, поскольку вулкан Руруй никогда не оказывал катастрофического воздействия на всю территорию хребта Докучаева. Остальные районы Кунашира претерпевали периодическое воздействие сильных, кальдерообразующих извержений вплоть до позднего плейстоцена – середины голоцена, приводивших к полному уничтожению всех природно-территориальных комплексов.

2) Разнообразие ландшафтов, включающее различные термальные проявления, что увеличивало вероятность выживания биологических объектов при неблагоприятных условиях.

3) В становлении флоры и фауны хребта Докучаева немалое значение играл фактор изоляции, проявлявшийся в неоднократном возникновении морских проливов на месте современных перешейков в сочетании с флуктуациями растительности в ледниковые периоды и межледниковья.

К важнейшим современным факторам, играющим роль в поддержании сложившейся в голоценовый оптимум фауны, относятся:

1) Высота и значительная протяженность хребта Докучаева, защищающие западное побережье от холодных восточных ветров и туманов и задерживающие максимальное количество осадков на восточном макросклоне.

2) Его долготное простирание, облегчающее расселение различных групп животных, как с юга на север, так и с севера на юг.

Совокупность перечисленных факторов позволяет предположить, что именно северную часть хребта Докучаева можно рассматривать в качестве наиболее значительного рефугиума голоценовой и плейстоценовой фауны на Кунашире.

Благодарности

Авторы сердечно благодарны администрации заповедника «Курильский» за предоставленную возможность работать на его территории, а так же госинспекторам заповедника Н.Д. Микаве, А.П. Миличкину, В.Е. Карпову, А.Н. Кравченко и водителю А.В. Яковлеву (все Южно-Курильск, Сахалинская область) за всемерную поддержку при проведении работ и участие в обустройстве быта во время полевых сезонов. Особую благодарность хочется высказать в адрес И.В. Мельника, А.В. Маталина, А.А. Зайцева, А.С. Просвинова (все Москва), Е.Е. Козловского (Южно-Курильск, Сахалинская область) и Л.А. Сундуковой (Лазо, Приморский край) собравших материал и разделивших с авторами все тяготы полевых работ на Кунашире.

ЛИТЕРАТУРА

- Баркалов В.Ю.** 2009. *Флора Курильских островов*. Владивосток: Дальнаука. 468 с.
- Баркалов В.Ю., Сундуков Ю.Н.** 2015. Находка *Monotropa uniflora* (Ericaceae) на Российском Дальнем Востоке. *Ботанический журнал*, 100(3): 298–302, вкл. 15–16.
- Безбородов В.Г.** 2014. Пластинчатоусые жуки (Coleoptera: Scarabaeoidea) Курильских островов (Сахалинская область, Россия): таксономическая структура, фауна, экология и зоогеография. *Кавказский энтомологический бюллетень*, 10(1): 33–46.
- Безбородов В.Г., Шабалин С.А.** 2015. Пластинчатоусые жуки (Coleoptera: Scarabaeoidea) острова Сахалин: таксономическая структура, фауна, экология и зоогеография. *Кавказский энтомологический бюллетень*, 11(2): 317–325.
- Берсенева И.И., Безверхий В.Л.** 1991. Глава 5. Японское море и тихоокеанский шельф Японских островов. *Атлас палеогеографических карт шельфа Евразии в мезозое и кайнозое. Том 1. Текст*. Москва: Геологический институт АН СССР. С. 5(1–11).
- Булгаков Р.Ф.** 1994. *История развития южных островов Большой Курильской гряды в плейстоцене*. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидат географических наук. Москва. 22 с.
- Васильев В.Н.** 1958. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири. *Материалы по истории флоры и растительности СССР*, 3: 361–457.
- Винокуров Н.Н., Каниюкова Е.В.** 2016. Новые материалы по фауне полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) с островов Кунашир и Шикотан (Южные Курилы). *Евразийский энтомологический журнал*, 15(1): 25–28.
- Гаврилов В.К., Соловьева И.А.** 1973. *Вулканоогенно-осадочные формации геосинклинальных поднятий Малых и Больших Курил*. Москва: Наука. 152 с.
- Демежко Д.Ю., Соломина О.Н.** 2009. Изменения температуры земной поверхности на о. Кунашир за последние 400 лет по геотермическим и древесно-кольцевым данным. *Доклады Академии наук*, 426(2): 240–243.
- Жарков Р.В.** 2014. *Термальные источники Южных Курильских островов*. Владивосток: Дальнаука. 378 с.
- Короткий А.М., Разжигасева Н.Г., Гребенникова Т.А., Ганзей Л.А., Мохова Л.М., Базарова В.Б., Сулержицкий Л.Д.** 1998. Голоценовые террасовые морские отложения о. Кунашир. *Тихоокеанская геология*, 17(1): 28–45.

Крестов П.В., Баркалов В.Ю., Омелько А.М., Якубов В.В., Накамура Ю., Сато К. 2009. Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов северо-восточной Азии. *Комаровские чтения. Вып. 56.* Владивосток: Дальнаука. С. 5–63.

Лелей А.С., Локтионов В.М. 2014. Обзор дорожных ос рода *Machaerotherix* Haupt, 1938 (Hymenoptera: Pompilidae). *Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 25.* Владивосток: Дальнаука. С. 103–110.

Локтионов В.М., Лелей А.С. 2012. Дорожные осы (Hymenoptera, Pompilidae) Курильских островов. *Растительный и животный мир островов северо-западной части Тихого океана (Материалы Международного курильского и Международного сахалинского проектов).* Владивосток: Дальнаука. С. 306–328.

Макаров К.В., Мельник И.В., Маталин А.В. 2013. Конкретные и локальные фауны жесткокрылых острова Кунашир. *Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг: Сборник материалов Международной научно-практической конференции.* Майкоп: Изд-во АГУ. С. 54–56.

Мелекесцев И.В., Брайцева О.А., Сулержицкий Л.Д. 1988. Катастрофические эксплозивные извержения вулканов Курило-Камчатской области в конце плиоцена – начале голоцена. *Доклады Академии наук СССР*, 300(1): 175–181.

Мутин В.А. 2012. Мухи-журчалки (Diptera: Syrphidae) острова Сахалин. *Растительный и животный мир островов северо-западной части Тихого океана (Материалы Международного курильского и Международного сахалинского проектов).* Владивосток: Дальнаука. С. 288–305.

Немков П.Г. 2005. Фауна роющих ос (Hymenoptera, Sphecidae, Crabronidae) острова Сахалин. *Флора и фауна острова Сахалин. Часть 2.* Владивосток: Дальнаука. С. 141–167.

Нечаев В.А., Сундуков Ю.Н., Сундукова Л.А., Козловский Е.Е. 2017. Первые сведения о гнездовании мандаринки *Aix galericulata* на острове Кунашир (Южные Курильские острова). *Русский орнитологический журнал*, 26(экспресс-вып. 1511): 4285–4288.

Пушкар В.С., Разжигаета Н.Г. 2003. Головинская свита плиоцена – плейстоцена о. Кунашир (Курилы): стратиграфия и условия формирования. *Стратиграфия. Геологическая корреляция*, 11(5): 82–94.

Разжигаета Н.Г., Ганзей Л.А. 2004. Изменение островных геосистем под воздействием катастрофических процессов (на примере Южных Курил в позднем плейстоцене – голоцене). *Вестник ДВО РАН*, 2: 93–101.

Разжигаета Н.Г., Ганзей Л.А., Гребенникова Т.А., Белянина Н.И., Мохова Л.М., Арсланов Х.А., Чернов С.Б. 2014. Эволюция ландшафтов Курильских островов в голоцене. *Известия РАН. Серия географическая*, 3: 43–50.

Разжигаета Н.Г., Пушкар В.С., Гребенникова Т.А. 2002. Состав тефры Головинской свиты и этапы вулканической активности на юге о. Кунашир (Курильские острова) в плио-плейстоцене. *Вулканология и сейсмология*, 3: 11–27.

Стороженко С.Ю. 2012. Прямокрылые насекомые (Orthoptera) бассейна Японского моря. *Растительный и животный мир островов северо-западной части Тихого океана (Материалы Международного курильского и Международного сахалинского проектов).* Владивосток: Дальнаука. С. 217–246.

Сундуков Ю.Н. 2014. Первое указание *Orussus coreanus* Takeuchi, 1938 и *O. rufipes* Tsuneki, 1963 (Hymenoptera: Orussidae) из России. *Амурский зоологический журнал*, 4(1): 81–84.

Сундуков Ю.Н. 2015а. Находка восточного щитомордника на острове Кунашир. *Вестник Сахалинского музея*, 22: 271–279.

- Сундуков Ю.Н. 2015б.** К фауне пилильщиков (Hymenoptera, Symphyta) южных Курильских островов. *Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 26.* Владивосток: Дальнаука. С. 241–258.
- Сундуков Ю.Н. 2017.** Новые данные по фауне пилильщиков (Hymenoptera, Symphyta) России. *Труды Русского энтомологического общества*, 88(2): 5–20.
- Сундуков Ю.Н., Козловский Е.Е. 2017.** Неописанная группа термальных источников и сольфатарных полей на западном склоне хребта Докучаева, остров Кунашир. *Nature Conservation Research. Заповедная наука*, 2(Suppl. 2): 83–88.
- Сундуков Ю.Н., Лелей А.С. 2012.** Подотряд Symphyta – Сидячебрюхие. *Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России. Том 1. Перепончатокрылые.* Владивосток: Дальнаука. С. 62–119.
- Сундуков Ю.Н., Лелей А.С. 2015.** Обзор семейства Aulacidae (Hymenoptera: Eupnoidea) Дальнего Востока России. *Евразийский энтомологический журнал*, 14(2): 107–118.
- Сундуков Ю.Н., Сундукова Л.А. 2018.** Змеи (Reptilia, Serpentes) южных Курильских островов. *Вестник Сахалинского музея*, 25: 211–226.
- Тихомиров Б.А. 1941.** О лесной фазе в послеледниковой истории растительности севера Сибири и ее реликтах в современной тундре. *Материалы по истории флоры и растительности СССР*, 1: 315–374.
- Удра И.Ф. 1982.** О причинах «совмещенности» флор и реликтовых черт растительности юга Дальнего Востока (по поводу статьи В.М. Урусова и Л.С. Лауве). *Ботанический журнал*, 67(2): 155–165.
- Урусов В.М. 1996.** *География биологического разнообразия Дальнего Востока (сосудистые растения).* Владивосток: Дальнаука. 245 с.
- Юрцев Б.А. 1981.** *Реликтовые степные комплексы северо-восточной Азии.* Новосибирск: Наука. 168 с.
- Ali J.R. 2017.** Islands as biological substrates: Classification of the biological assemblage components and the physical island types. *Journal of Biogeography*, 44: 984–994.
- Birks H.J.B. 2015.** Some reflections on the refugium concept and its terminology in historical biogeography, contemporary ecology and global-change biology. *Biodiversity*, 16(4): 196–212.
- Bousquet Y. 2012.** Catalogue of Geadephaga (Coleoptera, Adephaga) of America, north of Mexico. *ZooKeys*, 245: 1–1722.
- Fukuda T., Yamagishi H., Loguntsev A., Barkalov V.Y., Ishikawa Y. 2015.** Vascular plants from Kunashiri Island, the southernmost island of the Kuril Islands, island arc between Hokkaido and Kamchatka peninsula. *Check List*, 11(1): 1–15.
- Igarashi Y. 1993.** History of environmental change in Hokkaido from the Viewpoint of Palynological Research. *Biodiversity and Ecology in the Northernmost Japan*. Sapporo: Hokkaido University Press. P. 1–19.
- Igarashi Y. 1994.** Quaternary forest and climate history of Hokkaido, Japan, from marine sediments. *Quaternary Science Reviews*. Vol. 13. P. 335–344.
- Igarashi Y., Zharov A.E. 2011.** Climate and vegetation change during the late Pleistocene and early Holocene in Sakhalin and Hokkaido, northeast Asia. *Quaternary International*, 237: 24–31.
- Kalstrom T.N.V., Ball G.E. (Eds). 1969.** *The Kodiak Island refugium. Its geology, flora, fauna, and history.* Published for the Boreal Institute, University of Alberta, by Ryerson Press, Toronto. 266 p.
- Kawahata H., Ohshima H., Shimada C., Oba T. 2003.** Terrestrial-oceanic environmental change in the southern Okhotsk sea during the Holocene. *Quaternary International*, 108: 67–76.

- Kiyoshi T., Hikidae T. 2012.** Geographical variation in the wing morphology of the Golden-ringed dragonfly *Anotogaster sieboldii* (Selys, 1854) (Odonata, Cordulegastridae) detected by landmark-based geometric morphometrics. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series A*, 38(2): 65–73.
- Lambeck K., Rouby H., Purcell A., Sun Y., Sambridge M. 2014.** Sea level and global ice volumes from the Last Glacial Maximum to the Holocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, 111: 15296–15303.
- Ledoux G., Roux P., 2005.** *Nebria*. Saint-Just-la-Pendue: Chirat. 976 p.
- Lindroth C.H. 1961.** The ground beetles (Carabidae excl. Cicindelinae) of Canada and Alaska. Part 2. *Opuscula Entomologica*, Suppl. 20: 1–200.
- Lomolino M.V., Riddle B.R., Whittaker R.J., Brown J.H. 2010.** *Biogeography*. Fourth edition. Sunderland: Sinauer Associates. 560 p.
- Makarov K.V., Sundukov Yu.N. 2014.** *Bembidion* (?*Nipponobembidion*) *ruruy* sp. n., a new brachypterous ground beetle (Coleoptera, Carabidae) from Kunashir Island, Kurile, Russia. *ZooKeys*, 463: 75–93.
- Mikhailjova E.V., Marusik Yu.M. 2006.** Millipedes (Diplopoda) of the Kurile Islands. *Biodiversity and Biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin*, 2: 115–127.
- Ooi N., Tsuji S., Minaki M. 1996.** Pollen assemblages from Early Last Glacial Peat Sediments at Hiroo, Hokkaido, Japan. *Japanese Journal Historical Botany*, 4(1): 5–12.
- Orlov N.L., Sundukov Yu.N., Kropachev I.I. 2014.** Distribution of pitvipers of “*Gloydus blomhoffii*”-complex in Russia with the first reliable records of *Gloydus blomhoffii* in Kunashir island (Kuril Archipelago, Russian Far East). *Russian Journal of Herpetology*. Vol. 21, No. 3. P. 169–178.
- Orlov N.L., Sundukov Yu.N., Sundukova L.A. 2018.** Record of a new locality and general distribution of the Far Eastern Skink (*Plestiodon finitimus*) on the island of Kunashir (Kuril Archipelago, Far East of Russia). *Russian Journal of Herpetology*, 25(3): 227–235.
- Pietsch T.W., Bogatov V.V., Amaoka K., Zhuravlev Yu.N., Barkalov V.Yu., Gage S., Takahashi H., Lelej A.S., Storozhenko S.Yu., Minakawa N., Bennett D.J., Anderson T.R., Ohara M., Prozorova L.A., Kuwahara Y., Kholin S.K., Yabe M., Stevenson D.E., MacDonald E.L. 2003.** Biodiversity and biogeography of the islands of the Kuril Archipelago. *Journal of Biogeography*, 30: 1297–1310.
- Pütz A., Wiesner J. 1995.** *Cylindera* (*Cicindina*) *elisae kunashirensis* – eine neue Subspecies von der Kurileninsel Kunashir (Col., Cicindelidae). *Entomologische Nachrichten und Berichte*, 38: 251–254.
- Rouch R., Danielopol D.L. 1987.** The origin of the subterranean freshwater fauna, between the refugium paradigm and the model of active colonization active. *Stygologia*, 3(4): 345–372.
- Sakaguchi Y. 1983.** Warm and cold stages in the past 7600 years in Japan and their global correlation. *Bulletin of the Department of Geography, University of Tokyo*, 15: 1–31.
- Sauqué V., Cuenca-Bescós G. 2013.** The Iberian Peninsula, the last European refugium of *Panthera pardus* Linnaeus 1758 during the Upper Pleistocene. *Quaternaire*, 24(1): 35–48.
- Shavrin A.V., Makarov K.V. 2019.** Contribution to the knowledge of the fauna of rove beetles of the subfamily Omaliinae MacLeay, 1825 (Coleoptera: Staphylinidae) of Kunashir Island, Kurile Islands. *Russian Entomological Journal*, 28(1): 1–18.
- Storozhenko S.Yu. 2015.** First record of the subfamily Anoplophilinae (Orthoptera: Rhaphidophoridae) from Russia with description of a new species of the genus *Alpinanoplophilus* Ishikawa, 1993. *Zootaxa*, 3973(2): 391–397.
- Sundukov Yu.N. 2018.** First record of the family Ibalidae (Hymenoptera) from the Kuril Archipelago, Russia. *Far Eastern Entomologist*, 358: 24–28.

Sundukov Yu.N., Makarov K.V. 2016. New or little-known ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of Kunashir Island, Kurile Islands, Russia. *Russian Entomological Journal*, 25(2): 121–160.

Trojan P. 1997. The floristic and faunistic Korean refugium during the last glacial period and its significance in postglacial biota formation. *Fragmenta Faunistica*, 40(17): 215–221.

Yasuda Y. 1995. Climatic changes and the development of Jomon Culture in Japan. *Nature and Humankind in the Age of Environmental Crisis / Proceedings of the 6th International Symposium International Research Center of Japanese Studies*. P. 57–77.

Zaitzev A.I. 2015. New and little known species of fungus gnats (Diptera: Mycetophilidae) from Kunashir Island. *Russian Entomological Journal*, 24: 85–87.

Zaitzev A. 2017. Two new species of fungus gnats (Diptera: Mycetophilidae) from Kunashir Island, Kuril Islands. *Zootaxa*, 4250(3): 296–300.

THE DOKUCHAEV RIDGE AS A MAIN FAUNISTIC REFUGIUM OF KUNASHIR ISLAND

Yu.N. Sundukov¹⁾, K.V. Makarov²⁾

1) Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern
Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia.

E-mail: yun-sundukov@mail.ru

2) Zoology and Ecology Department, Moscow Pedagogical State University,
Moscow, Russia. E-mail: kvmac@inbox.ru

Based on observations in nature and materials collected in 2008–2018, the authors formulated a hypothesis about the Dokuchaev Ridge as the most significant refugium of the Holocene and Pleistocene fauna on Kunashir Island.