

УДК 574.9:595.762+597.6+598.1+599.3 (571.645)

© 1993 г. С.К. ХОЛИН

**ОСТРОВНАЯ БИОГЕОГРАФИЯ ЮЖНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ:
СТАНОВЛЕНИЕ ФАУНЫ, ЧИСЛО И СОСТАВ ВИДОВ НАЗЕМНЫХ
ПОЗВОНОЧНЫХ И ЖУЖЕЛИЦ**

Фауна наземных позвоночных южных Курильских о-вов демонстрирует признаки, типичные для фаун материковых островов. Непропорционально низкое число видов на мелких островах и "гнездовое" распределение видов по островам свидетельствуют о процессе релаксации в прошлом единой с о-вом Хоккайдо фауны отделившихся островов. Колонизация видов сильно ограничена. Напротив, происхождение фауны жужелиц связано с процессом колонизации и влиянием разнообразия среды. Присутствие на материковых островах реликтовых популяций некоторых видов свидетельствует также о некотором влиянии прошлой сухопутной связи. Распределение видов в группе материковых островов ближе к случайному, а в группе островов Большой Курильской гряды имеет "гнездовой" характер, вызванный последовательной колонизацией цепи океанических островов. Диспропорционально низкое число видов жужелиц на мелких материковых островах может быть связано с относительно низким разнообразием среды на этих островах, а в цепи островов Большой гряды — с влиянием взаимодействующих факторов изоляции и среды.

Происхождение фаун островов, кроме прочих факторов, определяется историей их происхождения. Выделяются два принципиально различных по происхождению типа островов: океанические, которые никогда не имели сухопутной связи с материком, и острова, в период максимального понижения уровня океана в конце плейстоцена имевшие сухопутную связь с материком (так называемые *landbridge*, или материковые острова). Формирование фауны первых происходило в результате колонизации, тогда как фауна вторых представляет собой остатки некогда более богатой материковой фауны (Diamond, 1972). Хотя фауна материковых островов подвергается релаксации (снижение числа видов после утраты сухопутной связи с материком), при прочих равных условиях она богаче фауны океанических, что особенно заметно для групп организмов с низким расселительным потенциалом.

Число видов в островных фаунах зависит от площади островов, что, согласно равновесной теории (MacArthur, Wilson, 1967), является следствием баланса между скоростями колонизации и вымирания видов. Фауны материковых островов часто демонстрируют неравновесное состояние, которое выражается в более крутом наклоне линии регрессии между площадью острова и числом видов (Lawlor, 1986), поскольку скорости вымирания на мелких островах выше, чем на более крупных. Однако вымирают не случайные группы видов, а те, которые наименее приспособлены к возникшим островным условиям, в результате чего фауна в группах материковых островов демонстрирует так называемую гнездовую структуру (Patterson, 1984; Patterson, Atmar, 1986).

Поскольку простое описание зависимости площадь — виды мало дает для понимания биологического смысла этого явления (Connor, McCoy, 1979; Gil-

bert, 1980; Abbott, 1983), одним из возможных путей достижения этого понимания является сравнительный анализ островных фаун разных групп островов или разных групп организмов в пределах одной группы островов (Abbott, 1974; Wright, 1981; Lawlor, 1986; Wilcox et al., 1986; Patterson, 1990).

Курильские о-ва весьма интересны в отношении формирования их фауны. Ранее Велижанин (1970) нашел хорошее соответствие между геологической историей развития и происхождением фауны позвоночных Курильских о-вов. Он показал, что наиболее богатая фауна характерна для группы материковых островов южной части архипелага, последний раз имевшим сухопутную связь с о-вом Хоккайдо около 18 000 лет назад (Nakagawa, 1967). Другая картина наблюдается среди насекомых, распространение которых охватывает все Курильские о-ва и, в большей степени, сопряжено с абиотическими и биотическими условиями. На этом фоне можно наблюдать как архаичные реликтовые популяции, так и свидетельства молодого островного эндемизма (Криволицкая, 1973).

Цель данной работы — сравнительный анализ особенностей фаун наземных позвоночных и жужелиц южных Курильских о-вов с точки зрения островной биогеографии¹. Выбор этих групп продиктован двумя обстоятельствами. Первое: распространение этих организмов на данных островах хорошо документировано. Второе: они ведут наземный образ жизни, но отличаются расселительными способностями. Лишь некоторые наземные млекопитающие способны к преодолению водных преград в зимний период по льду. Жужелицы, напротив, обладают лучшим расселительным потенциалом по отношению к наземным позвоночным (но не среди насекомых) благодаря как активному (полет), так и пассивным (ветром, на "плотах" морскими течениями) способам расселения. Ниже в сравнительном ключе рассмотрены: 1) связь между площадью островов и числом видов на них и 2) видовая структура фаун названных групп в связи с происхождением и географическим положением островов южной части Курильского архипелага.

Рамки данной работы ограничены группой южных Курильских о-вов (от о-ва Кунашир до о-вов Черные Братья) в соответствии с геоморфологическим разделением архипелага (Горшков, 1967), включая Малую Курильскую Гряду, т.е. той частью архипелага, заселение которой шло преимущественно с юга через о-в Хоккайдо. В рамки данной работы, однако, не входит традиционный зоогеографический анализ, поскольку моей целью было подчеркнуть принципиальные различия в формировании фаун рассматриваемых групп видов и поиск экологических зависимостей, а не построение не существующих в природе границ фаунистического районирования.

Связь между числом видов и площадью островов обычно описывается уравнением степенной функции в логарифмической форме

$$\log S = C + z \times \log A,$$

где S — число видов, A — площадь острова, C — свободный член и z — коэффициент, характеризующий наклон линии регрессии. Хотя существуют определенные трудности в интерпретации коэффициента z (Connor, McCoy, 1979; Gilbert, 1980; Abbott, 1983), на его основе чаще всего строится анализ островных фаун (Wright, 1981; Lawlor, 1986).

Паттерсон и Атмар (Patterson, Atmar, 1986) описали так называемую гнездовую структуру (nested subset) островных сообществ, возникающую в результате селективного вымирания после фрагментирования ранее единых местообитаний.

¹Птицы — наиболее обычный объект в исследованиях по островной биогеографии, но я отказался от включения этой группы в анализ, хотя и имеется сводка по птицам Южных Курил (Нечаев, 1969), которая, однако, требует уточнения за давностью опубликования. Будущий анализ этой группы в данном ключе был бы полезен.

Согласно этому, каждая меньшая фауна представляет собой подмножество фауны большего размера. Это положение также может быть распространено на фауны материковых островов, где могут наблюдаться избирательная колонизация или избирательное вымирание видов при релаксации после отделения островов от материка (Patterson, Atmar, 1986; Patterson, 1990). Была предложена процедура (программа RANDOM) для тестирования неслучайного распределения видов в таких островных сообществах (Patterson, Atmar, 1986). Идея теста проста и заключается в построении серии (обычно 1000) случайных сообществ видов для заданного числа островов и видов и сравнения полученной случайной фауны с наблюдаемой. В качестве тестируемого показателя выбрано число отклонений (индекс N) от идеальной "гнездовой" структуры в реальной и случайной фауне (см. подробнее: Patterson, Atmar, 1986).

Два варианта программы RANDOM использованы в данной работе: RANDOM 0, которая не взвешивает виды по их фактическому распределению по островам, и RANDOM 1, делающую более реальное построение с учетом такого распределения. Исходно программа RANDOM написана на языке BASIC и требует большого количества времени для расчетов при большом числе видов и островов, поэтому она была переписана на языке Turbo-Pascal и протестирована на примерах, описанных в оригинале (Patterson, Atmar, 1986).

Сведения о распространении наземных млекопитающих взяты из сводки "Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР" (1984). После ее выхода не было сделано каких-либо дополнений к фауне млекопитающих рассматриваемой группы островов (В.А. Костенко, устное сообщение). Поэтому можно считать, что данная фауна изучена полно. Это также относится к фауне земноводных и пресмыкающихся (Басарукин, 1983). Список видов и их распространение по островам представлены в табл. 1. В этот список не включены интродуцированные виды и летучие мыши, распространение которых на юге Курильского архипелага ограничено тремя крупными островами. Кроме того, в список не была включена лисица (*Vulpes vulpes* L.), которая широко распространена на Курилах благодаря высокой вагильности и ее статус на мелких островах не всегда ясен.

Список видов жухелиц южной части Курильских о-вов составлен на основе литературных (Крыжановский и др., 1975; Лафер, 1989, 1992) и неопубликованных данных Г.Ш. Лафера (БПИ ДВО РАН). Поскольку этот список включает свыше 130 видов, он не приведен в данной работе. Полный список видов и биогеографический анализ жухелиц всего Курильского архипелага будут опубликованы в другой работе (Холин, Лафер, неопубликованные данные).

ВИДОВОЙ СОСТАВ

Наземные позвоночные. Всего, за исключением указанных выше видов, фауна наземных млекопитающих южных Курил включает 12 видов, из которых 11 встречаются на о-ве Кунашир (табл. 1). Фауна наиболее крупного острова в Курильской гряде — Итурупа относительно бедна (пять видов). Здесь отсутствуют такие мелкие виды, как землеройки, лесные мыши и полевки, несмотря на наличие подходящих местообитаний. Ни один из рассматриваемых видов наземных млекопитающих не смог проникнуть севернее о-ва Итуруп, и фауна о-ва Уруп характеризуется полным их отсутствием (исключая упомянутую выше лису). На островах Малой Курильской гряды отмечено четыре вида мелких млекопитающих — таких, как землеройки и полевки. Один вид полевки *Clethrionomys shikotanensis* Tokuda в пределах Курил обитает только на двух островах Малой гряды. Распространение пресмыкающихся (четыре вида) и земноводных (три вида) ограничено только группой материковых островов, причем первые представлены исключительно на о-ве Кунашир.

Все виды наземных позвоночных южных Курил присутствуют на о-ве Хок-

Вид	Остров							
	Иту-руп	Куна-шир	Шико-тан	Зеле-ный	Тан-филь-ева	Юрия	Полон-ского	Анучи-на
Земноводные и пресмыкающиеся								
<i>Salamandrella keyserlingii</i> Dyb.	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Hyla japonica</i> Günther	—	+	+	—	—	—	—	—
<i>Rana chensinensis</i> David	—	+	+	+	+	+	—	+
<i>Eumeces latisculatus</i> Hallow.	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Elaphe quadrivirgata</i> Boie	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>E. climacophora</i> Boie	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>E. japonica</i> Maki	—	+	—	—	—	—	—	—
Всего	—	7	2	1	1	1	—	1
Млекопитающие								
<i>Sorex unguiculatus</i> Dobson	—	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. gracillissimus</i> Thom.	—	+	+	+	+	—	+	—
<i>S. caecutiens</i> Laxm.	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Lepus timidus</i> L.	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Tamias sibiricus</i> Laxm.	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Apodemus speciosus</i> Temm.	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Clethrionomys rufocanus</i> Sund.	—	+	+	+	+	+	—	—
<i>C. shikotanensis</i> Tokuda	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>Ursus arctos</i> L.	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Martes zibellina</i> L.	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Mustela nivalis</i> L.	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>M. erminea</i> L.	+	+	—	—	—	—	—	—
Всего	5	11	4	4	3	2	2	1

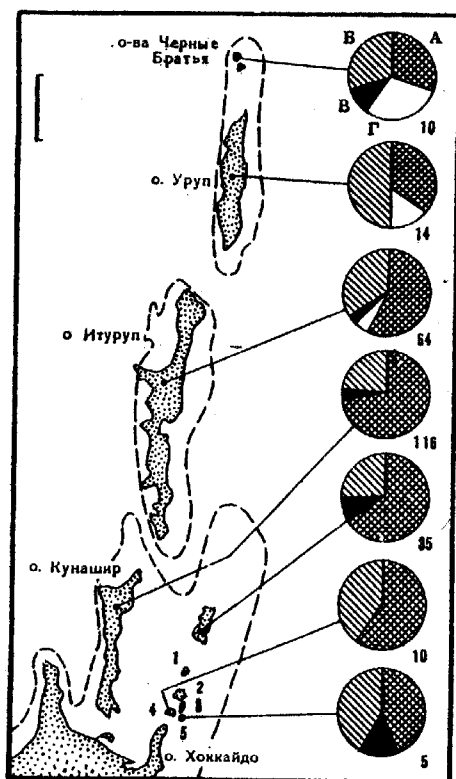
кайдо, который имеет более богатую фауну (27 видов наземных млекопитающих и 12 видов земноводных и пресмыкающихся), т.е. фауна наземных позвоночных южных Курил представляет собой осколок некогда общей и более богатой фауны.

Ж у ж е л ц ы. Фауна жужелиц Курильских о-вов складывается из двух зоогеографических комплексов — палеархеоарктического и бореального (Крыжановский и др., 1975). В южной части архипелага доминируют палеархеоарктические виды, а фауна северной части архипелага состоит исключительно из видов бореального комплекса. В целом фауна жужелиц Курил представляет обедненные варианты фаун Камчатки в северной части архипелага и Хоккайдо — в южной. Эндемизм на уровне видов выражен слабо и тяготеет к центральной части архипелага.

Всего на островах южной группы (до островов Братья Чирпой включительно) распространено 137 видов против чуть более 300 видов на о-ве Хоккайдо. В отличие от наземных позвоночных в фауне жужелиц южных Курил присутствуют как хоккайдские виды, так и виды, отсутствующие на этом острове (камчатские и другие виды). По мере удаления от Хоккайдо происходят градуальное снижение числа видов и изменение в составе видов в сторону уменьшения доли хоккайдских видов (рис. 1).

На рис. 1. показаны примерные границы подводной террасы на уровне глубин 120—140 м (Затонский и др., 1961), образование которой связывается (Nakagawa, 1967) с самым низким стоянием уровня Мирового океана 18 тыс. лет назад.

Рис. 1. Группа южных Курильских о-вов. Пунктиром показаны границы примерного распространения суши около 18 тыс. лет назад. На круговых диаграммах показаны число видов и соотношение между группами видов: А – хоккайдские, В – хоккайдо-камчатские, Г – камчатские, Д – эндемики; 1 – о-в Полонского, 2 – о-в Зеленый, 3 – о-в Юрий, 4 – о-в Танфильева, 5 – о-в Анучина. Масштаб 50 км



В соответствии с этим о-в Кунашир и острова Малой Курильской гряды являются материковыми, имевшими сухопутную связь с о-вом Хоккайдо, а острова севернее Кунашира – океаническими. Распространение большинства наземных позвоночных в группе островов южных Курил ограничено группой материковых островов (табл. 1), отражая тем самым различное происхождение фаун этих островов, связанное с их геологической историей (Велижанин, 1970).

Число видов наземных позвоночных на рассматриваемых островах демонстрирует типичную зависимость от площади островов (рис. 2). Во всех случаях регрессия между площадью и числом видов была значимой (табл. 2). Значение коэффициента z (табл. 2) выше канонического значения $z = 0,26$ (Preston, 1962, 1962a)

Таблица 2

Регрессионный анализ числа видов наземных позвоночных и жулици на островах южной части Курильского архипелага

Группа видов	N	$\ln C \pm SE$	$z \pm SE$	P	r	R^2 (%)
Млекопитающие (материковые)	7	$-0,400 \pm 0,203$	$0,380 \pm 0,047$	0,000	0,964	92,9
Земноводные и рептилии	6	$-0,937 \pm 0,393$	$0,340 \pm 0,088$	0,018	0,888	78,9
Жулици (острова БКГ)*	4	$0,715 \pm 2,099$	$0,417 \pm 0,308$	0,309	0,691	47,7
Жулици (материковые)	4	$0,978 \pm 0,201$	$0,504 \pm 0,042$	0,007	0,993	98,6

*БКГ – цепочка четырех островов южной части Большой Курильской Гряды.

и попадает в интервал значений, характерных для фаун наземных млекопитающих материковых островов (Lawlog, 1986).

Наблюдаемый резкий наклон линии регрессии зависимости площадь — виды для материковых островов согласуется с предположением о диспропорционально высокой скорости вымирания на мелких островах. Распределение видов по островам (табл. 1) показывает, что состав видов каждой меньшей фауны представляет собой подмножество фаун с большим числом видов. Хотя предполагается, что "гнездовой" характер фауны островов, близких к источнику иммигрантов, может возникнуть в результате селективной колонизации (Patterson, Atmar, 1986; Patterson, 1990), трудно предположить, что наблюдаемый набор видов на

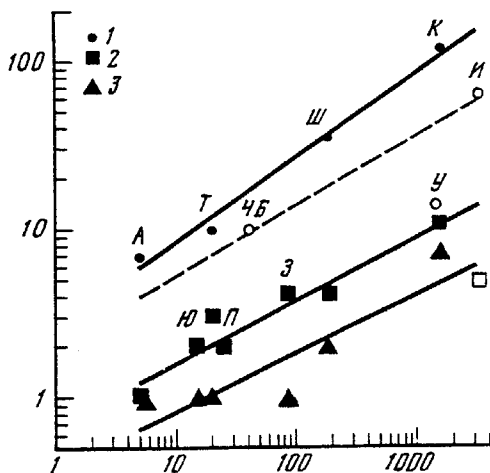


Рис. 2. Связь между площадью островов и числом видов жуков (1), наземных млекопитающих (2) и земноводных и пресмыкающихся (3) южных Курильских островов. Сплошная линия и заштрихованные значки — материковые острова: А — Анучина, Ю — Юрий, Т — Танфильева, П — Полонского, З — Зеленый, Ш — Шикотан, К — Кунашир; пунктир — южная группа островов Большой Курильской гряды, включающей кроме Кунашира океанические острова, обозначенные светлыми значками: ЧБ — Черные Братья, У — Уруп, И — Итуруп (ЧБ, У, И, только для жуков). По оси ординат — число видов, по оси абсцисс — площадь острова (км²)

мелких островах Малой гряды возник в результате члвзавии видов, а не представляет собой реликтовые популяции. В пользу ограниченной колонизации наземных млекопитающих на Курилах говорит тот факт, что на о-ве Итуруп отсутствуют виды, которые отмечены на островах Малой гряды.

Результаты тестирования видовой структуры наземных позвоночных в обоих вариантах теста показывают, что как для фауны наземных млекопитающих, так и для земноводных и пресмыкающихся характерен отличающийся от случайного с высоким уровнем значимости (табл. 3) набор видов. Включение в анализ о-ва Итуруп увеличивает число отклонений от идеальной "гнездовой" структуры (пять против одного только для материковых островов), но и в этом случае наблюдаемая структура не соответствует случайной встречаемости видов. Это вполне объяснимо, поскольку фауна наземных млекопитающих о-ва Итуруп представляет часть фауны о-ва Кунашир — единственного источника иммигрантов. Фауна земноводных и пресмыкающихся не отклоняется от идеальной "гнездовой" структуры и значимо отличается от случайной в обоих вариантах тестирования. Для совокупной фауны наземных позвоночных также подтверждается гипотеза о "гнездовом" характере распространения видов на материковых островах южной части Курил.

Другая ситуация отмечается для фауны жуков. Благодаря облегченному расселению (с помощью ветра при господствующем северном направлении движения воздушных масс, на "плотах" течениями, активный полет и др.) жуки распространены по всем Курильским островам. Фауна жуков южных Курил сформирована как хоккайдскими видами, так и видами северного происхождения. Градуальное снижение числа видов и изменение в составе видов в сторону уменьшения доли хоккайдских видов, с одной стороны, отражают преобладание колонизационных процессов в формировании фауны жуков Большой Куриль-

Результаты моделирования с помощью программы RANDOM распределения видов наземных позвоночных и жужелиц на островах южной части Курильского архипелага для различных комбинаций островов

Модель	Индекс N			$S.D.$	u'	P
	min	max	среднее			
Млекопитающие (с Итурупом), 8 островов, 1–11 видов, индекс $N=5$						
RANDOM 0	10	29	19,683	3,100	4,736	10^{-6}
RANDOM 1	5	27	16,348	3,717	3,053	0,0010
Млекопитающие (без Итурупа), 7 островов, 1–11 видов, индекс $N=1$						
RANDOM 0	4	21	14,109	2,710	4,837	6×10^{-7}
RANDOM 1	1	19	10,265	3,133	2,957	0,0016
Земноводные и рептилии, 6 островов, 1–7 видов, индекс $N=0$						
RANDOM 0	0	4	2,261	0,786	2,877	0,0020
RANDOM 1	0	4	1,789	0,844	2,118	0,0171
Наземные позвоночные, 8 островов, 2–18 видов, индекс $N=2$						
RANDOM 0	10	26	17,592	2,640	5,906	2×10^{-7}
RANDOM 1	3	22	13,246	3,095	3,634	0,0001
Жужелицы (все острова), 7 островов, 7–116 видов, индекс $N=90$						
RANDOM 0	90	132	111,525	6,793	3,169	0,0008
RANDOM 1	65	108	86,710	6,737	0,488	0,3128
Жужелицы (материковые острова); 4 острова, 7–116 видов, индекс $N=22$						
RANDOM 0	13	29	21,621	2,544	0,149	0,4408
RANDOM 1	11	28	20,462	2,743	0,561	0,2874
Жужелицы (острова Большой гряды), 4 острова, 10–116 видов, индекс $N=19$						
RANDOM 0	18	38	28,021	3,244	2,780	0,0027
RANDOM 1	14	34	23,918	3,175	1,549	0,0607

ской гряды, с другой — взаимное влияние нескольких взаимодействующих факторов. Известно, что для относительно слабо изолированных островов Балтийского моря наличие подходящих местообитаний является определяющим для видового состава жужелиц (Niemelä et al., 1987), тогда как для удаленных островов изоляция более важна, и фауна таких островов формируется главным образом видами, способными к преодолению водной преграды (Ås, 1984).

Благодаря отрицательной корреляции между изоляцией расстоянием и площадью островов в цепи островов Большой Курильской гряды (Суханов, 1982) фауна удаленных островов беднее по отношению к фауне близких островов той же самой площади (рис. 2). Это обстоятельство, в частности, определяет высокое значение коэффициента z в уравнении регрессии площадь — виды для подобных островных систем (Lomolino, 1989). Необходимо, однако, отметить, что для островов южной части Большой гряды регрессия незначима (табл. 2) из-за резко обедненной фауны о-ва Уруп (14 видов, рис. 2). Состав и число видов жужелиц как для всего архипелага, так и для отдельных его частей, как показал анализ (Холин, Лафер, неопубликованные данные), в значительной степени зависят от качественного разнообразия среды, а не площади островов. Разрыв в фауне жужелиц между островами Итуруп и Уруп совпадает с так называемой линией Мияби, которая разграничивает отличающиеся флористически эти острова (Tatewaki, 1932). А фауна группы материковых островов демонстрирует неожиданно высокое

значение z (0,504) на фоне того, что для организмов с относительно высоким расселительным потенциалом ожидается более слабый наклон такой зависимости. Единственный фактор, способный вызвать непропорционально бедную фауну на мелких островах Малой гряды, — более простая и неблагоприятная среда, определяющая относительно большую скорость вымирания по отношению к скорости колонизации.

С этим согласуются результаты тестирования видовой структуры фауны жу-желиц рассматриваемых островов (табл. 3). Группа материковых островов демонстрирует распределение видов, которое ближе к случайному. А согласованность распространения видов в линейной цепи островов Большой гряды с "гнездовым" отражает последовательную колонизацию этих островов. Для всей группы островов результаты тестирования различны (табл. 3). Следует отметить, что наблюдаемая видовая структура жу-желиц данных материковых островов случайна в отношении тестируемого "гнездового" характера. Она не может считаться фактически случайной, поскольку, как отмечено выше, подчиняется в определенной степени иным факторам и должна быть протестирована в этом смысле другим способом.

Проведенный анализ показывает, что за внешне сходными проявлениями на уровне простого количественного описания (зависимость площадь — число видов) островных фаун стоит их различающееся происхождение. "Гнездовая" структура фаун наземных позвоночных материковых островов южных Курил согласуется с предсказанием о релаксации некогда более богатой фауны единой суши, объединявшей эти острова в прошлом. Влияние колонизации в данном случае весьма ограничено, что демонстрирует бедность фауны такого крупного острова, как Итуруп. Хотя и высказывается мысль о якобы продолжающейся колонизации Курильских о-вов (Велижанин, 1970; Воронов, 1974), не приводятся конкретных фактов для этого (это не относится к птицам, где, действительно, можно наблюдать современную колонизацию Курил новыми видами (Нечаев, 1969; Велижанин, 1970)). Я полагаю, что для большинства видов наземных позвоночных колонизация на Курильских островах — весьма длительный процесс или отсутствует вовсе. В любом случае скорость вымирания или вероятность вымирания гораздо выше, чем вероятность инвазии новых видов. Следует учесть тот факт, что фауна о-ва Хоккайдо (единственного источника иммигрантов для южных Курил) сама по себе обеднена и является объектом воздействия островных процессов. Поэтому с точки зрения островной теории фауна наземных позвоночных южных Курильских островов является неравно-весной.

Другую картину демонстрирует фауна жу-желиц. Она также в значительной степени подчинена фауне о-ва Хоккайдо, но обогащена элементами другого происхождения. В отличие от фауны наземных позвоночных реликтовость фауны материковых островов нивелируется как колонизационными процессами, так и зависимостью видов от факторов среды. Интересно, что, по-видимому, вулканизм Курильских о-вов показал несколько различающееся влияние на формирование фаун жу-желиц и наземных позвоночных. Например, современное проявление вулканизма благоприятствует и тем и другим. Так, вокруг горячих источников на о-ве Кунашир наблюдается концентрация как пресмыкающихся (Басарукин, Воронов, 1977), так и насекомых (Криволицкая, 1973), что способствует выживанию многих относительно теплолюбивых видов в условиях этого острова. С другой стороны, на о-ве Шикотан, где отсутствуют проявления неогенового и четвертичного вулканизма (Федорченко и др., 1989), нет пресмыкающихся, но сохранились некоторые реликтовые популяции жу-желиц (*Notiophilus aquaticus* L., *Diachelia polita* Fald., *Pterostichus quinquepunctatus* Motsch.), ближайшие области распространения которых находятся на о-ве Сахалин и п-ове Камчатка. Возможно, что благодаря отсутствию вулканической активности на островах Малой гряды сохранилась *Clethrionomys shikotanensis*,

которая отсутствует на о-ве Кунашир и распространена на островах Хоккайдо и Сахалин. В пользу такого предположения говорит тот факт, что о-в Кунашир отделился от о-ва Хоккайдо позже, чем острова Малой гряды и Сахалин (Велижанин, 1976).

По-видимому, фауна жужелиц материковых островов сформировалась при взаимодействии как процессов колонизации и вымирания, подчиненных фактору пригодности среды, так и сохранения реликтовых популяций. Поэтому фауна этих островов находится в состоянии, которое ближе к равновесному, тогда как состояние фауны удаленных океанических островов Большой Курильской гряды, эндемизм на центральных островах при общем низком разнообразии видов которой (Крыжановский и др., 1975) свидетельствует о высокой степени изоляции [вероятно, фактически о полном отсутствии притока мигрантов (Холин, Лафер, неопубл. данные)] следует рассматривать как неравновесное. В обоих случаях важным дестабилизирующим фактором выступает ограниченность разнообразия среды, вызывающая высокую вероятность вымирания на мелких материковых островах и удаленных океанических с более суровой средой.

Рассмотренные примеры показывают, что тезис уязвимости островных фаун распространяется не только на виды со слабым колонизационным потенциалом, но и на виды с относительно высокой вагильностью. Одним из главных ограничивающих факторов как для первых, так и для вторых является разнообразие среды. В условиях южных Курильских о-вов, где единственным источником потенциальных иммигрантов является сама по себе обедненная островная фауна Хоккайдо, любое нарушение среды будет приводить к утрате видового разнообразия. Независимо от типа катастрофического воздействия (например, извержение вулканов или деятельность человека) на островную фауну, будет происходить невосполнимая утрата видов и (или) очень медленное восстановление жизнеспособных популяций.

Я признателен Г.Ш. Лаферу за предоставленный неопубликованный материал по жужелицам Курильских о-вов, В.В. Гульбину, В.В. Суханову и А.С. Лелею, критически рассмотревшим рукопись статьи, а также О.Г. Кусакину за ценные замечания, высказанные при обсуждении результатов этой работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Басарукин А.М.*, 1983. Кадастр распространения амфибий и рептилий Сахалинской области. Южно-Сахалинск. С. 1–29.
- Басарукин А.М., Воронов В.Г.*, 1977. О концентрации пресмыкающихся у горячих источников острова Кунашир // *Вопр. герпетол. Автореф. докл. VI Всес. герпетол. конф.* Л.: Наука. С. 30–31.
- Велижанин А.Г.*, 1970. Пути становления фауны Курильских островов // *Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы.* Т. 75. Вып. 4. С. 5–16. – 1976. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // *Докл. АН СССР.* Т. 231. № 1. С. 205–207.
- Воронов В.Г.*, 1974. Млекопитающие Курильских островов. Л.: Наука. С. 1–163.
- Горшков Г.С.*, 1967. Вулканизм Курильской островной дуги. М.: Наука. С. 1–288.
- Затонский Л.К., Канаев В.Ф., Удинцев Г.Б.*, 1961. Геоморфология подводной части Курило-Камчатской дуги // *Океанологические исследования.* М.: Изд-во АН СССР. № 3. С. 124–137.
- Криволюцкая Г.О.*, 1973. Энтомофауна Курильских островов. Основные черты и происхождение. Л.: Наука. С. 1–315.
- Крыжановский О.Л., Охотина М.В., Бромлей Г.Ф., Лафер Г.Ш.*, 1975. Обзор жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Курильских островов // *Энтомол. исслед. на Дальнем Востоке.* Владивосток. С. 119–142.
- Лафер Г.Ш.*, 1989. Сем. Carabidae // *Определитель насекомых Дальнего Востока СССР.* Т. III. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1. Л.: Наука. С. 71–222. – 1992. Сем. Carabidae // *Определитель насекомых Дальнего Востока СССР.* Т. III. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 2. СПб.: Наука. С. 602–621.
- Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР: *Определитель*, 1984. М.: Наука. С. 1–358.
- Нечаев В.А.*, 1969. Птицы Южных Курильских островов. Л.: Наука. С. 1–246.

- Суханов В.В., 1982. Модель распределения видового обилия на литорали островной гряды // Морская биогеография. М.: Наука. С. 52–75.
- Федорченко В.И., Абдурахманов А.И., Родионова Р.И., 1989. Вулканизм Курильской островной дуги: геология и петрогенезис. М.: Наука. С. 1–239.
- Abbott I., 1974. Numbers of plant, insect, and land bird species on nineteen remote islands in the Southern Hemisphere // Biol. J. Linn. Soc. V. 6. P. 143–152. – 1983. The meaning of z in species/area regressions and the study of species turnover in island biogeography // Oikos. V. 41. P. 385–390.
- As S., 1984. To fly or not to fly? Colonization of Baltic islands by winged and wingless carabid beetles // J. Biogeogr. V. 11. P. 413–426.
- Connor E.F., McCoy E.D., 1979. The statistics and biology of the species-area relationship // Amer. Natur. V. 113. P. 791–833.
- Diamond J.M., 1972. Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of south-west Pacific islands // Proc. nat. Acad. Sci. V. 69. P. 3199–3203.
- Gilbert F.S., 1980. The equilibrium theory: fact or fiction? // J. Biogeogr. V. 7. P. 209–235.
- Lawlor T.E., 1986. Comparative biogeography of mammals on islands // Island biogeography of mammals. London: Acad. Press and Linn. Soc. P. 99–125.
- Lomolino M.V., 1989. Interpretations and comparisons of constants in the species-area relationship: an additional caution // Amer. Natur. V. 133. P. 277–280.
- MacArthur R.H., Wilson E.O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press. P. 1–203.
- Nakagawa H., 1967. Quarternary sea levels of Japanese Islands // J. Geophys. V. 10. P. 68–79.
- Niemelä J., Haila Y., Ranta E., Tiainen J., Vepsäläinen K., As S., 1987. Distribution of carabid beetles in four boreal archipelagoes // Ann. zool. fenn. V. 24. P. 89–100.
- Patterson B.D., 1984. Mammalian extinction and biogeography in the Southern Rocky Mountains // Extinctions. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 247–293. – 1990. On the temporal development of nested subset patterns of species composition // Oikos, V. 59. P. 330–342.
- Patterson B.D., Atmar W., 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos // Island biogeography of mammals. London: Acad. Press and Linn. Soc. P. 65–82.
- Preston F.W., 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. Pt I // Ecology. V. 43. P. 185–215. – 1962a. Pt II // Ibidem. P. 415–432.
- Tatewaki M., 1932. The phytogeography of the middle Kuriles // J. Faculty Agric. Hokkaido Imperial Univ. V. 29. P. 199–363.
- Wilcox B.A., Murphy D.D., Ehrlich P.R., Austin G.T., 1986. Insular biogeography of the montane butterfly faunas in the Great Basin: comparison with birds and mammals // Oecologia. V. 69. № 2. P. 188–194.
- Wright S.J., 1981. Intra-archipelago vertebrate distributions: the slope of species-area relation // Amer. Natur. V. 118. P. 726–748.

Биолого-почвенный институт
ДВО РАН, Владивосток

Поступила в редакцию
9 марта 1993 г.

S.K. KHOLIN

INSULAR BIOGEOGRAPHY OF SOUTHERN KURILE ISLANDS:
FAUNA FORMATION, SPECIES NUMBER AND COMPOSITION
OF TERRESTRIAL VERTEBRATES AND CARABID BEETLES

*Institute of Biology and Pedology, Far East Division
of Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia*

S u m m a r y

The fauna of terrestrial vertebrates of the Southern Kurile Islands has some features of landbridge island faunas. Disproportionally poor faunas of small islands and "nested" distribution of species indicate relaxation of initially common fauna of Hokkaido and the Kuriles after isolation of the latter, colonization being very limited. The origin of the carabid beetle fauna was associated with colonization and influenced by habitat diversity. Presence of relict populations of some species on the landbridge islands is evidence of influence of a previous landbridge connection. The species distribution on the landbridge islands is close to random but on the island chain of the Great Kurile Ridge it is "nested" due to successive colonizations. Disproportionally poor faunas of small landbridge islands may be caused by low habitat diversity if these islands while for the Great Ridge Islands it may be a result both of isolation and of influence of environmental factors.