

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт эволюционной морфологии
и экологии животных им. А.Н. Северцова

Животное население островов Юго-Западной Океании

**(эколого - географические
исследования)**



МОСКВА
"НАУКА" 1994

Авторы:

Ю.Г. Пузаченко, С.И. Головач, Г.М. Длусский,
К.Н. Дьяконов, А.А. Захаров, Г.А. Корганова

Животное население островов Юго-Западной Океании (эколого-географические исследования) / Ю.Г. Пузаченко, С.И. Головач, Г.М. Длусский и др. — М.: Наука, 1994. 253 с. ISBN 5-02-005733-9

В книге рассматриваются результаты зоогеографических и экологических исследований на островах Тонга и Западного Самоа, выполненных в XII рейсе НИС "Каллисто" по программе ЮНЕСКО "Человек и биосфера". Охарактеризованы природно-территориальные комплексы исследованных островов, даны их типология и классификация. Проведен зоогеографический анализ путей и механизмов формирования фауны беспозвоночных и позвоночных животных островов Юго-Западной Океании. Исследованы структура населения модельных групп (муравьи, почвенные беспозвоночные, раковинные амебы, птицы) и экологические факторы ее формирования. Показана роль антропогенных трансформаций природной среды островов для формирования и развития состава и структуры животного населения.

Ил. 48. Табл. 77. Библиогр. 167 назв.

Animal population of the islands of Southwestern Oceania (ecogeographic studies) / By Y.G. Puzachenko, S.I. Golovatch, G.M. Dlussky, K.N. Diakonov, A.A. Zakharov, G.A. Korganova

The monograph presents the results of zoogeographic and ecological studies carried out in 1980 during the 12th cruise of the MRV "Kallisto" to the Tonga and Western Samoa archipelagos, southwestern Pacific, as contributions to the UNESCO "Man and the Biosphere" project 7, "Insular ecosystems and their rational use". Ecotypical complexes of the islands under study are characterised. A zoogeographic analysis has been performed of the pathways and mechanisms of invertebrate and vertebrate faunogenesis in the islands of southwestern Oceania. The population structure of a number of model groups (ants, soil invertebrates, testacean protozoans, birds) as well as ecological factors determining its formation have been investigated. The role is emphasized of anthropogenous transformations of the islands' natural environment in the origin and development of the animal population.

Ответственный редактор
академик В.Е. Соколов

Рецензенты:
доктор биологических наук Л.С. Степанян
кандидат географических наук А.А. Тишков

Ж $\frac{1907000000-423}{042(02)-94}$ 359-93—II полугодие

ISBN 5-02-005733-9

© Коллектив авторов, 1994

© Российская академия наук, 1994

(G. M. Dlussky)

В данной главе обсуждается зоогеография района, ограниченного с запада 175° в.д., с востока — 165° з.д., с севера — 10° ю.ш. и с юга — южным тропиком (рис. 11). Этот район включает архипелаги Фиджи, Тонга и Самоа и изолированные острова или небольшие группы островов Ротума, Футуна, Уоллис, Ниуафооу, Ниуэ и др. Помимо материалов, собранных в ходе XII рейса НИС "Каллисто" (Тонга, Западное Самоа и небольшие сборы в окрестностях Сувы, Фиджи), мы использовали материалы и данные, собранные Ю.И. Черновым и Л.С. Степаняном во время VI рейса НИС "Каллисто" в 1976–1977 гг. (о-в Вити-Леву, Фиджи; о-в Ниуафооу, Тонга), а также литературные данные.

Этот район Океании считается сравнительно хорошо изученным в зоологическом отношении, но архипелаг Тонга был изучен во многих отношениях значительно хуже других. В то же время фауна этого архипелага, как будет показано ниже, имеет ключевое значение для понимания процессов формирования фауны всего региона, так что наши исследования существенно дополняют прежние представления.

Одной из задач экспедиции была дальнейшая разработка теории островной биогеографии. После выхода книги МакАртура и Вильсона [MacArthur, Wilson, 1967], подведшей итоги более ранним исследованиям, интерес к проблемам островной биогеографии резко возрос, так что им посвящено сейчас большое число публикаций [обзоры: Пианка, 1981; Симберлофф, 1982; Naila, 1983; Бигон и др., 1989]. Особенно активно эти проблемы стали обсуждаться после того, как стало ясно, что теория островной биогеографии может быть использована при проектировании охраняемых территорий [Wilson, Willis, 1975; Малышев, 1980], а Международное общество охраны природы и природных ресурсов рекомендовало общие правила организации рефугиумов, базирующиеся на этой теории [World Conserv., 1980]. В то же время, как справедливо указывал Симберлофф [1982], до сих пор многие из положений теории остаются неподтвержденными фактическими данными, что приводит к неоправданным и рискованным рекомендациям в области охраны природы.

Прежде чем перейти к рассмотрению и обсуждению полученных нами данных, необходимо кратко остановиться на основных постулатах теории островной биогеографии. Это позволит четче очертить задачи, стоявшие перед экспедицией, и показать вклад наших исследований в теорию. За основу мы взяли работу Хаилы и Ярвинена [Naila, Järvinen, 1982], проанализировавших концептуальную базу теории. Основными постулатами

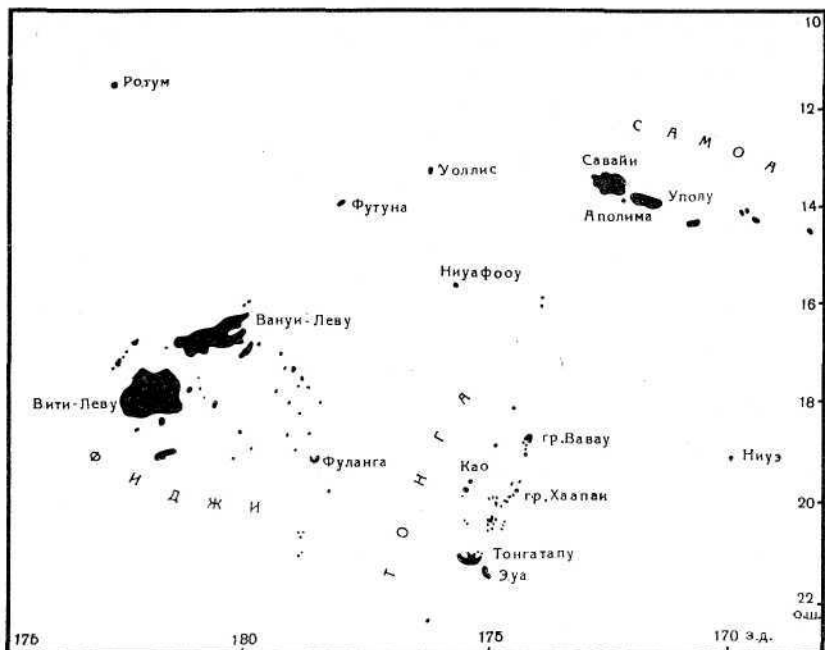


Рис. 11. Картограмма района исследования

теории являются:

1. Эмпирическое правило, согласно которому **число видов на острове пропорционально площади острова**. Связь между размером острова и числом видов, обитающих на нем, была подмечена еще в начале века, но формализована эта закономерность была лишь в работе Вильсона [Wilson, 1961]. Он показал, что эта связь приблизительно описывается уравнением

$$S = cA^z,$$

где S – число видов на острове, A – площадь острова, а c и z – постоянные коэффициенты для определенного региона и определенной группы организмов. Впоследствии многими авторами были проанализированы данные о характере зависимости для различных конкретных ситуаций и было показано, что величина коэффициента z обычно варьирует в пределах 0,18–0,35 [MacArthur, Wilson, 1967; Бигон и др., 1989], но в ряде случаев наблюдались как очень низкие значения порядка 0,02–0,15 [Wilson, Taylor, 1967b; Mühlenberg et al., 1977; Дроздов, Пузаченко, 1982], так и значения выше 0,5 [Pisarski et al., 1982].

Большинство авторов отмечает, что на число видов влияет не размер острова, как таковой, а разнообразие типов местообитаний, которое, естественно, тем выше, чем больше площадь острова. Авторы целого ряда работ [Mühlenberg et al., 1977; Williamson, 1981; Pisarski et al., 1982; Vepsäläinen, Pisarski, 1982; Naila, 1983] приводят экспериментальные данные, подтверждающие наличие такой связи. Имеется, однако, и проти-

воположная точка зрения, подтверждающаяся (по крайней мере на первый взгляд) фактическими данными. Так, Аббот [Abbott, 1978], изучая фауну птиц островов у побережья Австралии, обнаружил четкую зависимость числа видов от площади островов ($z = 0,37$), но не нашел связи между числом видов и разнообразием условий на островах. Сходные выводы были сделаны Симберлоффом из его экспериментов на мангровых островах у побережья Флориды, в которых искусственно сокращалась площадь островов без уменьшения разнообразия растительности на них [Simberloff, 1976]. Причины этих противоречий в данных разных авторов мы подробно проанализируем в разделе П.2.

2. Эмпирическое правило, согласно которому **на островах равного размера число видов обратно пропорционально расстоянию от источника заселения** (материка или очень крупного острова).

3. **Теория динамического равновесия**, сформулированная МакАртуром и Вильсоном (MacArthur, Wilson, 1963, 1967), является центральным положением островной биогеографии. Согласно этой теории, число видов на острове – результат двух процессов, протекающих одновременно: иммиграции и вымирания. Вероятность вселения нового вида на остров обратно пропорциональна числу уже заселившихся видов и прямо пропорциональна интенсивности потока иммиграции, зависящего главным образом от расстояния до источника расселения. Вероятность вымирания вида прямо пропорциональна числу видов, уже поселившихся на острове, и обратно пропорциональна размеру острова. Конкретное число видов на острове – это точка, в которой уравновешены скорости иммиграции и вымирания. Соответственно, наибольшее число видов будет наблюдаться на крупных островах (низкая интенсивность вымирания), близко расположенных к источнику заселения (сильный иммиграционный поток), а наименьшее – на удаленных (слабый иммиграционный поток) и мелких (высокая интенсивность вымирания) островах. Математически это описывается уравнением

$$S = (\bar{\lambda} + p) / (\bar{\mu} + \bar{\lambda}),$$

где S – равновесное число видов, p – число видов, уже имеющих на острове, $\bar{\lambda}$ – удельная интенсивность иммиграции и $\bar{\mu}$ – удельная интенсивность вымирания.

Теория динамического равновесия была подтверждена экспериментально в опытах по дефаунации мангровых островов у побережья Флориды [Simberloff, Wilson, 1969, 1970], однако скоро возник вопрос о границах применения равновесной модели. Накапливались исследования, указывающие на несоответствие наблюдаемых данных и теоретической модели [обзоры: Симберлофф, 1982; Naila, Järvinen, 1982]. В результате, через 20 лет после создания теории один из ее основателей был вынужден признать, что "хотя динамическая равновесная теория островной биогеографии вызвала появление многих работ уже в течение первого десятилетия, ее фактическое обоснование выглядит неопределенно" [Симберлофф, 1982. С. 3].

4. **Теория пассивного расселения** не упоминается Хайлой и Ярвином в качестве основных постулатов островной биогеографии не случайно. По

сути дела эта проблема была лишь едва затронута в работе Вильсона и Ханта [Wilson, Hunt, 1967]. В то же время, на наш взгляд, приложение этой теории к конкретным ситуациям позволяет понять пути заселения и объяснить многие факты, которые выглядят противоречащими теории равновесия. Подробно теория пассивного расселения будет рассмотрена в разделе II.3.1.

5. **Анализ экологических и эволюционных последствий вселения.** В 1961 г. Вильсон сформулировал представления о **цикле таксонов на островах** [Wilson, 1961]. Анализируя фауну муравьев Меланезии, он пришел к выводу об этапности формирования фаун отдельных архипелагов. Виды, обитавшие в прибрежной зоне главного источника расселения (Новая Гвинея), образовывали островной пул. Именно эти виды заселяли ближайшие архипелаги (Соломоновы острова, Фиджи и т.д.). Из этих вселенцев в ходе эволюции сформировалась вторичная фауна архипелага (коадаптивный комплекс). Часть видов этого комплекса адаптировалась к прибрежной зоне и сформировала новый островной пул. Эти виды мигрировали на более удаленные архипелаги (с Фиджи на Тонга и Самоа) и на их базе в ходе эволюции возникли фауны третьего порядка.

Дальнейшим шагом было сформулированное Вильсоном представление о **разных уровнях равновесия** [Wilson, 1969]. На первом этапе формирования фауны острова численность каждого из вселившихся видов невелика, и поэтому они практически не взаимодействуют друг с другом. Поэтому общее число видов может быть несколько больше, чем потенциально возможное (**равновесие, не связанное с взаимодействиями**). Затем, в результате экологических взаимодействий с конкурентами происходит сокращение использования различных ресурсов каждым из видов (**компрессия экологических ниш**), а в результате взаимодействий хищник-жертва часть видов элиминируется. Устанавливается **равновесие, основанное на взаимодействиях**. Этот процесс, по представлениям Вильсона, должен закончиться в течение нескольких лет. После этого начинается процесс экологического отбора: из имеющегося пула постепенно подбираются такие виды, которые на данном острове могут образовывать наиболее устойчивое сообщество. Устанавливается **ассортативное равновесие**. Этот процесс может занять несколько сотен лет. И, наконец, за еще более длительный промежуток времени (тысячелетия) имеющиеся на острове виды могут эволюционировать по пути наибольшей устойчивости сообщества, и в конце концов установится **эволюционное равновесие**.

Несмотря на логичность этих рассуждений, пока они остаются чисто теоретическими. Единственными фактическими данными, на которые опирался автор, были результаты упоминавшихся опытов по дефаунации островов у побережья Флориды и попытка вычленить эволюционную составляющую в формировании фауны Самоа [Wilson, Taylor, 1967b].

Из сказанного видно, что базовые постулаты теории островной биогеографии, за исключением первого правила, слабо подкреплены фактическими данными. В качестве одной из задач нашей экспедиции мы рассматривали целенаправленный сбор фактического материала и сопоставление полученных данных с теоретическими моделями. При этом мы

предполагали, что такой анализ позволит не просто проиллюстрировать существующую теорию, но и ревизовать ее основные постулаты.

Существенным недостатком имеющихся фактических работ является, на наш взгляд, то, что исследования проводились на одной таксономической группе организмов. При таком подходе трудно, а подчас и невозможно определить, какие из выявленных закономерностей являются всеобщими, а какие специфичны для изучаемой группы организмов. Только комплексная экспедиция позволяет собрать сопоставимый материал по разным группам организмов. Исходя из этой предпосылки, мы выбрали несколько модельных групп животных. Эти модельные группы должны были отвечать следующим требованиям:

1. Группа должна быть достаточно хорошо изучена, чтобы можно было весь материал определить до вида (желательно на месте).

2. Группа должна быть достаточно разнообразной и многочисленной (не менее 10 видов на острове).

3. Сезонность не должна существенно сказываться на численности и видовом разнообразии группы.

4. Как минимум один специалист должен специально заниматься сбором этой группы.

5. Разные модельные группы должны отличаться абсолютными размерами особей, биологией и способностями к расселению.

Полностью представленным требованиям отвечали лишь две группы организмов – птицы и муравьи. Кроме этих групп, были взяты некоторые почвообитающие беспозвоночные (черви, моллюски, многоножки, ракообразные) и простейшие (раковинные амёбы).

II.1. МАТЕРИАЛ

II.1.1. МУРАВЬИ

Муравьи (Hymenoptera: Formicidae) относятся к числу наиболее изученных групп насекомых Полинезии и Меланезии. Имеются монографические обзоры по фауне Фиджи [Mann, 1921] и Полинезии [Wilson, Taylor, 1967a], причем последняя работа содержит хорошие определительные таблицы, позволяющие определять материал на месте.

Муравьи – самое многочисленное (как по видовому разнообразию, так и по численности особей) семейство в тропической зоне. В регионе обитает 132 вида муравьев, причем на Тонга – 49 видов. На каждом из изученных островов обнаружено не менее 15 видов. Рабочие муравьи живут более года, а численность гнезд практически не меняется в течение года. Поэтому даже при кратковременном посещении островов можно собрать имаго всех видов. У большинства других насекомых имеется более или менее выраженная сезонность развития и поэтому одновременно присутствуют имаго только части видов. Именно благодаря этим особенностям муравьи являются идеальным объектом биогеографических исследований

Список муравьев Фиджи и Юго-Западной Океании

Виды муравьев	Тип ареала	Архипелаги и изолированные острова						
		FJ	TG	SM	FU	WL	NF	CI
1	2	3	4	5	6	7	8	9
PONERINAE								
1. <i>Prionopelta kraepelini</i> For.	PO	-	-	WD	-	-	-	-
2. <i>Platythyrea parallela</i> (F.Sm.)	OR	-	-	W	-	-	-	-
3. <i>Gnamptogenys aterrima</i> (Mann) (= <i>Wheeleripone aterrima</i> Mann)	EF	M	-	-	-	-	-	-
4. <i>Proceratium relictum</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
5. <i>Cryptopone testacea</i> (Em.)	OR	-	-	W	-	-	-	-
6. <i>Ectomomyrmex insulanus</i> (Mayr)	ES	-	-	WD	-	-	-	-
7. <i>Trachymesopus stigma</i> (F.)	PN	M	-	W	-	-	-	-
8. <i>Ponera colaensis</i> Mann	EF	MTC	-	-	-	-	-	-
9. <i>P. incerta</i> (Wheeler)	PO	-	D	TD	-	-	-	-
10. <i>P. loi</i> Taylor	ES	-	-	TD	-	-	-	-
11. <i>P. swezeyi</i> (Wheeler)	RE	-	-	T	-	-	-	-
12. <i>P. szaboi</i> Wilson	NG	-	-	-	H	-	-	-
13. <i>P. tenuis</i> (Em.)	NG	-	D	TD	-	-	-	-
14. <i>P. woodwardi</i> Taylor	ES	-	-	T	-	-	-	-
15. <i>Hypoponera confinis</i> (Rog.) (= <i>Ponera vitiensis</i> Mann)	PO	M	?W	WD	-	-	-	-
16. <i>H. opaciceps</i> (Mayr) (= <i>Ponera rugosa</i> Mann)	PN	MC	D	D	-	-	-	-
17. <i>H. punctatissima</i> (Rog.)	PA	H	WD	WD	-	H	-	-
18. <i>H. turgata</i> (Mann) (= <i>Ponera turgata</i> Mann)	EF	M	-	-	-	-	-	-
19. <i>H. monticola</i> (Mann) (= <i>Ponera monticola</i> Mann)	EF	M	-	-	-	-	-	-
20. <i>Leptogenys humiliata</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
21. <i>L. foveopunctata</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
22. <i>L. fugax</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
23. <i>L. letilae</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
24. <i>L. navua</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
25. <i>L. vitiensis</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
26. <i>Odontomachus angulatus</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
27. <i>O. simillimus</i> F.Sm.	PO	M	WD	WD	H	H	C	-
28. <i>Anochetus graeffi</i> Mayr	PO	M	D	W	-	H	-	W
29. <i>Cerapachys criptus</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
30. <i>C. majusculus</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
31. <i>C. sculpturatus</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
32. <i>C. silvestrii</i> Wheeler	PO	-	-	WD	-	-	-	-
33. <i>C. vitiensis</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
MYRMICINAE								
34. <i>Smithistruma dubia</i> Brown	OR	-	D	W	-	-	-	-
35. <i>Trichoscapa membranifera</i> Em. (= <i>Strumigenys vitiensis</i> Mann)	PA	M	D	WD	-	H	-	-

Таблица 10 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
36. <i>Quadristruma emmae</i> (Em.)	PA	-	D	WD	-	-	-	-
37. <i>Strumigenys chernovi</i> Dlussky	EF	C	-	-	-	-	-	-
38. <i>Str. godeffroyi</i> Mayr	PO	M	D	WD	H	H	-	-
39. <i>Str. jepsoni</i> Mann	EF	M	-	-	-	?H	-	-
40. <i>Str. mailei</i> Wils. et Tayl.	RE	W	-	WD	-	-	-	-
41. <i>Str. nidifex</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
42. <i>Str. rogeri</i> Em.	PA	W	D	WD	-	H	-	-
43. <i>Str. scelestus</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
44. <i>Str. szalai</i> Em.	NG	-	-	WD	-	-	-	-
45. <i>Str. ursulus</i> Dlussky	EF	C	-	-	-	-	-	-
46. <i>Str. wheeleri</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
47. <i>Str. zakharovi</i> Dlussky	ET	-	D	-	-	-	-	-
48. <i>Eurhopalothrix procera</i> (Em.)	OR	-	-	WD	-	-	-	-
49. <i>E. insidiatrix</i> Taylor	EF	T	-	-	-	-	-	-
50. <i>Pheidole aana</i> Wils. et Tayl.	ES	-	-	W	-	-	-	-
51. <i>Ph. atua</i> Wils. et Tayl.	ES	-	-	W	-	-	-	-
52. <i>Ph. caldwelli</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
53. <i>Ph. colaensis</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
54. <i>Ph. euana</i> Dlussky	ET	-	D	-	-	-	-	-
55. <i>Ph. fervens</i> F.Sm.	OR	HC	W	W	-	-	-	W
56. <i>Ph. knowlesi</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
57. <i>Ph. megacephala</i> (F.)	PA	HD	D	WD	H	H	-	W
58. <i>Ph. oceanica</i> Mayr	NG	M	WD	WD	H	H	C	WC
59. <i>Ph. onifera</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
60. <i>Ph. roosevelti</i> Mann	EF	MC	-	-	-	-	-	-
61. <i>Ph. sexspinosa</i> Mayr	NG	-	D	WD	H	H	-	-
62. <i>Ph. umbonata</i> Mayr	NG	M	WD	WD	H	H	C	-
63. <i>Ph. vatu</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
64. <i>Ph. wilsoni</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
65. <i>Cardiocondyla emeryi</i> For.	PA	C	D	WD	H	H	C	C
66. <i>C. nuda</i> (Mayr)	PA	MC	WD	WD	H	H	C	WC
67. <i>Vollenhovia denticulata</i> Em.	NG	C	-	-	-	-	-	-
68. <i>V. kallisto</i> Dlussky	ET	-	D	-	-	-	-	-
69. <i>V. pacifica</i> Wils. et Tayl.	ES	-	-	W	-	-	-	-
70. <i>V. samoensis</i> Wils. et Tayl.	ES	-	-	WD	-	-	-	-
71. <i>V. sp.</i>	RE?	-	-	-	-	H	-	-
72. <i>Solenopsis geminata</i> (F.)	PN	-	WD	-	-	-	-	WC
73. <i>Diplorhoptrum papuana</i> (Em.)	NG	M	D	WD	-	H	-	-
74. <i>Oligomyrmex atomus</i> Em.	NG	H	D	WD	H	-	-	-
75. <i>Monomorium destructor</i> (Jerd.)	PA	-	-	W	-	-	-	W
76. <i>M. floricola</i> (Jerd.)	PO	MC	WD	WD	H	H	-	WC
77. <i>M. fossulatum</i> Em.	OR	-	D	W	-	-	-	-
78. <i>M. minutum</i> Mayr	OR	-	D	W	-	-	-	-
79. <i>M. pharaonis</i> (L.)	PO	M	W	WD	-	-	-	-
80. <i>M. talpa</i> Em. (=M. vitiensis Mann)	NG	M	D	WD	H	H	-	C
81. <i>Myrmecina cacabau</i> (Mann) (=Archacomymex cacabau Mann)	EF	MT	-	-	-	-	-	-
82. <i>Pristomyrmex mandibularis</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
83. <i>Pristomyrmex sp.</i>	RE?	-	-	-	-	H	-	-
84. <i>Tetramorium guineense</i> (F.)	PA	MD	WD	WD	H	H	C	WC

Таблица 10 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
85. <i>T. manni</i> Dlussky nom. nov. (= <i>Triglyphothrix pacifica</i> Mann)	EF	MC	-	-	-	-	-	-
86. <i>T. pacificum</i> Mayr	PO	MD	WD	WD	H	H	-	W
87. <i>T. simillimum</i> (F.Sm.)	PA	MD	WD	W	-	H	-	W
88. <i>T. striatidens</i> Em. (= <i>Triglyphothrix striatidens</i> Em.)	PO	-	D	W	-	H	-	C
89. <i>T. tonganum</i> Mayr	RE	M	WD	WD	H	H	C	-
90. <i>Rhombonella scrobiferum</i> Wheeler	EF	H	-	-	-	-	-	-
91. <i>Rh. vitiensis</i> Wheeler	EF	H	-	-	-	-	-	-
92. <i>Poecilomyrma senirevae</i> Mann	EF	MC	-	-	-	-	-	-
93. <i>Adelomyrmex hirsutus</i> Mann	RE	M	D	-	-	-	-	-
94. <i>A. samoanus</i> Wils. et Tayl.	ES	-	-	WD	-	-	-	-
95. <i>Rogeria exsulans</i> Wils. et Tayl.	ES	-	-	WD	-	-	-	-
96. <i>R. rugosa</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
97. <i>R. stoneri</i> Wheeler	EF	H	-	-	-	-	-	-
98. <i>R. striatella</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
99. <i>R. sublevinodis</i> Em.	RE	M	D	WD	-	-	-	-
100. <i>R. tortuosa</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
DOLICHODERINAE								
101. <i>Iridomyrmex anceps</i> (Rog.)	OR	M	-	-	-	H	-	W
102. <i>I. nagasau</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
103. <i>I. sororis</i> Mann	RE	M	D	-	-	-	-	-
104. <i>Tapinoma minutum</i> Mayr	PO	MD	D	WD	H	H	-	-
105. <i>T. melanocephalum</i> (F.)	PO	MD	WD	WD	H	H	C	WC
106. <i>Technomyrmex albipes</i> (F.Sm.)	PO	MD	WD	WD	H	H	-	W
FORMICINAE								
107. <i>Anoplolepis longipes</i> (Jerd.)	PA	M	WD	WD	H	H	C	W
108. <i>Plagiolepis alluaudi</i> For. (= <i>Pl. foreli</i> Mann)	PA	M	D	-	-	-	-	-
109. <i>Brachymyrmex obscurior</i> For.	PN	-	-	WD	-	-	-	-
110. <i>Paratrechina bourbonica</i> For.	PO	MC	W	WD	H	H	-	WC
111. <i>P. chernovi</i> Dlussky	EF	C	-	-	-	-	-	-
112. <i>P. longicornis</i> (Latr.)	PO	MD	WD	WD	-	H	-	WC
113. <i>P. minutula</i> (For.) (= <i>P. oceanica</i> Mann)	PO	MC	-	WD	-	-	-	-
114. <i>P. vaga</i> (For.) (= <i>P. vitiensis</i> Mann)	PO	MC	WD	WD	H	H	C	W
115. <i>Camponotus chloroticus</i> Em.	PO	MD	WD	WD	H	H	C	-
116. <i>C. conicus</i> Mayr	ET	-	WD	-	-	-	-	-
117. <i>C. cristatus</i> Mann	EF	MC	-	-	-	-	-	-
118. <i>C. dentatus</i> Mayr	EF	MD	-	-	-	-	-	-
119. <i>C. flavolimbatus</i> Viehm.	ES	-	-	WD	-	-	-	-
120. <i>C. janus</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
121. <i>C. laminatus</i> Mayr	EF	MC	-	-	-	-	-	-
122. <i>C. lauensis</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
123. <i>C. maafui</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
124. <i>C. maudella</i> Mann	EF	MC	-	-	-	-	-	-
125. <i>C. mayriella</i> Mann	EF	M	-	-	-	-	-	-
126. <i>C. navigator</i> Wils. et Tayl.	ES	-	-	W	-	-	-	-

Таблица 10 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
127. <i>C. nigrifrons</i> Mayr	ET	-	WD	-	-	-	-	-
128. <i>C. oceanicus</i> Mayr	EF	M	-	-	-	-	-	-
129. <i>C. reticulatus</i> Roger	RE	-	-	-	-	H	-	-
130. <i>C. rufifrons</i> F.Sm.	NG	D	-	-	-	-	-	-
131. <i>C. schmeltzii</i> Mann	EF	MC	-	-	-	-	-	-
132. <i>C. vitiensis</i> Mann	EF	MD	-	-	-	-	-	-

ЧИСЛО ВИДОВ:

пантропические антропохоры (MN+PA+PO)		27	29	33	15	22	8	16
неотропические (PN)		2	2	3	0	0	0	1
афротропические (PA)		10	11	11	5	9	4	7
ориентальные (PO+OR)		17	20	26	10	14	4	11
новогвинейские (NG)		6	7	8	6	5	2	2
региональные эндемики (RE)		5	4	4	2	4	1	0
эндемики архипелагов (EF+ET+ES)		54	5	11	0	0	0	0
В С Е Г О		94	49	63	23	33	11	21

Сокращения названий архипелагов и изолированных островов: FJ – Фиджи, TG – Тонга, SM – Самоа, FU – Футуна, WL – Уоллис, NF – Ниуафоуу, CI – о-ва Кука.

Сокращения названий типов ареалов даны в разделе II.2.1.

Источники данных (для табл. 10, 11): С – сборы Ю.И. Чернова в VI рейсе НИС "Каллисто"; D – сборы Г.М. Длусского, А.А. Захарова и С.И. Головача в XII рейсе НИС "Каллисто"; H – Wilson, Hunt, 1967; M – Mann, 1921; T – Taylor, 1967, 1980a,b; W – Wilson, Taylor, 1967a.

и не случайно большинство основополагающих работ по островной биогеографии выполнено на данной группе животных.

Следует, однако, учитывать некоторые специфические особенности этой группы:

1. Многие виды муравьев очень легко случайно расселяются человеком вместе с почвой, кокосовыми орехами, кусками древесины и т.п. Поэтому зачастую трудно выявить исходную фауну острова.

2. Из-за социального образа жизни популяции муравьев обладают высокой гомеостатичностью и это позволяет длительное время существовать небольшим изолированным популяциям.

3. Для изучения полной фауны муравьев острова необходимо параллельно вести сбор материала тремя способами: обследование мертвой древесины, включая сухие ветви в кронах живых деревьев; разборка подстилки; сбор на поверхности почвы и (или) кошение в травостое. Как правило, энтомологи, не собирающие муравьев специально, используют лишь один или два из этих способов, что приводит к занижению данных о видовом разнообразии муравьев.

Полный сбор муравьев проводился нашей экспедицией на о-вах Эуа, Номука, Номука-Ики, Уонуку-Хахаке, Као и Нуапалу архипелага Тонга и на о-ве Аполима (Западное Самоа), а также в трех локальностях о-ва Уполу (Западное Самоа). На о-вах Тонгатапу, Манго и Телекитонга (Тонга) из-за недостатка времени полное изучение фауны не было сде-

Распределение муравьев по островам архипелага Тонга

Виды муравьев	Острова													
	TP	ON	PM	EU	NM	NI	MG	TK	UO	KA	TF	NP	VA	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
1. <i>Ponera incerta</i>	—	—	—	D	—	—	—	—	—	D	—	—	—	
2. <i>P. tenuis</i>	—	—	—	D	—	D	—	—	D	—	—	—	—	
3. <i>Hyponera confinis</i>	—	—	—	W	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
4. <i>H. opaciceps</i>	—	—	—	D	D	D	—	—	—	—	—	—	—	
5. <i>H. punctatissima</i>	D	—	—	W	—	—	—	—	—	D	D	—	—	
6. <i>Odonotomachus simillimus</i>	WD	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	M	
7. <i>Anochetus graeffi</i>	D	—	D	D	D	D	—	—	—	—	—	D	—	
8. <i>Smit-histruma dubia</i>	—	—	—	D	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
9. <i>Trichoscapa membranifera</i>	—	—	—	D	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
10. <i>Quadristruma ermae</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	D	—	—	—	—	
11. <i>Strumigenys godeffroyi</i>	D	D	D	D	—	—	—	—	—	—	—	D	—	
12. <i>Str. rogeri</i>	D	—	D	D	—	D	—	—	—	D	D	D	—	
13. <i>Str. zakharovi</i>	—	—	—	D	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
14. <i>Pheidole elana</i>	—	—	—	D	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
15. <i>Ph. megacephala</i>	D	D	D	—	—	—	—	—	—	—	—	D	WD	
16. <i>Ph. oceanica</i>	WD	—	D	WD	D	D	—	D	D	D	D	D	—	
17. <i>Ph. sexspinosa</i>	D	—	D	D	—	—	—	—	—	D	—	D	—	
18. <i>Ph. umbonata</i>	WD	—	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	—	
19. <i>Ph. fervens</i>	W	—	—	W	—	—	—	—	—	—	—	—	W	
20. <i>Cardiocondyla emeryi</i>	D	—	—	D	—	—	D	—	—	—	—	—	—	

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
21. <i>C. nuda</i>	WD	—	D	D	D	D	D	D	D	D	—	D	—
22. <i>Vollenhovia kallisto</i>	—	—	—	D	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23. <i>Solenopsis geminata</i>	WD	D	—	D	D	D	D	—	D	—	D	D	W
24. <i>Diplorhoptum papuana</i>	D	—	—	D	—	D	—	—	D	—	—	D	—
25. <i>Oligomyrmex atomus</i>	—	—	—	D	—	—	—	—	—	D	—	—	—
26. <i>Monomorium floricola</i>	WD	—	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	—
27. <i>M. fossulatum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	D	—
28. <i>M. minutum</i>	—	—	—	D	—	—	—	—	—	—	—	—	—
29. <i>M. talpa</i>	—	—	—	D	D	—	—	D	D	D	—	D	—
30. <i>M. pharaonis</i>	WD	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
31. <i>Tetramorium guineense</i>	WD	D	D	D	D	D	D	—	—	D	—	—	—
32. <i>T. pacificum</i>	WD	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	W
33. <i>T. simillimum</i>	WD	—	D	D	D	—	D	D	—	—	—	—	—
34. <i>T. striatidens</i>	—	—	—	—	—	—	—	D	—	—	—	—	—
35. <i>T. tonganum</i>	WD	—	—	D	D	—	—	—	D	D	D	D	—
36. <i>Rogeria sublaevinodis</i>	D	—	D	D	D	D	—	D	—	D	—	D	—
37. <i>Adelomyrmex hirsutus</i>	—	—	—	D	D	D	—	D	—	D	—	—	—
38. <i>Iridomyrmex sororis</i>	D	—	—	D	D	—	—	D	—	—	—	—	—
39. <i>Tapinoma melanocephalum</i>	WD	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	—
40. <i>T. minutum</i>	—	—	—	—	—	D	—	—	—	—	—	—	—
41. <i>Technomyrmex albipes</i>	WD	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	W

Таблица 11 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
42. Anoplolepis longipes	WD	—	D	—	D	—	D	D	D	D	D	D	W
43. Plagiolepis alluaudi	D	—	—	D	D	D	—	D	D	—	—	D	—
44. Paratrechina bourbonica	W	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
45. P. longicornis	WD	D	D	D	D	D	D	—	D	D	D	D	W
46. P. vaga	WD	—	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	W
47. Camponotus chloroticus	WD	—	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	W
48. C. conicus	W	—	—	WD	—	—	—	—	—	—	—	—	—
49. C. nigrifrons	W	—	—	D	—	—	—	—	—	D	—	—	—
Всего видов	32	9	20	41	23	22	15	18	19	23	15	24	10

Обозначения для табл. 11—14: TP — Тонгатапу, ON — Оневаи, PM — Пангаимоту, EU — Эуа, NM — Номука, NI — Номука-Ики, MG — Манго, ТК — Телекитонга, UO — Уонуку-Хахаке, КА — Као, TF — Тофуа, NP — Нуапапу, VA — Вавау.

лано. Фрагментарные сборы были также сделаны на о-вах Вавау и Ату (Тонга). Материал собирался главным образом Г.М. Длусским и А.А. Захаровым и частично С.И. Головачом. Материал определен Г.М. Длусским. Коллекции хранятся в Зоологическом музее Московского государственного университета.

В табл. 10, 11 приводится общий список муравьев региона. Список видов Фиджи основан на работе Манна [Mann, 1921] и дополнен данными из более поздних работ [Wilson, Hunt, 1967; Taylor, 1980a,b; Длусский, 1992]. Список видов Тонга составлен главным образом на основе данных нашей экспедиции, поскольку ранее имелись лишь фрагментарные данные о муравьях этого архипелага [Wilson, Taylor, 1967a]. Мы не обнаружили *Nuroropera confinis*, *Pheidole fervens* и *Paratrechina bourbonica*, указанных Вильсоном и Тейлором для Эуа и Тонгатапу. Не исключено, что под этими названиями фигурируют обычные для Тонга, в том числе и для о-ва Эуа, *N. orasiceps*, *Ph. oceanica* и *P. vaga*. Список муравьев Самоа основан на работе Вильсона и Тейлора [Wilson, Taylor, 1967a] и дополнен нашими данными, Футуна и Уоллис — на данных Вильсона и Ханта [Wilson, Hunt, 1967], Ниуафооу — на сборах Ю.И. Чернова, о-вов Кука — на работе Вильсона и Тейлора (Раротонга, Аитутаки) и сборах Чернова (атоллы Суворова и Пука-Пука). На о-ве Ниуэ Черновым были собраны *Pheidole megacephala* и *Taripoma melanocepalum*, а для Ротума Вильсон и Тейлор приводят всего 7 видов, в том числе 2 эндемичных (*Camponotus rotumanus*,

Polyrhachis rotumana) и 5 — широко распространенных в тропиках (*Odontomachus simillimus*, *Pheidole megacephala*, *Tetramorium pacificum*, *Anoplolepis longipes* и *Camponotus chloroticus*). Сборы носят явно фрагментарный характер и поэтому эти данные в таблицу не включены.

II.1.2. НАЗЕМНЫЕ ПТИЦЫ

Фауна наземных птиц Юго-Западной Океании хорошо изучена [Maug, 1945; Dhondt, 1976a, b] и достаточно богата: на Тонга известно 17 видов, а на Самоа — 28. На отдельных островах архипелага Тонга обнаружено от 9 до 12 видов наземных птиц. Птицы хорошо заметны и легко учитываются маршрутным методом. Это позволило получить достаточно полную картину численности основных видов на всех изученных островах Тонга и на о-ве Аполима (Западное Самоа). В табл. 12 как показатель

Таблица 12

Видовое разнообразие и средняя взвешенная численность (в экз./500 м) птиц на островах архипелага Тонга [по: Дроздов, Пузаченко, 1982]

Виды птиц	UO	TK	MG	NI	NP	NM	KA	EU
1. <i>Circus approximatus</i> Peale	—	—	—	—	—	—	+	—
2. <i>Rallus philippensis</i> L.	+	0,90	0,38	0,35	—	1,62	—	0,32
3. <i>Porphyrio porphyrio</i> L.	1,05	+	—	+	+	+	—	—
4. <i>Ptilinopus perousi</i> Peale	—	—	—	—	—	—	—	0,14
5. <i>Pt. porphyraceus</i> Temm.	0,90	0,07	2,00	2,00	2,74	2,88	0,76	2,50
6. <i>Ducula pacifica</i> Gm.	1,40	1,80	+	0,30	0,81	1,91	0,18	0,50
7. <i>Vini australis</i> Gm.	+	1,80	1,88	1,20	—	3,14	3,56	—
8. <i>Prosopaea tabuensis</i> Gm.	—	—	—	—	—	—	—	1,46
9. <i>Tyto alba</i> Scop.	—	—	—	—	+	—	+	+
10. <i>Collocalia spodiopyga</i> Peale	1,35	—	—	—	4,02	—	3,52	6,24
11. <i>Halcyon chloris</i> Bodd.	3,25	1,10	2,00	2,05	4,06	2,44	0,80	1,14
12. <i>Hirundo tahitica</i> Gm.	—	+	1,50	1,95	—	2,20	0,10	—
13. <i>Lalage maculosa</i> Peale	2,30	5,87	0,38	3,05	1,02	3,82	0,26	3,06
14. <i>Clytorhynchus vitiensis</i> Hartl	—	0,47	0,75	2,10	—	—	+	—
15. <i>Pachycephala melanops</i> Puch.	—	—	—	—	0,93	—	—	—
16. <i>Aplonis tabuensis</i> Gm.	3,80	14,47	9,12	3,20	3,17	8,34	2,78	8,74
17. <i>Foulechaio carunculata</i> Gm.	11,00	9,33	6,88	6,90	—	3,56	6,56	9,82
Общая численность	25,05	35,81	24,89	23,10	16,75	29,91	18,52	33,92
Число видов:								
всего на острове	10	11	10	11	10	10	12	12
обнаружено нами	10	11	10	11	9	10	12	11

приведена **средняя взвешенная численность**, определенная как

$$\bar{N} = N(p) \cdot P(p) + N(f) \cdot P(f),$$

где $N(p)$ — численность (в экз./500 м маршрута) на плантациях, $N(f)$ — в лесу; $P(p)$ и $P(f)$ — соответственно доли площади, занимаемой плантациями и лесами на данном острове.

Учеты численности были сделаны Н.Н. Дроздовым, Ю.Г. Пузаченко и Л.С. Степаняном, определение материала — Л.С. Степаняном. Результаты исследования частично опубликованы [Дроздов, Пузаченко, 1982; Степанян, 1986].

Как и муравьи, птицы часто использовались в качестве модельного объекта биогеографических исследований. Сопоставление данных, полученных на этих группах животных, представляет интерес, поскольку птицы, как модельный объект имеют ряд специфических черт, отличающих их от муравьев:

- 1) крупные размеры и соответственно большие потребности в территории и более низкая плотность особей;
- 2) низкая способность к расселению у большинства видов наземных птиц;
- 3) случайная интродукция человеком происходит крайне редко, причем в большинстве случаев завоз нового вида бывает замечен.

П.1.3. ПОЧВЕННАЯ МЕЗОФАУНА

В данной главе мы рассматриваем как единую группу червей (Megadrili), наземных моллюсков (Gastropoda), наземных ракообразных (Crustacea), диплопод (Diplopoda), губоногих многоножек (Chilopoda), симфил (Symphyla) и ложноскорпионов (Pseudoscorpiones). Данные о распределении этих групп на изученных островах представлены в табл. 13. Видовое разнообразие каждой из этих групп невелико, и на одном острове в архипелаге Тонга обитает не более 7 видов червей, 10 видов моллюсков, 5 видов диплопод и 8 видов ракообразных. Объединение же данных дает приемлемые цифры — от 18 до 45 видов на острове. Мы сочли возможным сделать такое объединение: во-первых, все эти группы обитают в сходных средах (почва, подстилка) и учитываются одним и тем же методом (почвенные пробы); во-вторых, большинство из них (кроме Chilopoda и Pseudoscorpiones) — детритофаги и, судя по данным учетов, представители разных классов могут взаимно замещать друг друга. И, наконец, расселительные способности этих беспозвоночных, видимо, приблизительно сходны. Они могут расселяться либо с почвой и подстилкой, либо на плавающих деревьях, либо при случайном завозе человеком. По этой причине мы не включаем сюда почвенных пауков и насекомых, расселительные способности которых существенно отличаются.

Основная трудность в использовании почвенных беспозвоночных для зоогеографического анализа заключается в слабой изученности фауны этих групп в Океании. На это указывает, например, тот факт, что число видов червей, известных с Тонга, оказалось в результате наших сборов

Распределение почвенных беспозвоночных (без пауков и насекомых) по островам архипелага Тонга

Виды	EU	NM	NI	MG	TK	KA	UO	NP
OLIGOCHAETA: MEGADRILI								
1. <i>Drawida barwelli</i> (Beddard)	+	+	+	+	-	-	-	+
2. <i>Pontodrilus litoralis</i> (Grube)	-	-	+	-	-	-	-	-
3. <i>Polypheretima brevis</i> (Rosa)	+	-	-	-	-	-	-	-
4. * <i>Metapheretima sergei</i> Easton	-	-	-	-	-	+	-	-
5. <i>M. speiseri</i> (Michaelsen)	+	+	+	+	-	+	-	-
6. <i>Amyntas taitensis</i> (Grube)	-	+	-	-	+	-	+	-
7. <i>Metaphire californica</i> (Kinberg)	+	-	-	-	-	-	-	-
8. <i>Pheretima montana</i> Kinberg	?	+	+	?	-	?	+	-
9. <i>Pithemera godeffroyi</i> (Michaelsen)	-	-	-	-	-	+	-	-
10. <i>Dichogaster bolau</i> (Michaelsen)	+	+	+	+	-	+	-	-
11. <i>Pontoscolex corethrurus</i> (Müller)	+	+	+	+	-	+	-	+
12. <i>Dolichoplana</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-
MOLLUSCA: GASTROPODA								
13. <i>Pleuropoma</i> sp.	+	+	-	-	-	-	+	-
14. <i>P. articulata</i> (Pfr.)	+	+	+	+	+	+	+	+
15. <i>Lamellaxis</i> sp.	+	+	-	+	-	-	-	+
16. <i>L. gracilis</i> (Hutton)	+	+	+	+	+	-	+	+
17. <i>Omphalotropis</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+
18. <i>Ouagapia</i> sp.	+	+	+	+	-	+	+	+
19. * <i>Liardetia samoensis</i> (Mouson)	+	+	+	-	-	-	+	+
20. <i>Lamprocystis</i> sp.	+	+	+	-	-	-	-	-
21. <i>Lamellidea pusilla</i> (Gould)	-	-	-	-	+	-	+	-
22. <i>Gastrocopta</i> sp.	-	-	-	+	-	-	+	-
23. <i>G. pediculus</i> (Shattelworth)	-	-	-	-	-	-	+	+
24. <i>Charopa</i> sp.	-	-	-	-	+	-	-	-
25. <i>Coneuplecta</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-
26. <i>Ariophantidae</i> gen. sp.	-	-	-	-	+	+	+	+
27. <i>Hydrobiidae</i> gen. sp.	+	-	-	-	-	-	-	+
28. <i>Elentherocaulus alte</i> (Ferrusac)	-	+	-	-	-	-	-	-
CRUSTACEA: ISOPODA								
29. <i>Lobodillo hebridarum</i> (Verhoeff)	+	+	+	+	+	+	+	+
30. * <i>L. jacksoni</i> Dalens	+	-	-	-	-	-	+	-
31. <i>Sphaerillo testudinalis</i> (B.-L.)	+	+	+	-	-	+	+	-
32. * <i>Tongadillo punctata</i> (Dalens)	+	-	+	-	-	+	-	-
33. * <i>Nagurus tahitiensis</i>	-	+	+	-	-	-	-	-
34. * <i>Papuasoniscus golovatchi</i> Dalens	+	-	+	-	+	-	+	+
35. * <i>Tongoscia vandeli</i> Dalens	+	-	-	-	-	-	-	-
36. <i>Burmoniscus</i> sp.	+	-	-	+	-	-	-	-
37. <i>B. wolffi</i> (Vandel)	-	+	-	-	-	+	-	+
38. * <i>Australophiloscia nomukensis</i> (Dalens)	-	-	+	-	-	-	-	-
39. * <i>Trichorhina</i> ? <i>squamata</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
40. <i>Alloniscus oahuensis</i> B.-L.	-	-	-	-	+	-	-	-
CRUSTACEA: AMPHIPODA								
41. <i>Talitrus</i> ? <i>indopacificus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 13 (окончание)

Виды	EU	NM	NI	MG	TK	KA	UO	NP
CRUSTACEA: DECAPODA								
42. Ocypode sp.	-	-	-	-	-	+	-	-
DIPLOPODA								
43. *Lophoturus obscurus tongae Nguyen-Duy et Condé	-	+	-	-	-	-	+	+
44. L. madecassus Silvestri	-	-	+	-	-	-	-	-
45. Hypocambala anguina Attems	+	-	-	+	+	-	-	+
46. Trigonius lumbricinus (Gerst.)	-	-	-	-	+	-	-	+
47. *Rhinotus tongae Mauriès	+	-	-	-	-	-	-	-
48. *Cylindrodesmus hirsutus Pocock	+	+	+	-	-	-	-	-
49. *Prosopodesmus jacobsoni Silvestri	+	-	-	-	-	-	-	-
50. Orthomorpha coarctata (de Saussure)	+	+	+	+	+	+	+	-
51. *Pyrgodesmidae gen. sp.	+	-	-	-	-	+	-	-
52. *Aporodesminus sp.	?	-	-	-	-	-	-	-
53. *Fuhrmannodesmidae gen. sp.	+	-	-	-	-	-	-	-
CHILOPODA								
54. Mecistocephalus ? insularis (Lucas)	+	+	+	+	+	+	+	+
55. Nesogeophilus sp.	+	-	+	-	-	-	-	+
56. Ribautia gracilis (Ribaut)	+	+	-	-	-	+	+	+
57. Orphnaeus brevilabiatus Newport	-	-	-	-	-	+	-	-
58. Cryptopos sp.	+	+	-	+	+	+	-	+
59. Scolopendra sp.	-	-	+	-	-	-	-	-
60. Lithobius sp.	+	-	-	+	+	+	-	-
SYMPHYLA								
61. Symphylella sp.	-	-	-	-	-	-	+	-
62. Milotellina parva Jupeau	-	+	-	-	-	-	-	-
63. M. media Jupeau	+	+	-	-	+	+	+	+
64. M. splendens Jupeau	+	-	-	+	-	-	-	+
PSEUDOSCORPIONES								
65. Lechitia ? sakagami Morikawa	-	-	-	-	-	-	+	-
66. Geogarypus longidigitatus (Rainbow)	-	+	+	+	+	+	+	-
67. Beierolpium oceanicum (With)	-	-	-	-	-	+	+	+
68. Cryptocheiridium australicum Beier	?	-	-	-	-	-	-	-
Всего видов	42	28	25	20	18	26	25	24

Звездочкой обозначены эндемичные виды, знаком "?" — недостоверное определение (найденны только неполовозрелые особи).

таким же, как на Фиджи (14), и больше, чем на Самоа (12). Из 9 видов, найденных Г. Джексоном на Самоа [Jackson, 1927], нами был обнаружен только один, но в то же время найдено три ранее не указанных вида. Показателем является и обилие новых видов, описанных по результатам наших сборов: 4 из 11 найденных диплопод и 6 из 12 мокриц. Происхождение многих пантропических видов также пока не известно.

Основной материал по этим группам был собран С.И. Головачом при количественных учетах почвенной и подстилочной мезофауны. Дополни-

Средняя взвешенная численность (в экз./м²) беспозвоночных-детритофагов на изученных островах архипелага Тонга*

Виды	EU	NM	NI	MG	KA	UO	NP
OLIGOCHAETA: MEGADRILI							
<i>Drawida barwelli</i>	74	138	25	5	—	—	5
<i>Polypheretima brevis</i>	12	—	—	—	—	—	—
<i>Metapheretima sergei</i>	—	—	—	—	2	—	—
<i>M. speiseri</i>	4	6	17	4	3	—	—
<i>Amyntas taitensis</i>	—	1	—	—	—	8	—
<i>Pheretima montana</i>	22	5	<1	4	1	2	—
<i>Pithemera godeffroyi</i>	—	—	—	—	3	—	—
<i>Dichogaster bolau</i>	12	11	21	11	6	—	—
<i>Pontoscolex corethrurus</i>	20	4	123	5	109	—	<1
<i>Dolichoplana</i> sp.	—	—	—	—	2	—	—
CRUSTACEA: ISOPODA							
<i>Lobodillo hebridarum</i>	18	68	153	104	30	56	108
<i>L. jacksoni</i>	1	—	—	—	—	2	—
<i>Sphaerillo testudinalis</i>	24	14	110	—	64	30	—
<i>Tongadillo punctata</i>	2	—	2	—	2	—	—
<i>Nagurus tahitiensis</i>	—	1	2	—	—	—	—
<i>Papuasoniscus golovatchi</i>	10	—	4	—	—	2	6
<i>Tongoscia vandeli</i>	22	—	—	—	—	—	—
<i>Burmoniscus wolffi</i>	<1	17	—	7	13	—	6
<i>Australophiloscia nomukensis</i>	—	—	40	—	—	—	—
<i>Trichorhina</i> ? <i>squamata</i>	2	—	—	—	—	—	—
CRUSTACEA: AMPHYPODA							
<i>Talitrus</i> ? <i>indopacificus</i>	50	—	—	—	—	—	—
DIPLOPODA							
<i>Нупокамба</i> <i>anguina</i>	46	—	—	423	—	—	8
<i>Cylindrodesmus hirsutus</i>	<1	8	<1	—	—	—	—
<i>Orthomorpha coarctata</i>	<1	2	<1	4	<1	4	—
<i>Pyrgodesmidae</i> gen. sp.	2	—	—	—	<1	—	—
Общая численность	323	273	502	567	234	104	134

*В таблицу не включены виды, средневзвешенная численность которых ни на одном из островов не превышала 1 экз./м².

тельные материалы по фауне отдельных островов получены раскопками почвы и разбором проб подстилки Р.И. Злозиным, Г.М. Длусским и А.А. Захаровым. В табл. 14 приведены данные о численности основных видов беспозвоночных-детритофагов на изученных островах. Средняя взвешенная численность определялась как

$$\bar{N} = N(f) \cdot P(f) + N(p) \cdot P(p) + N(g) \cdot P(g),$$

где $N(f)$, $N(p)$, $N(g)$ — численность вида (в экз./м²) в лесу, на плантациях и на граслендах, а $P(f)$, $P(p)$ и $P(g)$ — доли этих ассоциаций от общей площади острова.

II.1.4. РАКОВИННЫЕ АМЕБЫ

Сбор, учеты численности и определение раковинных амеб (Testacea, Protozoa) сделаны Г.А. Коргановой. Результаты частично опубликованы [Корганова, 1985а, б, в].

По многим параметрам эта группа существенно отличается от традиционных объектов островной биогеографии. Как и другие одноклеточные, раковинные амебы легко расселяются потоками воздуха на огромные расстояния. Микроскопические размеры позволяют этим животным существовать в очень небольших объемах субстрата. Простейшие практически не зависят от климатических условий, что обеспечивает повышенные расселительные возможности. В то же время многие виды тесно связаны с определенными типами субстратов. Все эти особенности определяют характер расселения фауны тестацев: идентичные комплексы могут быть обнаружены на удаленных островах в одинаковых средах, тогда как на одном острове комплексы видов в разных средах могут очень сильно различаться.

Всего на изученных островах Тонга и Западного Самоа обнаружено 104 вида и подвида раковинных амеб, относящихся к 23 родам и 7 семействам [Корганова, 1985а].

Большинство форм (97, или 93%) — космополиты, встречающиеся в любой части земного шара. Пять видов (*Cyclopyxis eurystoma*, *Trinema enchelys*, *T. lineare*, *Euglypha laevis*, *E. rotunda*) составляют 45% суммарной численности всех найденных на островах раковинок, населяют 40—60% местообитаний и составляют количественное ядро фауны. *Centropyxis aerophila*, *C. sylvatica*, *Trinema complanatum*, *Euglypha ciliata* и ряд других видов также являются эвритопами и заселяют разнообразные хорошо аэрируемые субстраты, богатые органикой. Значительная часть обнаруженных видов-космополитов проявляет тенденцию к стенопопности. Так, многие виды рода *Nebela* из семейства *Hyalospheniidae* (*N. collaris*, *N. batekensis*, *N. caudata*, *N. vitrea* var. *minor*) связаны с бривофитной растительностью и не встречаются в водной среде или в местообитаниях с рН выше 7. Такие виды отсутствуют на атоллах с мюллево-карбонатными почвами (Телекитонга и др.) и на о-ве Манго в редзинах на мергеле. Здесь, напротив, обнаружены калькофильные космополиты *Pseudawerintzewia calcicola*, *Bullinularia gracilis*, *Centropyxis laevigata*, *Paraquadrula irregularis*, встречающиеся в биотопах с высокими значениями рН.

Семь из 104 видов Тонга и Самоа хотя и широко распространены, но ограничены тропическим поясом и притропическими районами: Центральная Африка, Южная Америка, Бирма, Непал, Индонезия (Bonnet, 1977а, б). Два из этих видов — *Centropyxis stenodeflandriana* и *C. latideflandriana* — связаны с эпифитами, мхами и подстилкой тропических лесов. *Lamptropyxis trifiliata* описан из тропических почв Анголы, Парагвая и Мексики. Г.А. Коргановой он был обнаружен в биотопах с повышенным содержанием кальция: мюллево-карбонатные почвы атоллов, опад на участках с выходами известняка на о-ве Эуа. Остальные 4 вида приурочены к мюллево-глеевым почвам и найдены на о-ве Аполима (*Cyclopyxis intermedia*, *Hoogendraadia humicola*, *Apolimia rotundistoma*, *Trachelcorythion pulchellum*).

II.2. ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И СХОДСТВО ФАУН ОСТРОВОВ В ПРЕДЕЛАХ АРХИПЕЛАГА

II.2.1. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ФАУН ТОНГА И САМОА

П.А. Бакстон, подводя итоги обширным исследованиям по фауне насекомых Самоа [Buxton, 1935], пришел к выводу, что заселение этих островов шло с запада и в основе своей их фауна имеет индо-малайское происхождение. Заселение, однако, шло не прямо, а в значительной степени через Меланезию и в первую очередь — через Фиджи. Этот вывод был впоследствии подтвержден и развит другими авторами [Wilson, 1961; Wilson, Taylor, 1967a; и др.]. По представлениям Вильсона [Wilson, 1961], на основе индо-малайской фауны сформировалась фауна Новой Гвинеи. Представители новогвинейской фауны продвигались далее на восток и на Соломоновых островах и Фиджи сформировался вторичный очаг видообразования. С Фиджи виды мигрировали на Самоа и здесь образовался третичный очаг видообразования, из которого уже шло заселение удаленных архипелагов Южной Полинезии (о-ва Кука, Общества, Туамоту, Маркизские). Относительно Тонга Вильсон и Тейлор [Wilson, 1961; Wilson, Taylor, 1967a,b] ничего не писали, поскольку фауна муравьев этого архипелага ранее практически не была известна, но по мнению ряда авторов заселение этого архипелага шло как с Самоа, так и Фиджи.

Наши данные по фауне Тонга в целом подтверждают схему Вильсона. Все найденные нами виды животных по характеру современных ареалов могут быть разделены на следующие группы:

1. **Космополиты** — виды, распространенные по всему земному шару. К этой группе относится 93% видов раковинных амёб и, с некоторыми оговорками, некоторые виды перелетных птиц (например, сова-сипуха *Tyto alba*), а также муравей *Monomorium pharaonis*, обитающий в домах всех крупных городов мира. Иногда в качестве космополитов рассматриваются такие виды, как муравей *Nuroronega punctatissima* и червь *Pontodrilus litoralis*, распространенные до европейского побережья Средиземного моря, но поскольку эти виды, как и *Monomorium pharaonis*, не способны переносить отрицательные температуры, мы склонны включать их в следующую группу.

2. **Пантропические виды** — распространенные по всей тропической зоне и часто заходящие также в субтропики. Представители этой группы могут иметь различное происхождение. В хорошо изученных макротаксонах (Formicidae) происхождение этих видов можно более или менее точно установить. К пантропическим относятся 6,7% видов раковинных амёб, 61,1% дождевых червей и 15,8% мокриц Тонга и Самоа. Доля пантропических видов возрастает с уменьшением размеров архипелага и увеличением расстояния от источника заселения: на Фиджи такие виды среди муравьев составляют 28,7%, на Самоа — 52,4%, на Тонга — 59,2%, на о-вах Кука — 76,2%. Пантропические виды простейших, как и космополиты, беспрепятственно переносятся воздушными потоками на огромные расстояния и ограниченность их ареалов скорее всего объясняется приу-

роченностью этих организмов к специфическим биотопам, имеющимся только в тропической зоне. Более крупные пантропические виды животных являются **антропохорами** (tramp species), т.е. расселяются человеком, чаще всего бессознательно — с различными товарами или с почвой на корнях растений. В хорошо изученных группах (муравьи, птицы) можно установить область первичного обитания пантропических видов, откуда они впоследствии расселились по всей тропической зоне. Различают пантропические виды **неотропического** (PN), **афротропического** (PA) и **ориентального** (PO) происхождения. Среди муравьев Фиджи и Южной Полинезии (таблица 10) представители этих групп составляют соответственно 3,0; 9,1 и 14,4% от общего числа видов.

3. **Ориентальные** (индо-малайские) виды (OR). Виды с широким ареалом, включающим Зондские острова, а часто и континентальную Азию и северную Австралию, но отсутствующие в Африке и Америке. Среди муравьев Фиджи и Южной Полинезии представители этой группы составляют 6,1%.

4. **Новогвинейские** виды (NG), ареал которых включает Новую Гвинею, Меланезию и Полинезию. Среди муравьев Фиджи и Южной Полинезии представители этой группы составляют 8,3%, а среди мокриц Тонга — 18,2%. С наибольшей вероятностью можно предполагать, что эти виды возникли на Новой Гвинее, но не исключена возможность того, что некоторые из них возникли на одном из меланезийских архипелагов, а уже затем попали на Новую Гвинею. Этот вариант все же представляется маловероятным, поскольку виды, возникающие в малонасыщенных экосистемах малых островов, как правило, не могут выдержать конкуренции и внедриться в экосистемы континентов или гигантских островов типа Новой Гвинеи.

5. **Региональные эндемики** (RE). Под этим названием мы объединяем виды, обитающие более чем на одном архипелаге Полинезии и Меланезии, но не встречающиеся на Новой Гвинее. Эти виды возникли на одном из архипелагов (в нашем случае — чаще всего на Фиджи) и затем распространились на другие острова. Среди муравьев Фиджи, Тонга и Самоа доля этой группы варьирует в пределах 5—9%, на островах Кука муравьи, относящиеся к данной группе, отсутствуют, как и локальные эндемики. Среди мокриц Тонга региональные эндемики составляют 18,2%, Самоа — 27,3%.

6. **Эндемики архипелагов** Фиджи (EF), Тонга (ET) и Самоа (ES), распространение которых ограничено одним архипелагом. Доля эндемиков различна в различных таксономических группах животных. Так, лишь 1 из 17 видов птиц и 1 из 14 видов дождевых червей, но 5 из 10 видов мокриц, обитающих на Тонга, эндемичны для данного архипелага. В пределах одного таксона доля эндемиков уменьшается с уменьшением площади архипелага: на Фиджи 57,4% видов муравьев — эндемики, на Самоа — 17,5%, на Тонга — 10,2%, а на о-вах Кука, Футуна, Уоллис и Ниуафоуу они отсутствуют. Каждый из пяти видов муравьев, эндемичных для Тонга, близок к одному из видов, обитающих на Фиджи. Среди 11 эндемиков Самоа восемь также имеют явные фиджийские корни. *Ectomyrmex insularis* и *Camponotus navigator* имеют ближайших род-

ственников в Ориентальной области, а *Rogeria exsulans* — в Неотропической.

Пантропические виды неотропического и афротропического происхождения безусловно интродуцированы в Полинезию и Меланезию недавно, после освоения этого региона европейцами. Представители всех остальных групп могут рассматриваться по отношению к ним как аборигенная, или резидентная, фауна. В настоящее время представители последней занимают на островах коренные местообитания, а новые интродуценты, как правило, обитают в антропогенно нарушенных экосистемах. Подробнее этот вопрос будет рассмотрен в Главе III. Что же касается древнего островного пула, существовавшего до прихода европейцев (PO+OR), установить, какие из его представителей расселились сами, а какие были расселены полинезийцами, в настоящее время не представляется возможным.

Связи фауны Океании с фаунами Южной Америки и Австралии выражены крайне слабо. Видов, ареал которых включал бы Океанию и Америку, вообще нет. Прежнее мнение о значимой роли неотропических элементов в фауне жуков Самоа [Atgow, 1927] оказалось ошибочным, так как приведенные примеры касаются пантропических видов, большинство которых явно сравнительно недавно интродуцированы [Buxton, 1935]. В других таксонах виды неотропического происхождения также интродуцированы. Так, все 5 видов муравьев Полинезии, имеющих явное южноамериканское происхождение (*Trachymesopus stigma*, *Nyponopona opasiceps*, *Solenopsis geminata*, *Iridomyrmex humilis*, *Brachymyrmex obscurior*), широко распространены в тропическом поясе, а в Полинезии обитают преимущественно в антропогенных ценозах. Известно лишь 3 достоверных примера находок видов американского происхождения в фауне региона:

1. Мелкая муха *Zygothrica samoensis* (Drosophilidae), эндемичная для Самоа, относится к роду, все остальные представители которого обитают в Южной Америке [Buxton, 1935].

2. Муравей *Rogeria exsulans*, эндемичный для Самоа, относится к группе видов, все остальные представители которой обитают в Южной Америке [Wilson, Taylor, 1967a].

3. Семейство игуан (Iguanidae), насчитывающее около 70 родов и более 600 видов, распространено почти исключительно на американском континенте и прилегающих островах (в частности, Галапагосских). Лишь 2 рода с немногими видами обитают на Мадагаскаре и эндемичный род *Brachylophus* с двумя видами — на Фиджи и Тонга.

Примеров связей Океании с Австралией несколько больше:

1. Медососы (Meliphagidae) распространены в Австралии, Меланезии и Полинезии. Родиной этих птиц скорее всего является Австралия [Buxton, 1935]. На Тонга и Самоа встречаются 2 вида из этого семейства — *Lalage sharpi* (эндемик Самоа) и *L. maculosa*, широко распространенный в Полинезии.

2. Подавляющее большинство видов тахин (Tachinidae, Diptera) трибы *Rutiliini* обитает в Австралии, но два эндемичных вида *Rutilia* найдены на Самоа и один — на Фиджи [Buxton, 1935].

3. Муравьи *Iridomyrmex pagasau* (эндемик Фиджи) и *I. sororis* (Фиджи, Тонга) относятся к группе *I. rufoniger*, широко распространенной в Австралии. Как и в случае с медососами, вселение этих муравьев на Фиджи скорее всего происходило через Новую Гвинею, так как там также имеются виды из группы *I. rufoniger*.

4. По нашим сборам была описана с Тонга мокрица *Tongadillo punctata*. До сих пор в этом роде было известно 3 вида, два из которых обитают на о-ве Лорд Хау и один — в Австралии [Dalens, 1988].

Если же рассматривать фауну Фиджи, Тонга и Самоа в целом, австралийские элементы играют в ней ничтожную роль. Этот факт вызывает удивление, поскольку расстояние от Фиджи и Тонга до Австралии меньше, чем до Новой Гвинеи. Ниже мы попытаемся объяснить это факт.

На первый взгляд представляется странным и отсутствие неотропических элементов в фауне Юго-Западной Океании. Дело в том, что данный регион лежит в области Южного Пассатного течения, начинающегося от берегов Перу и Эквадора. На Самоа и Тонга также почти круглый год дуют ветры с востока и юго-востока. Скорее всего, отсутствие неотропических животных на исследованных островах объясняется тем, что, во-первых, западное побережье Южной Америки в значительной части представляет собой пустыню и здесь в океан не впадает ни одной крупной реки, по которой могли бы выноситься деревья из внутренних частей материка, а во-вторых, течение начинается довольно далеко от берегов Америки. Кроме того, надо учитывать, что над пассатом имеется воздушное противотечение на высоте 4—9 км, и в нем воздушные массы перемещаются с запада на восток. По-видимому, важнейшую роль в расселении животных играют мощные тайфуны [Vuxton, 1935], которые обычно зарождаются над Филиппинами и Зондскими островами и регулярно проходят над Океанией.

II.2.2. СРАВНЕНИЕ ФАУН ОСТРОВОВ В ПРЕДЕЛАХ АРХИПЕЛАГА ТОНГА

Основываясь на данных табл. 11—14, можно вычислить индексы общности фаун разных пар островов для разных модельных групп организмов. Для характеристики общности был использован индекс Жаккара. Как видно из табл. 15, картины, полученные для разных модельных групп, различаются. Для птиц выявлена довольно высокая отрицательная корреляция между сходством фаун и расстоянием между островами ($r = -0,791$; $P < 0,01$). В то же время связь между сходством фаун и соотношением размеров сравниваемых островов практически отсутствует ($r = -0,295$; $P > 0,01$). Напротив, у муравьев имеется достоверная обратная корреляция между сходством фаун по индексу Жаккара и соотношением площадей сравниваемых островов ($r = -0,629$; $P < 0,01$), т.е. на островах сходных размеров фауна муравьев более сходна, чем на островах разных размеров. В то же время связь между сходством фаун разных островов и расстоянием между ними практически отсутствует ($r = -0,252$; $P > 0,1$).

Степень сходства по индексу Жаккара фаун изученных островов архипелага Тонга и ее связь с расстоянием между островами и соотношением площади островов

Пары островов	Расстояние между островами, км	Соотношение площади островов	Индекс Жаккара		
			Муравьи	Птицы	Почвенная мезофауна
Эуа—Као	176	7,0	0,59	0,50	0,34
Эуа—Номука	112	12,3	0,52	0,47	0,46
Эуа—Нуапапу	298	32,7	0,48	0,47	0,40
Эуа—Номука-Ики	110	129,3	0,50	0,44	0,42
Эуа—Манго	108	166,2	0,33	0,47	0,44
Эуа—Уонуку-Хахаке	155	180,0	0,40	0,57	0,32
Эуа—Телекитонга	106	196,4	0,37	0,44	0,24
Као—Номука	65	1,8	0,59	0,57	0,43
Као—Нуапапу	143	4,7	0,57	0,47	0,31
Као—Номука-Ики	68	18,6	0,50	0,64	0,34
Као—Манго	77	23,8	0,46	0,69	0,46
Као—Уонуку-Хахаке	63	25,8	0,50	0,57	0,33
Као—Телекитонга	93	28,2	0,52	0,64	0,29
Номука—Нуапапу	183	2,7	0,62	0,43	0,42
Номука—Номука-Ики	2	10,6	0,67	0,91	0,50
Номука—Манго	9	13,6	0,58	0,82	0,28
Номука—Уонуку-Хахаке	42	14,7	0,62	0,82	0,40
Номука—Телекитонга	29	16,0	0,71	0,91	0,26
Нуапапу—Номука-Ики	185	4,0	0,59	0,40	0,29
Нуапапу—Манго	187	5,1	0,44	0,33	0,40
Нуапапу—Уонуку-Хахаке	144	5,5	0,59	0,50	0,41
Нуапапу—Телекитонга	190	6,0	0,50	0,40	0,38
Номука-Ики—Манго	9	1,3	0,48	0,91	0,39
Номука-Ики—Уонуку-Хахаке	48	1,4	0,58	0,75	0,31
Номука-Ики—Телекитонга	30	1,5	0,48	1,00	0,21
Манго—Уонуку-Хахаке	46	1,1	0,55	0,67	0,28
Манго—Телекитонга	19	1,2	0,50	0,50	0,28
Уонуку-Хахаке—Телекитонга	47	1,1	0,54	0,75	0,33
Корреляция с расстоянием:					
	<i>r</i>		-0,252	-0,791	0,145
	<i>P</i>		>0,1	<0,01	>0,1
Корреляция с соотношением размеров:					
	<i>r</i>		-0,629	-0,295	-0,059
	<i>P</i>		<0,01	>0,1	>0,1

Причина различий в характере распределения этих модельных групп легко объяснима. Наземные птицы обладают слабыми способностями к расселению. Перелет в несколько десятков километров представляет для многих из них (попугаи, воробьиные) серьезные трудности. Так, например, попугай *Prosopora tabuensis*, давно интродуцированный на Эуа с Фиджи,

очень обычен на этом острове, но отсутствует на соседнем Тонгатапу, расстояние до которого всего 19 км. Переселение на стволах деревьев, антропохория для птиц практически исключены. Поэтому состав фаун отдельных групп островов в пределах Тонга достаточно случаен, а зависимость между сходством фаун и расстоянием между островами хорошо выражена.

Муравьи расселяются значительно лучше птиц, и их можно обнаружить на самых удаленных островах Полинезии (атолл Суворова, Дейнджер), где наземные птицы вообще отсутствуют [Чернов, 1982]. Рои крылатых особей могут переноситься ветром на большие расстояния во время брачного лёта. Семьи и одиночные самки-основательницы расселяются на плавающих деревьях, причем многие виды муравьев мало чувствительны к соли. Кроме того, муравьи очень интенсивно бессознательно разносятся человеком. Поэтому для этих насекомых архипелаг практически представляет единое целое и различия в расстояниях между островами в пределах Тонга на их распределении не сказывается. В то же время на островах сходных размеров условия существования обычно более сходны, чем на разноразмерных. Этим и объясняется довольно высокая корреляция между сходством фаун муравьев и соотношением площадей островов.

Еще в большей степени эти закономерности выражены в распределении организмов, свободно переносимых потоками воздуха, в частности раковинных амёб. Как показано в главе IV, комплексы видов в идентичных биотопах на Тонга и Самоа практически не отличаются от таких же биотопов на континенте. Сравнительная бедность фауны раковинных амёб на островах Полинезии объясняется только тем, что здесь отсутствуют многие биотопы (болота, пресноводные водоемы и т.д.).

Распределение почвенных беспозвоночных (как отдельных групп, так и всей мезофауны в целом) на островах Тонга носит случайный характер и не коррелирует ни с расстоянием между островами, ни с соотношением их площадей (см. табл. 14). Скорее всего это связано с очень низкими расселительными способностями этих организмов: они в принципе не расселяются по воздуху и большинство видов чувствительны к соли и поэтому плохо выживают на деревьях, плавающих в океане. Они обычно переносятся с почвой при перевозке саженцев культурных растений, что и обуславливает значительную долю в фауне широко распространенных пантропических видов.

II.2.3. СВЯЗЬ МЕЖДУ РАЗМЕРОМ АРХИПЕЛАГА И ЧИСЛОМ ВИДОВ

В литературе по островной биогеографии существенное значение обычно придается зависимости между фауной отдельных островов и их размерами. При этом обычно не принимаются во внимание размеры архипелага, в который входит данный остров [например: Wilson, Taylor, 1967b]. Некоторые данные по фауне птиц различных архипелагов Океании привел А.Г. Воронов [1972]. Основываясь на этих и некоторых других данных, Г.М. Игнатъев [1979] построил график, который, по его мнению,

Число видов наземных птиц на некоторых архипелагах Тихого океана
[по: Воронов, 1972 и др.]

Архипелаг	Площадь, км ²	Расстояние до источника заселения*, тыс. км	Число видов наземных птиц
Новая Гвинея	829300	—	500
Соломоновы острова	40400	6	109
Новая Каледония	18605	12	56
Фиджи	18225	26	56
Гавайские острова	16630	35	41
Самоа	3134	35	29
Тонга	697	33,5	17
Науру	20,6	19	2

*Для Новой Каледонии — Австралия, для Гавайских островов — континентальная Азия, для остальных — Новая Гвинея.

Таблица 17

Число видов муравьев на Фиджи и различных группах островов Полинезии
[по: наши данные; Wilson, Taylor, 1967a; Wilson, Hunt, 1967]

Архипелаги и острова	Площадь, км ² (A)	Найдено видов (S)	Теоретически ожидаемое число видов при	
			c = 12,49 z = 0,204	c = 6,25 z = 0,188
Фиджи*	18225	94	91,4	39,5
Гавайские острова	16630	36	90,7	38,8
Самоа*	3134	63	64,5	28,4
Острова Общества	1680	30	56,8	25,3
Маркизские острова	1240	21	53,4	23,9
Тонга*	697	47	47,5	21,4
Острова Кука	256	21	38,7	17,7
Футуна и Уоллис*	166	36	35,4	16,3
Ниуафоу	38	11	26,2	12,4

*Архипелаги, на которых сборы делались профессиональными мирмекологами.

свидетельствует о падении видового разнообразия птиц в зависимости от расстояния до источника расселения. Однако данные, использованные автором, не совсем корректны, так как в качестве "ближних" рассматривались архипелаги (Новая Британия, Соломоновы острова и др.), а в качестве "дальних" — отдельные острова (Вити-Леву, Уполу, Фунафути и др.). В табл. 16 приведены исправленные данные по различным архипелагам. Действительно, между расстоянием от источника расселения и числом видов наземных птиц архипелагов существует слабая положительная корреляция ($r = 0,667$; $P = 0,1$). Но гораздо четче проявляется зависимость между площадью архипелага и числом видов птиц ($r = 0,886$;

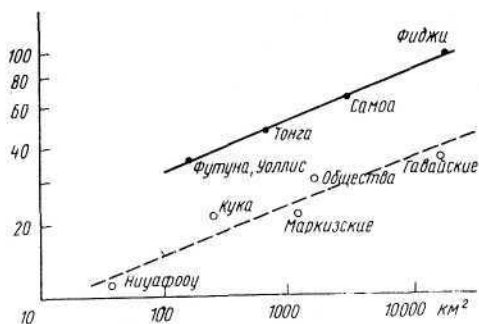


Рис. 12. Зависимость между площадью архипелагов и числом видов муравьев на них

Черными кружками показаны архипелаги, материал на которых собран профессиональными мирмекологами. По оси абсцисс — площадь архипелага; по оси ординат — число видов муравьев

$P < 0,01$). Дело в том, что удаленные островные группы обычно меньше и состоят из более мелких островов, чем крупные архипелаги, включающие большие острова, на что ранее уже указывал Ю.И. Чернов [1982]. Следует отметить, что здесь и в дальнейшем в этой главе мы рассчитывали корреляцию не между абсолютными значениями, а между логарифмами величин, поскольку зависимость между изучаемыми параметрами нелинейна и описывается функцией $y = ax^b$.

При первом взгляде на табл. 17 может показаться, что зависимость между размером архипелага и числом видов муравьев на нем довольно слаба. Так, например, на Тонга число видов больше, чем на Маркизских островах, площадь которых вдвое больше, и даже больше, чем на Гавайях, площадь которых в 24 раза больше площади Тонга. На островах Футуна и Уоллис, площадь которых в 100 раз меньше площади Гавайских островов, найдено такое же число видов муравьев (36). Однако все встает на свои места, если отдельно рассмотреть архипелаги, на которых сборы делались профессиональными мирмекологами, и архипелаги и островные группы, где материал собирали энтомологи, специально не занимавшиеся сборами муравьев. К первой группе относятся острова Фиджи (сборы В. Манна), Самоа (сборы Т. Вудворда, Р. Тейлора и др.), Тонга (сборы нашей экспедиции), Футуна и Уоллис (сборы Дж. Ханта). В пределах этой группы зависимость числа видов от площади архипелага очень близко описывается уравнением

$$S = 12,49A^{0,204},$$

и, как видно на рис. 12, все точки довольно точно ложатся на теоретическую линию регрессии. Во второй группе, где зависимость ближе всего описывается уравнением

$$S = 6,25A^{0,187},$$

разброс точек, естественно, больше. Однако обращает на себя внимание тот факт, что линии регрессии почти параллельны.

Можно было бы предположить, что дело здесь не столько в профессионализме сборщиков, сколько в том, что во вторую группу попали

более удаленные архипелаги. Против такого предположения свидетельствует то, что на Самоа до сборов Т. Вудварда и Р. Тейлора было известно 33, а на Тонга до наших сборов — 23 вида муравьев, что очень близко к цифрам, определенным из второго уравнения: 28,4 и 21,5 видов соответственно.

Из сказанного можно сделать два методических вывода. Во-первых, нельзя, как это делают многие авторы, сравнивать острова разного размера, находящиеся в разных архипелагах. Если это еще возможно (с определенными оговорками) для наиболее крупных островов архипелагов, которые по сути дела и определяют суммарную площадь архипелага, для малых островов это недопустимо. Число видов, мигрирующих между островами (виды островного пула), будет больше в крупных архипелагах, независимо от расстояния между архипелагом и источником его заселения. Таким образом, на островах равного размера в крупных архипелагах будет больше видов, чем в мелких. Так, на о-ве Аполима площадью 1,04 км², расположенном между крупными островами Уполу и Савайи в архипелаге Самоа (площадь 3134 км²), мы нашли 32 вида, а на островах архипелага Тонга (697 км²) примерно такой же площади (Нуапану, Номука-Ики) обитает 22—24 вида муравьев. Во-вторых, нельзя сравнивать по фауне муравьев острова и архипелаги, на которых сборы делались профессиональными мирмекологами, с теми островами, на которых сборы сделаны неспециалистами. Это связано со спецификой сбора данной группы (раздел П.1.1). Обе эти методические погрешности были допущены, например, в широко известной работе Вильсона и Тейлора [Wilson, Taylor, 1967b] об эволюционной составляющей в формировании фауны Самоа.

П.2.4. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ НА ОСТРОВАХ РАЗНОГО РАЗМЕРА В ПРЕДЕЛАХ АРХИПЕЛАГА

В начале главы мы уже говорили, что хотя все авторы в принципе соглашались с наличием определенной зависимости между площадью острова и видовым разнообразием, конкретные данные часто неясны и противоречивы. Сопоставление фаун изученных нами островов Тонга и данных о фауне наиболее крупных островов ближайших архипелагов Фиджи (о-ов Вити-Леву) и Самоа (о-в Уполу) заставляет нас пересмотреть общепринятую точку зрения о том, что зависимость числа видов (S) от площади острова (A) описывается уравнением $S = c \cdot A^z$ даже для одной группы животных в пределах одного архипелага. Данные представлены в табл. 18 и на рис. 13.

Если определить зависимость числа видов муравьев от площади острова на широком спектре островов — от островка Пангаимоту (площадью 35 га) до гигантского (около 10 тыс. км²) о-ва Вити-Леву, она описывается уравнением

$$S = 20,53A^{0,142}.$$

При этом совпадение реальных и теоретически ожидаемых величин оказывается не слишком большим ($\sigma = 10,86$; $n = 10$) и в ряде случаев

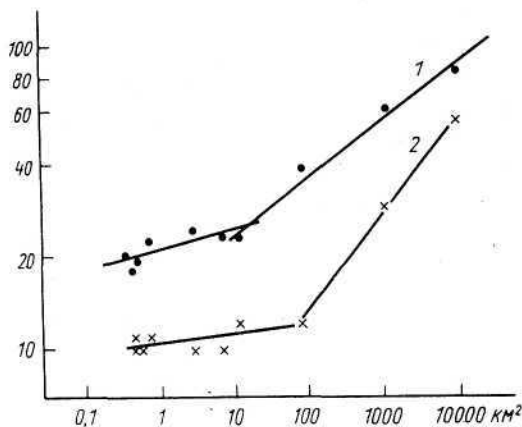


Рис. 13. Зависимость между площадью острова и числом видов муравьев (1) и птиц (2)
По оси абсцисс — площадь острова; по оси ординат — число видов (для рис. 13—15)

теоретически ожидаемое значение S может в 1,5 раза отличаться от фактического.

В то же время можно заметить, что в интервале площадей 0,1—10 км² число видов на островах меняется мало, тогда как дальнейшее увеличение площади сказывается на числе видов гораздо заметнее. Рассчитав уравнения регрессии отдельно для этих двух групп, мы получили для малых островов площадью от 0,35 до 12,4 км²

$$S = 20,75A^{0,059},$$

а для крупных (свыше 7 км²)

$$S = 15,37A^{0,187}.$$

Эти уравнения гораздо лучше описывают зависимость, и отклонения ожидаемых величин от фактических гораздо меньше ($\sigma = 1,083$; $n = 7$ для первой группы и $\sigma = 3,524$; $n = 5$ для второй) и не превышают 7% от фактических.

Аналогичная картина получается и при анализе зависимости числа видов наземных птиц от площади острова, но здесь пороговой величиной является не 10, а 100 или более кв.км. Для малых островов (0,4—100 км²) зависимость описывается уравнением

$$S = 10,48A^{0,0248}$$

также с очень низким значением z , а для крупных (80—10000 км²) — уравнением

$$S = 2,87A^{0,322}.$$

Отклонение фактических данных от теоретически ожидаемых также не превышает 10%.

Среди групп почвенной мезофауны достоверную корреляцию между числом видов и площадью острова удалось выявить лишь для многоножек

Таблица 18

Фактическое и теоретически ожидаемое при разных коэффициентах уравнения число видов (S) разных групп животных на островах разного размера

Острова	Площадь, км ² (A)	Муравьи			Наземные птицы			Почвенные беспозвоночные		
		Факти- ческое число	c = 20,53 z = 0,142	c = 15,37 z = 0,187	c = 20,75 z = 0,059	Факти- ческое число	c = 2,87 z = 0,322	c = 10,48 z = 0,025	Факти- ческое число	c = 22,79 z = 0,112
Вити-Леву	9760	81	75,7	85,6	—	55	55,3	—	—	—
Уполу	1113	60	55,6	57,0	—	28	27,4	—	—	—
Эуа	86,4	38	38,7	35,4	—	12	12,1	11,7	42	37,6
Као	12,4	23	29,4	24,6	24,1	12	—	11,2	26	30,2
Номука	7,05	23	27,1	22,1	23,3	10	—	11,0	28	28,4
Нуапапу	2,64	24	19,4	—	22,0	10	—	10,7	24	25,4
Номука-Ики	0,67	22	19,2	—	20,3	11	—	10,4	25	21,8
Манго	0,52	—	—	—	—	10	—	10,3	20	21,2
Уонуку-Хахаке	0,48	19	18,4	—	19,9	10	—	10,3	25	21,0
Телекигонга	0,44	18	18,2	—	19,8	11	—	10,2	18	20,8
Пангаимоту	0,35	20	17,6	—	19,5	—	—	—	—	—

($r = 0,79$; $P < 0,1$) и для всех групп вместе ($r = 0,756$; $P < 0,1$), что еще раз свидетельствует о случайном распределении этих беспозвоночных по островам. Изменения характера связи на островах разного размера на нашем материале показать не удалось, но число видов на самом крупном острове Эуа явно выпадает из общего ряда (см. табл. 18), так что можно предполагать, что пороговой величиной для этих групп, как и для муравьев, является площадь порядка 10 км^2 .

Причины слабого изменения числа видов наземных птиц, при существенном (почти 200 раз) изменении площади островов были проанализированы Н.Н. Дроздовым и Ю.Г. Пузаченко [1982]. Как было показано этими авторами, на всех островах архипелага Тонга, включая самый крупный изученный остров Эуа, птицы распределяются более или менее равномерно по всей территории острова, и выделить какие-то биотопы со специфической фауной не удастся. На уменьшение площади острова птицы реагируют в первую очередь изменением структуры населения: чем меньше размер острова, тем меньше число видов на отрезок маршрута и тем более четко выражено доминирование какого-либо одного вида. С увеличением размера острова территориальное взаимоисключение между видами ослабевает. Иная картина наблюдается на о-ве Уполу. Здесь можно выделить периферическую и внутреннюю зоны острова, отличающиеся по фауне наземных птиц. Так, в прибрежной зоне и на плантациях обитают широко распространенные в Океании *Aplonis tabuensis* и *Lalage maculosa*, а в коренных лесах их замещают эндемичные *A. atrifuscus* и *L. recurvirostris*.

Сходные изменения структуры населения можно видеть и при анализе данных о численности беспозвоночных-детритофагов (см. табл. 14). На крупных островах Эуа и Као два наиболее массовых вида составляют 36,9 и 59,1% от общей численности детритофагов, на третьем по площади о-ве Номука — 75,1%, а на мелких островах Нуапапу, Манго и Уонуку-Хахаке — 82—93%.

Вопрос о структуре населения муравьев разных островов подробно обсуждается в главе III. Здесь мы лишь отметим, что на островах площадью $10\text{--}100 \text{ км}^2$ (Као, Эуа) фауны прибрежных биотопов и первичных лесов внутри острова сильно различаются (для Эуа индекс Жаккара менее 0,35). Фауны малых островов сходны с фаунами прибрежных биотопов крупных островов (индекс Жаккара 0,4—0,6), тогда как сходство их с первичными лесами в центре Эуа оказалось очень низким (менее 0,2). На Као только в узкой полосе прибрежных лесов найдены такие интродуцированные виды, как *Cardiocondyla puda* и *Anoplolepis longipes*, а также широко распространенный в Океании *Camponotus chloroticus*, замещающийся на всем остальном острове эндемичным *S. nigrifrons*. Иными словами, картина распределения муравьев на Эуа и Као напоминает распределение наземных птиц на Уполу: на крупных островах выделяются два различных комплекса муравьев — внутриостровной и периферический.

Внутриостровной комплекс связан только с первичными и коренными лесами внутри крупных островов и в значительной степени формируется эндемичными видами. Кроме того, только на островах более 1 км^2

встречаются новогвинейские *Pheidole sexspinosa* и *Oligomyrmex atomus*, ориентальные *Ponera incerta* и *Smithistruma dubia* и афротропические *Nuruponera punctatissima* и *Trichoscara membranifera*. Остальные виды образуют **островной пул** — совокупность видов, мигрирующих более или менее свободно между островами. Из этого пула формируется фауна малых островов и периферической зоны крупных островов, а также комплексы видов антропогенных ландшафтов (плантации, грасленды). Если в первой группе эндемики Тонга и новогвинейские виды составляют 60%, то 71% островного пула Тонга составляют пантропические виды, а эндемики в нем полностью отсутствуют.

Даже на самых крупных островах архипелага Тонга во внутриостровной группе каждый род представлен одним видом, т.е. все эти виды занимают существенно разные экологические ниши. Исключение представляет лишь род *Camponotus*, представленный на Тонга двумя эндемичными видами. *C. nigrifrons*, обитающий под корой и в сухих ветвях живых деревьев, довольно широко распространен на Као, Эуа, Тонгатапу. Второй вид — *C. conicus* — делает гнезда в лианах. Нами этот вид был обнаружен только в первичном лесу о-ва Эуа. Ранее он указывался и для Тонгатапу, но сейчас на этом острове первичные лиановые леса практически полностью уничтожены, так что не исключено, что этот вид там уже отсутствует.

На крупных островах Самоа, площадь которых в 10 раз больше Эуа и Тонгатапу, некоторые роды представлены не одним, а парами эндемичных видов: *Ponera lou* — *P. woodwardi*, *Pheidole aana* — *Ph. atua*, *Vollenhovia pacifica* — *V. samoensis*, *Camponotus flavolimbatus* — *C. navigator*. Если же учесть и неэндемичные виды, встречающиеся только в коренных лесах внутри островов, число таких пар может быть увеличено. Наконец, на Фиджи, крупнейшие острова которых еще на порядок больше, встречаются целые комплексы эндемичных видов в родах *Leptogenys* (6), *Cerapachys* (4), *Strumigenys* (6), *Pheidole* (7), *Rogeria* (4), *Camponotus* (11 эндемичных видов), что свидетельствует о широкой симпатрической адаптивной радиации. Безусловно, это явление связано с увеличением типов местообитаний при увеличении размеров островов.

Подводя итоги, можно на основании наших данных утверждать, что зависимость между размерами острова и числом видов на нем сложнее, чем это представлялось ранее. На крупных островах эта зависимость хорошо выражена и коэффициент z уравнения $S = c \cdot A^z$ составляет величину порядка 0,2—0,3. Здесь зависимость действительно, как предполагали и экспериментально обосновывали многие авторы [Haila, 1983 и др.], определяется увеличением разнообразия местообитаний, каждому из которых присущ свой комплекс видов. Минимальным, укладываемым в эту зависимость, будет остров, на котором можно выделить два фаунистических комплекса видов: для Полинезии — внутриостровной комплекс коренных лесов и комплекс прибрежной зоны. Для птиц это острова более 100, но менее 1000 км², для муравьев (и, по-видимому, почвенных детритофагов) — 10 км².

На островах меньшего размера наблюдается другая закономерность. Эти острова представляют для животных более или менее равномерную

среду, и изменение размеров острова не приводит к изменению разнообразия местообитаний и соответственно к изменению числа комплексов видов. Здесь, правда, нужно оговориться, что под однородностью мы понимаем именно отсутствие нескольких стадий, отличающихся комплексами видов. При этом, естественно, в пределах одной стадии можно выделить микростадии, отличающиеся условиями, и разные виды поселяются или добывают пищу в разных микростадиях. Зависимость числа видов от размеров острова в этих условиях выражена слабо и величина коэффициента z на порядок ниже (0,02—0,06), а коэффициент c приблизительно равен среднему числу видов на таких островах: для птиц $S = 10,75 + 0,31$; $c = 10,48$ в интервале 0,4—100 км², для муравьев $S = 21,14 + 0,83$; $c = 20,75$ в интервале 0,3—10 км². Изменение площади острова в этом интервале сказывается на изменении структуры населения, так что очевидно мы имеем право говорить о некотором процессе экологического демпфирования изменений видового разнообразия.

Можно ожидать, что дальнейшее уменьшение размеров островов после какого-то порога вновь начнет резко сказываться на изменении видового разнообразия. Это будет происходить на островах, площадь которых сопоставима с размерами кормового участка соответствующей группы животных. Здесь уменьшение числа видов с уменьшением размера острова будет связано непосредственно с нехваткой территории. Это должно приводить к упрощению структуры комплекса животных и его распаду. Во время нашей экспедиции острова менее 300 га не изучались. То, что такая закономерность существует в действительности, можно проиллюстрировать на данных группы исследователей [Pisarski et al., 1982], изучавшей муравьев на мелких (0,3—9 га) островах у побережья Финляндии. Здесь действительно наблюдалось значительное уменьшение числа видов (c 17—23 до 1—3). Пересчет данных этих авторов показал, что зависимость описывается уравнением

$$S = 100,5A^{0,621}.$$

Сходный результат мы получили, пересчитав данные Вильсона и Ханта [Wilson, Hunt, 1967] о фауне малых (0,01—0,13 км²) островов в группе Уоллис (Текавики, Нукуиане, Нукутапу, Нукуифала). Здесь зависимость описывается уравнением

$$S = 54,5A^{0,604}.$$

Обращает внимание очень высокое значение коэффициента z и совпадение результатов в столь удаленных географически районах.

Пересчет данных Аббота [Abbott, 1978] о птицах мелких (0,0007—0,43 км²) островов у юго-западного побережья Австралии также дал высокое значение коэффициента z :

$$S = 10,0A^{0,346}.$$

Оно существенно выше, чем на основах Тонга размером от 0,44 до 100 км² ($z = 0,025$), и примерно такое же, как на островах более 100 км²: ($z = 0,322$).

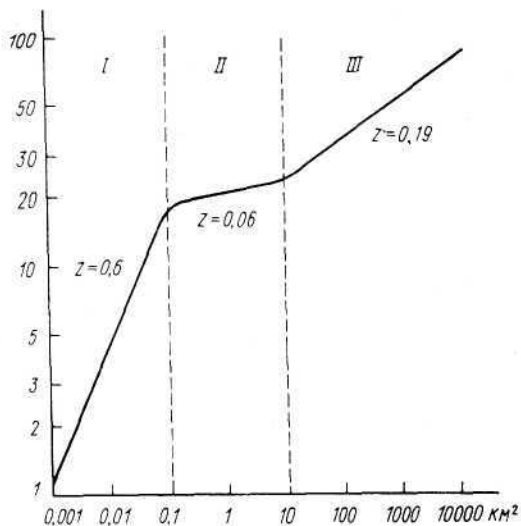


Рис. 14. Размеры островов и зоны смены доминирующих факторов видового разнообразия. Муравьи

I — зона распада комплексов; II — зона экологического демпфирования; III — зона увеличения числа комплексов

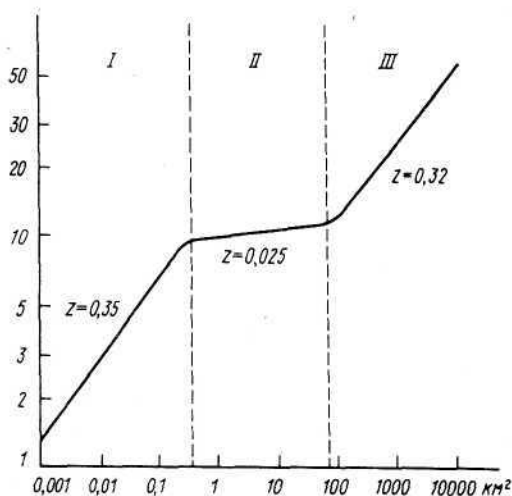


Рис. 15. Размеры островов и зоны смены доминирующих факторов видового разнообразия. Птицы

Обозначения см. на рис. 14

В общем виде эта закономерность, которую можно назвать **принципом ступенчатого усложнения островных фаунистических комплексов**, графически отображена на рис. 14 и 15. Можно выделить три размерных класса островов, в каждом из которых характер зависимости числа видов от площади острова определяется различными причинами. В первом

классе снижение числа видов с уменьшением размера острова связано с нехваткой территории и деградацией фауны. На островах среднего размерного класса видовое разнообразие слабо коррелирует с размерами острова, что связано с перестройками в структуре населения, демпфирующими изменения фаунистического разнообразия. И, наконец, на крупных островах увеличение числа видов с увеличением площади связано с увеличением разнообразия биотопов и увеличением числа фаунистических комплексов. Именно на островах третьего размерного класса становится возможно усложнение фауны за счет образования эндемичных видов. Естественно, абсолютные границы размерных классов островов будут разными для разных групп организмов. Для птиц и муравьев критические размеры отличаются на порядок.

Предложенный подход позволяет объяснить противоречие в работах разных авторов, о которых говорилось в начале главы. Так, слишком низкие величины коэффициента z в работах некоторых авторов [Mühlenberg et al., 1977; и др.] объясняются тем, что они работали только на островах второго размерного класса. Исследования, в которых было показано отсутствие связи числа видов с разнообразием типов местообитаний на островах при наличии связи с площадью островов [Simberloff, 1976; Abbott, 1978], проводились на островах только первого размерного класса. Лишь рассмотрение всего спектра размеров позволяет получить реальную картину связи размеров островов с фаунистическим разнообразием.

П.3. ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУН ТОНГА И САМОА

П.3.1. ТЕОРИЯ ПАССИВНОГО РАССЕЛЕНИЯ

Под пассивным расселением мы понимаем расселение животных потоками воздуха, водой или другими животными, в том числе и человеком (антропохория). Подавляющее большинство наземных животных переселяется с острова на остров пассивно, хотя внутри островов многие из них могут активно вести поиск новых местообитаний. Исключения представляют лишь морские птицы и некоторые виды бабочек (например, *Danaus plexippus*), активно мигрирующие с острова на остров.

В основе теории пассивного расселения лежит очевидное (по крайней мере на первый взгляд) эмпирическое правило, согласно которому на островах равного размера число видов обратно пропорционально расстоянию от источника расселения (материка или крупного острова). По-видимому, Дарлингтон [Darlington, 1938] был первым, кто предположил, что эта связь должна быть нелинейной. Хотя у большинства авторов наличие такой закономерности не вызывает сомнений, имеются и другие точки зрения. Так, Ю.И. Чернов [1982] указывает, что бедность орнитофауны острова Ниуафооу трудно объяснить с этих позиций, так

как он расположен сравнительно близко к источникам возможного заселения (Фиджи, Тонга, Самоа). Это и другие подобные противоречия, по-видимому, объясняются тем, что степень изоляции острова определяется не только его расстоянием до ближайшего потенциального источника заселения, но и характером взаимного пространственного расположения комплекса островов.

Попытка учесть этот фактор была сделана одновременно Торнтоном [Thompton, 1967] и Вильсоном и Хантом [Wilson, Hunt, 1967] для решения двух разных конкретных задач. В работе Торнтонна на примере вьюрков Галапагосских островов и сеноедов Гавайских островов была показана связь между степенью изоляции острова внутри архипелага и степенью эндемизма его фауны (общего числа и доли эндемиков). При этом автор исходил из допущения, что источниками заселения могут быть все острова архипелага (а не только ближайший крупный остров) и вклад каждого из них пропорционален расстоянию. В качестве показателя степени изоляции использовалась сумма расстояний от изучаемого острова до всех остальных крупных островов архипелага. На серии гипотетических моделей Торнтон убедительно показал, что при таком допущении степень изоляции островов сильно зависит от характера их взаимного расположения. Вильсон и Хант на материале фауны островов Футуна и Уоллис, расположенных между архипелагами Фиджи и Самоа, попытались решить вопрос о роли промежуточных мишеней (stepping stones) в процессе расселения видов. В теоретической части статьи было сформулировано базовое уравнение пассивного расселения, на котором необходимо остановиться подробнее.

Воспроизведем ход рассуждений Вильсона и Ханта с некоторыми изменениями и дополнениями. Допустим, что имеется некий источник расселения r , с которого некий вид животных пассивно переносится на океанический остров, который мы в дальнейшем будем называть мишенью (m). Кроме того, приблизительно между ними находится маленький островок, который мы назовем промежуточной мишенью (stepping stone) и обозначим как s . Введем также следующие обозначения: W — диаметр острова, соответственно $W(m)$ — диаметр мишени; A — площадь острова, соответственно $A(r)$ — площадь источника; D — расстояние между островами, соответственно $D(rm)$ — расстояние между источником и мишенью.

Вильсон и Хант предположили, что вероятность достижения некоторым видом мишени (N) прямо пропорциональна интенсивности миграции из источника (интенсивность излучения) и угловому размеру мишени и обратно пропорциональна расстоянию между источником и мишенью. С известными допущениями интенсивность излучения (интенсивность потока мигрантов) можно представить как

$$K \cdot A$$

(у авторов — $K \cdot W^2$, что менее корректно), где K — коэффициент, постоянный для вида. Действительно, в целом можно ожидать, что чем больше площадь острова, тем больше будет численность популяции вида на нем и, следовательно, тем интенсивнее будет идти поток мигрантов. В

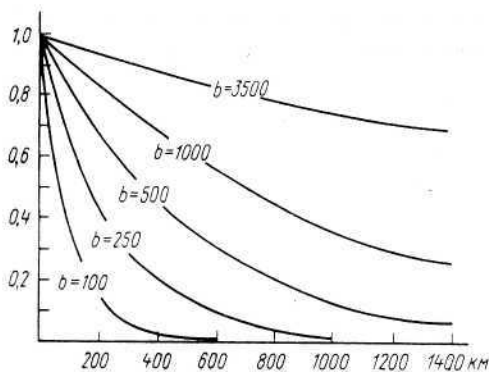


Рис. 16. Теоретическая вероятность достижения видами-мигрантами острова в зависимости от расстояния до источника расселения при разных значениях коэффициента b в уравнении Вильсона—Ханта

По оси абсцисс — расстояние от источника расселения до мишени; по оси ординат — доля сохранившихся мигрантов

реальности будут влиять также плотность популяции вида на острове-источнике, длина береговой линии и характер берегов источника, но учет этих параметров невозможен.

Угловой размер острова можно определить как

$$P(rm) = \frac{a}{360^\circ} \approx \frac{W(m)}{2\pi D(rm)},$$

где a — угол, под которым остров-мишень как бы "виден" от источника. Очевидно, что чем дальше мишень от источника, тем больше мигрантов погибнет, не достигнув ее. Эта зависимость должна быть нелинейной, но точный характер кривой нам пока не известен ни для одного вида. Вильсон и Хант обсуждали случаи нормального и экспоненциального распределений и получили сходные результаты. В дальнейшем мы будем рассматривать эту зависимость как экспоненциальную, т.е. как

$$e^{-\frac{D(rm)}{b}},$$

где e — основание натурального логарифма, b — среднее дисперсионное расстояние (mean dispersal distance) — постоянный для вида коэффициент. Чем меньше значение этого коэффициента, тем круче будет падение численности мигрантов в зависимости от расстояния (рис. 16), т.е. тем слабее расселительные способности вида. Таким образом, общая вероятность достижения некоторым видом мишени m из источника r будет

$$N(rm) = K \cdot A(r) \cdot P(rm) e^{-\frac{D(rm)}{b}}. \quad (1)$$

При расчетах ни мы, ни Вильсон и Хант не учитывали влияния ветров и течений. Для Океании этим можно пренебречь, поскольку хорошо известно, что заселение Океании шло с запада на восток, тогда как доминирующие ветры и течения здесь имеют противоположное направление.

Вильсон и Хант использовали это уравнение для решения следующей задачи: будет ли вероятность попадания вида из источника в мишень выше, если между ними имеется промежуточная мишень, т.е. при каких условиях будет соблюдаться неравенство

$$N(rm) < N(rm) + N(sm).$$

Подбирая разные значения b и соответствующего коэффициента нормального распределения, авторы показали, что это неравенство будет справедливым при любых значениях коэффициентов, что, впрочем, совершенно очевидно и без всяких расчетов.

На наш взгляд, уравнение Вильсона—Ханта (1) может быть использовано для решения целого ряда задач, связанных с оценкой вероятности различных гипотетических путей миграции, и позволяет найти подходы к объективной оценке степени изоляции тех или иных островов. Невозможно впрямую, используя это уравнение, решить, при каких условиях путь $r \rightarrow s \rightarrow m$ более вероятен, чем путь $r \rightarrow m$. Дело в том, что пока мы не можем определить значения коэффициентов K и b , и таким образом уравнение Вильсона—Ханта имеет 3 неизвестных. Задача, следовательно, сводится к тому, чтобы составить уравнения с одним неизвестным.

Проще всего определить, при каких условиях вероятность достижения основной мишени выше, чем вероятность достижения промежуточной мишени с одного источника, т.е. определить величину b , при которой

$$N(rs) = N(rm).$$

Поскольку источник излучения для обеих мишеней один, $K \cdot A(r)$ в левой и правой частях уравнения сокращаются и остается лишь одно неизвестное, т.е.

$$P(rs) \cdot e^{-\frac{D(rs)}{b}} = P(rm) \cdot e^{-\frac{D(rm)}{b}}, \quad (2)$$

и в этом случае равенство удовлетворяется при

$$b = \frac{D(rm) - D(rs)}{\ln P(rm) - \ln P(rs)}. \quad (3)$$

Определить напрямую, при каком значении b путь $r \rightarrow s \rightarrow m$ более вероятен, чем путь $r \rightarrow m$, невозможно, поскольку для этого нужно решить уравнение

$$N(rm) = N(rs) \cdot N(sm).$$

При этом в левой части уравнения оказывается K , а в правой — K^2 . Если же не учитывать излучения $K \cdot A(s)$, то поскольку N всегда меньше 1, при любых значениях b

$$N(rm) > N(rs) \cdot N(sm).$$

Действительно, допустим, что некоторая группа особей достигла промежуточной мишени. Дальше они могут направиться в любом направлении, а не только в сторону основной мишени, так что прямой путь от источника к основной мишени оказывается более вероятным. Но мы предполагаем, что попав на промежуточный остров эти организмы размножатся и таким образом промежуточная мишень сама становится

источником миграции, интенсивность которой будет $K \cdot A(s)$.

Можно, однако, решить уравнение

$$N(rm) \cdot N(ms) = N(rs) \cdot N(sm), \quad (4)$$

т.е. определить, при каких значениях b равновероятны пути $r \rightarrow m \rightarrow s$ и $r \rightarrow s \rightarrow m$, и таким образом узнать, при каких условиях промежуточная мишень с большей вероятностью будет заселена с основной мишени, чем основная — с промежуточной. Подставив в уравнение 4 значения N из уравнения 1 получим

$$\begin{aligned} K \cdot A(r) \cdot P(rm) \cdot e^{-\frac{D(rm)}{b}} \cdot K \cdot A(m) \cdot P(ms) \cdot e^{-\frac{D(sm)}{b}} = \\ = K \cdot A(r) \cdot P(rs) \cdot e^{-\frac{D(rs)}{b}} \cdot K \cdot A(s) \cdot P(sm) \cdot e^{-\frac{D(sm)}{b}}. \end{aligned}$$

Сократив $2K, A(r)$ и $e^{-\frac{D(sm)}{b}}$ в левой и правой частях, получим

$$A(m) \cdot P(rm) \cdot P(ms) \cdot e^{-\frac{D(rm)}{b}} = A(s) \cdot P(rs) \cdot P(sm) \cdot e^{-\frac{D(rs)}{b}}, \quad (5)$$

и в этом случае равенство удовлетворяется при

$$b = \frac{D(rm) - D(rs)}{\ln\left(\frac{A(m)}{A(s)}\right) + \ln\left(\frac{P(rm) \cdot P(ms)}{P(rs) \cdot P(sm)}\right)}. \quad (6)$$

Анализ уравнений 2, 3 и 5, 6 показывает, что роль промежуточной мишени в заселении основной мишени будет существенно меняться при изменении коэффициента b . В том случае, когда вид хорошо расселяется, т.е. при высоком значении b , наличие промежуточной мишени практически не имеет значения для расселения вида. При этих условиях определяющее значение приобретает угловой размер острова, и остров с большими угловыми размерами будет заселяться с большей вероятностью, т.е. $N(rm) > N(rs)$. При значении b ниже порогового решающее значение приобретает расстояние до источника, и маленький, но ближе расположенный остров будет заселяться с большей вероятностью, т.е. $N(rs) > N(rm)$. Однако, поскольку $A(m) > A(s)$, имеется область значений b , в которой путь $r \rightarrow m \rightarrow s$ будет более вероятным, чем путь $r \rightarrow s \rightarrow m$, т.е.

$$N(rm) \cdot N(ms) > N(rs) \cdot N(sm).$$

И лишь при очень низких значениях b промежуточные мишени будут играть существенную роль в расселении, т.е. путь $r \rightarrow s \rightarrow m$ становится более вероятным, чем путь $r \rightarrow m \rightarrow s$, и

$$N(rm) \cdot N(ms) < N(rs) \cdot N(sm).$$

II.3.2. ВЕРОЯТНОСТНЫЙ АНАЛИЗ ПУТЕЙ РАССЕЛЕНИЯ ВИДОВ В СИСТЕМЕ ФИДЖИ — ТОНГА — САМОА

В табл. 19 показаны значения измеряемых параметров уравнения Вильсона—Ханта для различных пар островов и архипелагов системы. Данные получены путем прямых измерений на крупномасштабной карте ($M = 1:500000$). Диаметр (W) определяется как ширина острова,

Значение параметров уравнений пассивного расселения для различных пар островов и архипелагов

Источник r	Площадь, км ² $A(r)$	Мишень t	Расстояние, км $D(r,t)$	Проекция, градусы $a(r,t)$	Угловой размер $P(r,t)$
Фиджи	18255	Тонга	435	16,36	0,04620
		Футуна	320	3,28	0,00910
		Уоллис	520	1,18	0,00331
		Ниуафооу	465	0,98	0,00274
		Самоа	1010	9,48	0,02636
Самоа	3134	Тонга	750	9,90	0,02750
		Футуна	570	0,95	0,00264
		Уоллис	370	2,58	0,00718
		Ниуафооу	390	1,17	0,00326
Футуна	104	Самоа	782	10,05	0,02792
Уоллис	62	»	568	12,98	0,03604
Ниуафооу	65	»	530	20,36	0,05657
Тонга	697	»	627	21,57	0,05992
Фиджи	18225	Группа Вавау	490	3,32	0,00922
		Группа Хаапай	440	9,80	0,02720
		Группа Тонгатапу	430	3,25	0,00903
о-в Манго	0,52	Группа Вавау	187	6,77	0,01878
		Группа Хаапай	76	88,37	0,24545
		Группа Тонгатапу	102	16,00	0,04444

"видимая" от источника. Таким образом, ширина о-ва Уполу с о-ва Вануа-Леву (Фиджи) значительно меньше, чем с о-ва Вавау (Тонга). Угловой размер (P) архипелага рассчитывался как сумма угловых размеров отдельных островов диаметром более 0,5 км, за исключением тех островов, которые оказывались как бы прикрытыми другими островами, если "смотреть" от источника расселения. Расстояние от архипелага определялось как среднее арифметическое для всех островов диаметром более 0,5 км. За начальную точку отсчета принимался ближайший к архипелагу-мишени крупный остров архипелага-источника: Вануа-Леву (Фиджи) для Самоа, Уоллис, Футуна и Ниуафооу; Фуланга (Фиджи) для Тонга; Вавау (Тонга) для Самоа; Савайи (Самоа) для Тонга и мелких изолированных островов (см. рис. 11).

Используя данные табл. 19 и уравнения 3, 6, можно подсчитать, что вероятность вселения вида с Фиджи на Самоа будет ниже, чем вероятность его вселения на мелкие острова Футуна, Уоллис и Ниуафооу, расположенные между этими архипелагами, только при довольно низких значениях b (табл. 20). Для наиболее крупного и ближе расположенного к Фиджи о-ва Футуна пороговое значение b в 2,7 раза выше, чем для Уоллис и Ниуафооу. При еще более низких значениях b вероятность вселения вида на Самоа через промежуточные мишени будет больше вероятности того, что этот вид попадет на мелкие острова с Самоа. И в этом случае значение b для Футуна в 2 раза выше, чем для

Значения коэффициента b уравнения Вильсона—Ханта, при которых удовлетворяются основные неравенства пассивного расселения при миграции с Фиджи (r) на Самоа (m) через различные промежуточные мишени (s)

s	$N(rs) > N(rm)$	$N(rs) \cdot N(sm) > N(rm) \cdot N(ms)$
Футуна	< 649	< 327
Уоллис	< 236	< 112
Ниуафооу	< 241	< 166
Тонга	любое	> 3521

Ниуафооу и в 3 раза выше, чем для Уоллис (см. табл. 20). Таким образом, теоретические расчеты приводят к выводу, что вселение через промежуточные мишени будет вероятным лишь для видов с низкими расселительными способностями. Среди трех островов Футуна представляется наиболее вероятной промежуточной мишенью.

Все эти рассуждения были бы верны, если бы не существовал архипелаг Тонга. Архипелаг, согласно модели, должен действовать как своеобразная сеть, улавливающая мигрантов. Вероятность попадания вида на один (любой) из островов архипелага много выше, чем на изолированный остров, находящийся на таком же расстоянии от источника, поскольку суммарный угловой размер архипелага намного больше. Как только вид закрепляется на одном из островов архипелага и размножается на нем, у него появляются прекрасные возможности для дальнейшего расселения. Расстояния между островами невелики, а суммарная угловая проекция островов велика. Так, на о-ве Манго в группе Хаапай окружающие острова занимают $1/3$ горизонта (см. табл. 19), а на острове Нуапалу в центре группы Вавау практически весь горизонт закрыт близкими и дальними островами. Начинается перекрестное расселение и в результате архипелаг исторически мгновенно заселяется и сам становится источником миграции. Именно этой спецификой архипелагов и объясняется тот факт, что изолированные острова, например Ниуафооу [Чернов, 1982], имеют обедненную фауну в сравнении с островами такого же размера, расположенными на таком же расстоянии от основного источника расселения, но входящими в архипелаги.

Важным обстоятельством, влияющим на характер путей миграции, являются особенности взаимного расположения архипелагов в регионе. Архипелаг Тонга расположен меридионально, т.е. вытянут перпендикулярно к направлению миграции от Фиджи. Архипелаг Самоа вытянут почти параллельно экватору и развернут вдоль направления миграции от Фиджи, но в то же время перпендикулярно к направлению миграции от Тонга. За счет этого, а также за счет большего удаления Самоа от Фиджи, угловая проекция Самоа с Фиджи — $9^{\circ}29'$, а с Тонга — $21^{\circ}34'$. Угловая проекция Тонга с Фиджи — $16^{\circ}38'$, а с Самоа — $9^{\circ}54'$. Поскольку при этом расстояние от Фиджи до Самоа больше, чем расстояние от Фиджи до Тонга, вероятность вселения с Фиджи на Тонга выше, чем на Самоа, при любых значениях b . Точно так же, при любых значениях b вероятность заселения Самоа с Тонга выше, чем с Фиджи.

Путь Фиджи → Самоа → Тонга становится более вероятным, чем путь Фиджи → Тонга → Самоа лишь при очень высоких (более 3500) значениях b . Действительно, если вид при расселении практически не гибнет, путь с Фиджи на Тонга через Самоа может стать более вероятным, поскольку из-за большей площади Самоа могут стать более мощным источником расселения, чем Тонга.

Таким образом, расчеты показывают, что вероятность попадания видов с Фиджи на Самоа через Тонга существенно выше, чем через маленькие океанические острова Футуна, Уоллис и Ниуафооу при любых значениях b . Так, при $b = 649$ (значение, при котором равновероятно достижение Футуна и Самоа с Фиджи) вероятность пути через Тонга в 78 раз выше, чем через Футуна, в 267 раз — чем через Уоллис и в 175 раз — чем через Ниуафооу, а при $b = 112$ (равная вероятность путей Фиджи → → Уоллис → Самоа и Фиджи → Самоа → Уоллис) — соответственно в 104, 324 и 104 раза.

Все сказанное справедливо лишь для видов островного пула, способных обитать и размножаться на малых островах. Для видов коренных лесов внутри крупных островов эта схема не пригодна. В настоящее время на Тонга внутриостровные виды могут в принципе закрепиться лишь на 3—4 крупных островах. Если же учитывать только крупные острова архипелагов, значения параметров будут совсем иными, чем в табл. 19. Поскольку расстояния Вануа-Леву (Фиджи)—Савайи (Самоа) и Вити-Леву (Фиджи)—Тонгатапу (Тонга) приблизительно равны, а угловые размеры Самоа больше, чем Тонга, путь Фиджи → Тонга менее вероятен, чем Фиджи → Самоа при любых значениях b . Следует, однако, учитывать, что во время последнего оледенения уровень Океана был ниже и на месте островной группы Хаапай (Тонга) находился один большой остров, сравнимый по размерам с Савайи и Уполу. Меньший, но также достаточно крупный остров был и на месте нынешней островной группы Вавау. Поэтому не исключено, что в прошлом путь миграции через Тонга был более вероятным и при миграции на Самоа внутриостровных видов.

II. 3.3. ОЦЕНКА СООТВЕТСТВИЯ ГИПОТЕЗЫ ФАКТИЧЕСКИМ ДАННЫМ ПО ФАУНЕ МУРАВЬЕВ

Если наша гипотеза справедлива, следы предполагаемых путей миграции должны были определенным образом отразиться на характере фаун изучаемых архипелагов. Если основной поток миграции видов островного пула шел через Тонга, фауна Тонга должна быть ближе к фауне Фиджи, чем фауна Самоа, а фауна Самоа — более сходной с фауной Тонга, чем с фауной Фиджи. Действительно, сравнение древней (без недавно интродуцированных афротропических и неотропических видов) фауны муравьев в целом и древнего островного пула (без эндемиков архипелагов) показывает именно такую закономерность. Как видно из табл. 21, древняя фауна островов, расположенных приблизительно посередине между Фиджи и Самоа, более сходна с фауной Фиджи, что естественно, так как Фиджи является более мощным источником миграции видов островного пула, чем Самоа.

Сходство древних (без интродуцентов афротропического и неотропического происхождения) фаун муравьев разных архипелагов и островов

Пары островов и архипелагов	Индекс Жаккара	
	по всей древней фауне	по древнему островному пути
Фиджи—Тонга	0,237	0,692
Фиджи—Самоа	0,207	0,523
Самоа—Тонга	0,464	0,650
Фиджи—Футуна	0,484	0,484
Самоа—Футуна	0,410	0,410
Фиджи—Уоллис	0,529	0,529
Самоа—Уоллис	0,452	0,452
Фиджи—Ниуафооу	0,241	0,241
Самоа—Ниуафооу	0,184	0,184

Интересно проанализировать состав видов, не являющихся эндемиками или недавними интродуцентами, которые обитают на трех архипелагах. Достаточный материал для этого у нас имеется только по муравьям. Как видно из данных табл. 11, на Фиджи, Тонга и Самоа одновременно обитают 22 вида, причем все они входят в островные пулы этих архипелагов. На Фиджи обитает лишь два неэндемичных вида муравьев, не встречающихся на Тонга и Самоа: широко распространенный в Ориентальной области *Iridomyrmex aniceps*, найденный также на о-вах Уоллис, и новогвинейский внутриостровной вид *Camponotus rufifrons*. Также два вида обитают только на Фиджи и Тонга и отсутствуют на Самоа: *Iridomyrmex sororis* и *Adelomyrmex hirsutus*. Оба они имеют фиджийское происхождение и входят в островной пул Тонга. Два вида имеются на Фиджи и Самоа и отсутствуют на Тонга: *Paratrechina minutula*, широко распространенная в Ориентальной области, но, по крайней мере на Уполу, приуроченная к коренным лесам, и *Strumigenys mailei* — вид фиджийского происхождения, также приуроченный к коренным лесам. Все эти данные, как минимум, не противоречат идее о том, что распространение видов островного пула Фиджи на Самоа шло через Тонга. Единственный вид, явно попавший на Самоа, минуя Тонга, — *S. mailei* — относится к группе обитателей внутриостровных коренных лесов.

Наибольший зоогеографический интерес представляет группа из 11 неэндемичных видов, обитающих на Самоа (4) или Самоа и Тонга (7 видов) и отсутствующих на Фиджи. Эти виды имеют ориентальное (8) или новогвинейское происхождение. Новогвинейская *Ponera tenuis* и ориентальные *Monomorium minutum* и *Tetramorium striatidens* входят в островные пулы Самоа и Тонга, а остальные виды, в том числе *Ponera incerta*, *Smithistruma dubia* и *Pheidole sexspinosa*, встречающиеся как на Тонга, так и на Самоа, входят в группу обитателей коренных лесов крупных островов. Этот факт говорит о наличии довольно сильного миграционного потока, идущего с Новой Гвинеей и Соломоновых островов на Самоа и минующего Фиджи. Значительную долю среди этих мигрантов составляют внутриостровные

виды. Часть этих видов затем мигрировала с Самоа на Тонга. Возможно, *Paratrechina minutula* также мигрировала с Самоа на Фиджи, но не исключено их независимое вселение из одного источника.

Наконец, интересно рассмотреть генетические связи эндемиков Тонга и Самоа, т.е. наиболее древних вселенцев на эти острова, поскольку процесс видообразования занимает не одно тысячелетие. Все эндемики Тонга близки к видам, обитающим на Фиджи, и их происхождение из фиджийского источника не вызывает сомнения. Очевидно и то, что эти виды возникли в результате географической изоляции от основных популяций. Родственные связи эндемиков Самоа значительно сложнее.

Прежде всего нужно отметить уникальную *Rogeria exsulans*, о которой мы уже писали в разделе П.2.1., родственную американским видам, причем ближе всего — *R. germani* Em. из Бразилии и *R. scabra* Weber с Кубы [Wilson, Taylor, 1967a]. Генетические связи трех других видов указывают, что и в древности существовал миграционный поток с Новой Гвинеей и Соломоновых островов: *Vollenhovia pacifica* родственна широко распространенной индоавстралийской *V. oblonga* (F.Sm.), отсутствующей на Фиджи; *Ectomomyrmex insulanus* близок к *E. simillimus* (Donist.) с Новой Гвинеей и *E. aequalis* Mann с Соломоновых островов; *Camponotus navigator* относится к группе *irritans*, широко распространенной в Ориентальной области, и наиболее сходен с *C. rapua* Em. с Новой Гвинеей. Два эндемичных для Самоа вида рода *Ponera* — *P. loi* и *P. woodwardi* — относятся к группе, включающей *P. taipigensis* For. (Зондские острова), *P. syscena* Wilson (Новая Гвинея) и *P. colaensis* Mann (Фиджи), так что сказать, из какого из двух источников шло вселение предка (или предков) этих видов, невозможно.

Остальные пять эндемиков Самоа явно связаны с фиджийской фауной, но в то же время имеют ближайших родственников среди эндемиков Тонга: *Pheidole aana* и *Ph. atua* близки между собой и с *Ph. knowlesi* (Фиджи) и *Ph. euana* (Тонга); *Camponotus flavolimbatus* близок к *C. maudella* (Фиджи) и *C. nigrifrons* (Тонга); *Vollenhovia samoensis* близка к *V. kallisto* с Тонга и *V. denticulata*, распространенной на Фиджи, Новых Гебридах, и Новой Каледонии; *Adelomyrmex samoanus* ближе всего стоит к *A. hirsutus*, обитающему на Фиджи и Тонга.

Все эти данные — явное свидетельство в пользу того, что в древности существовал миграционный поток внутриостровных видов с Фиджи на Самоа через Тонга. Как уже говорилось выше, этот поток мог осуществляться через крупные острова на месте нынешних групп Хаапай и Вавау. Впоследствии, с поднятием уровня Океана этот поток прекратился и исходная популяция оказалась разорванной, что и привело в конце концов к образованию самостоятельных видов. Не исключено, что пары *Ponera loi*—*P. woodwardi* и *Pheidole aana*—*Ph. atua* образовались в ходе симпатрического видообразования на крупных островах Самоа.

Из сказанного ясно, что фауна Тонга и Самоа формировалась главным образом из двух миграционных потоков. Основной поток миграции видов

островного пула в изученном регионе идет сейчас и, видимо, шел в древности с Фиджи через Тонга и Самоа. В древности по этому пути шло и расселение видов, приуроченных к коренным лесам внутри островов, однако после того, как уровень океана поднялся и архипелаг Тонга принял современный облик, этот поток внутриостровных видов прекратился и популяции части видов оказались разорванными, что привело к образованию эндемичных видов.

Второй, более слабый миграционный поток направлен с Новой Гвинеи и Соломоновых островов на Самоа, а затем на Фиджи. Из этих элементов в основном сформировался комплекс видов коренных элементов внутри крупных островов Самоа и частично Тонга. Часть видов, мигрировавших этим путем, вошла в островные пулы Самоа и Тонга. Этот поток захватывал также и изолированные острова Океании, расположенные между Фиджи, Самоа и Соломоновыми островами: Ротума, Футуна и Уоллис. Два эндемичных вида о-ва Ротума (*Camponotus rotumanus* Willson et Taylor и *Polyrhachis rotumana* Wilson et Taylor), а также некоторые виды Футуна и Уоллис, отсутствующие на Фиджи, происходят из Новой Гвинеи или Соломоновых островов [Wilson, Hunt, 1967; Wilson, Taylor, 1967a]. Прямой путь миграции Новая Гвинея—Самоа существовал и в древности. Это подтверждается наличием нескольких эндемичных видов Самоа, имеющих родственные связи с фауной Новой Гвинеи, но не Фиджи.

Наличие таких видов, как *Strumigenys mailei*, явно переселившегося с Фиджи на Самоа минуя Тонга, или *Rogeria exsulans*, предки которой, видимо, мигрировали из Южной Америки, не противоречит нашим выводам. Выше говорилось лишь о наиболее вероятных путях, что отнюдь не исключает отдельные миграции по другим путям или из иных источников.

Хотя к приходу европейцев острова изученного региона были полностью заселены полинезийским и меланезийским (Фиджи) населением и между Фиджи, Самоа и Тонга совершались регулярные обмены, вряд ли возможно, что полинезийские плавания и связанные с ними переносы фауны могли существенно исказить исторически сложившуюся картину распределения фауны на островах. Дело в том, что заселение этого региона полинезийцами, судя по данным археологии, происходило в идеальном соответствии с расчетами теории пассивного расселения. Предками полинезийцев были носители так называемой культуры лапита, возникшей, очевидно, в северо-восточной части Индонезии или на Филиппинах. Это были многочисленные и очень подвижные группы мореплавателей и колонистов. Распространение культуры лапита хорошо прослеживается на археологическом материале с радиоуглеродными датировками. В регионе путь их миграции был следующим: Новая Гвинея (15 в. до н.э.), Фиджи (13 в. до н.э.), Тонга (12 в. до н.э.), Самоа (10 в. до н.э.) [Белвуд, 1986].

С началом регулярных рейсов европейских кораблей начался случайный завоз видов из Африки и Америки. Так, в настоящее время в регионе встречаются 4 неотропических и 12 афротропических видов муравьев, что

составляет 12% общей фауны или 25% неэндемичных видов. Можно было бы ожидать, что эти виды начнут вытеснять местную фауну и приводить к вымиранию аборигенных видов. Этого, однако, как показано в главе III, не происходит.

ВЫВОДЫ

1. Основной зоогеографического анализа послужили фаунистические списки птиц, муравьев, дождевых червей, почвенных ракообразных и моллюсков, многоножек и тестацей (Protozoa) изученных островов Тонга и Самоа, а также литературные данные по другим архипелагам.

2. Космополитические и пантропические виды составляют 99,7% фауны тестацей, 61,6% червей, 59,2% муравьев, 15,9% мокриц Тонга. Доля эндемиков различна в разных группах животных. В пределах одного таксона доля эндемиков уменьшается с уменьшением размера архипелага. На Фиджи эндемичны 57,4% видов муравьев, на Самоа — 17,5%, на Тонга — 10,2%, на о-вах Кука, Футуна, Уоллис и Ниуафооу эндемики отсутствуют.

3. Прослеживаются явственные связи фаун Фиджи, Тонга и Самоа между собой и с фауной Новой Гвинеи. Виды австралийского и неотропического происхождения составляют в фауне Фиджи, Тонга и Самоа ничтожную долю.

4. В пределах Тонга степень сходства фаун островов и расстояние между островами достоверно коррелируют у организмов со слабыми расселительными способностями (птицы) и не коррелируют у хорошо расселяющихся (муравьи). Степень сходства фаун и соотношение размеров островов достоверно коррелируют у муравьев и не коррелируют у птиц. У свободно переносимых потоками воздуха тестацей комплексы видов в идентичных биотопах на Тонга и Самоа практически не отличаются от комплексов в таких же биотопах на континенте.

5. Число видов тесно скоррелировано с размерами архипелага. На островах одного размера, входящих в разные архипелаги, обитает разное число видов.

6. Сформулирован и обоснован фактическими данными принцип ступенчатого усложнения островных фаунистических комплексов, согласно которому можно выделить 3 размерных класса островов, в каждом из которых зависимость числа видов от площади острова определяется разными причинами и описывается разными уравнениями. На малых островах число видов связано только с площадью острова. На средних (0,3 км² для муравьев и 1—100 км² для птиц) число видов слабо связано с размерами острова, но на островах разного размера наблюдается перестроение структуры населения. На крупных островах увеличение числа видов связано с увеличением разнообразия биотопов.

7. Предложена теория пассивного расселения островных организмов, основанная на предположении о том, что вероятность заселения острова из источника расселения прямо пропорциональна интенсивности потока

мигрантов и угловому размеру острова и обратно пропорциональна расстоянию от источника миграции и расселительным способностям вида. Составлены уравнения, позволяющие количественно оценить вероятность различных путей миграции видов с разными расселительными способностями в реальных островных системах.

8. Анализ родственных связей между фаунами муравьев подтверждает теоретические расчеты, согласно которым заселение Самоа с Фиджи должно было осуществляться преимущественно через Тонга, а не через изолированные океанические острова Футуна, Уоллис и Ниуафооу. Также показано, что значительная доля видов коренных лесов Самоа мигрировала с Новой Гвинеей и Соломоновых островов, минуя Фиджи.

CHAPTER II

Zoogeography of southwestern Oceania (By G.M. Dlussky)

1. Faunal lists of birds, ants, earthworms, soil crustaceans and snails, as well as myriapods and testacean protozoans of the study islands of the Kingdom of Tonga and the Republic of Western Samoa coupled with literature data on other, neighbouring, archipelagos served as the basis for a zoogeographic analysis.
2. The proportions of cosmopolitan and pantropical species amount to 99.7% of the testacean, 61.6% of the earthworm, 59.2% of the formicid, and 15.8% of the woodlouse faunas of Tonga. The number of endemic forms varies between animal groups. Within each taxon, the proportion of endemics drops along with a reduction in the archipelago size. In Fiji, 57.4% of ant species are endemic, only 17.5% are endemic to Samoa, 10.2% to Tonga, and zero to Cook, Wallis and Futuna islands as well as to Niuafu'ou Island.
3. Distinct relations are traceable between the faunas of Fiji, Tonga and Samoa as well as with that of New Guinea. Species Australian or Neotropical in origin constitute but a negligible proportion in the faunas of Fiji, Tonga and Samoa.
4. Within Tonga, the degree of faunal similarity correlates reliably with between-island distances in poorly-vagile organisms (birds), but fails to correlate in well-dispersible creatures (ants). The degree of faunal similarity and the island size correlate reliably in ants, but not in birds. In testaceans known to be easily spread by air currents, species complexes in the same habitats in Tonga and Samoa remain practically the same as in similar mainland biotopes.
5. The number of species correlates closely with the archipelago size. In islands (sub)equal in size, but situated in different archipelagos, the number of species varies.
6. Supported by factual evidence, the principle has been formulated of a step-like complication of insular faunistic complexes, with three size classes of the islands delimitable, within each the ratio of species number to island size being determined by different reasons and described by different equations. In small islands, the number of species correlates solely with island area. In medium-sized islands (0.3—10 sq. km for ants and 1—100 sq. km for birds), the number of species is poorly related to island size, the population structure being rearranged in islands of various sizes. In larger islands, an increased species number is due to a greater habitat diversity.
7. A theory of passive dispersal of insular organisms is proposed, based on the assumption that the probability of colonization of an island from a source area varies directly with both the rate of migrant flow and the island's angular size, being reversely related to the distance between the source area and the island as well as to the species' spreading capacities. Equations have been developed, allowing a quantitative evaluation to be made of the probability of various pathways of migration in species of different dispersal potentials in real insular systems.
8. An analysis of the relations between the ant faunas confirms the theoretical calculations according to which the colonization of Samoa from Fiji could have largely occurred via Tonga, but neither via the isolated oceanic islands of the Futuna and Wallis archipelagos nor via Niuafu'ou Island. A considerable proportion of ant species of the indigenous forests of Samoa seem to have migrated from New Guinea and/or Solomon Islands, bypassing Fiji.

ЛИТЕРАТУРА

- Арнольди К.В. Жизненные формы у муравьев // ДАН СССР. 1937. Т. 16. С. 343—345.
Атлас Океанов. Тихий океан. М.; Л., 1974.
- Баденков Ю.П., Пузаченко Ю.Г. Исследования экосистем островов юго-западной части Тихого океана // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1978. N 4. С. 15—23.
- Беллвуд П. Покорение человеком Тихого океана. М.: Наука, 1986.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяция и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
- Богач Я. Зоогеографическая характеристика жуков-стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae), найденных советскими экспедициями в почвах Южного Вьетнама и на островах Тонга и Западного Самоа // Тез. докл. VIII Всес. зоогеогр. конф. М., 1984. С. 171—173.
- Викторов А.С. Рисунок ландшафта. М.: Мысль, 1986. 179 с.
- Виноградов Б.В. Иерархия топологических единиц растительного покрова // Биогеография и география почв. Секция 4. М.: МГУ, 1976.
- Воронов А.Г. Биогеографические наблюдения на островах Тихого океана // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1972. N 2. С. 11—21.
- Воронов А.Г., Созинов Л.В. Об экологической пластичности некоторых островных растений (по наблюдениям на острове Рауль, архипелаг Кермадек) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. N 4. С. 85—96.
- Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 278 с.
- Гиляров М.С. Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 12—29.
- Гиляров М.С., Криволицкий Д.А. Жизнь в почве. М.: Мол. гвардия. 1985. 192 с.
- Гиляров М.С., Чернов Ю.И. Почвенные беспозвоночные в составе сообществ умеренного пояса // Ресурсы биосферы. 1975. Т. 1. Л.: Наука. С. 218—240.
- Длауский Г.М. Муравьи пустынь. М.: Наука, 1981. 230 с.
- Длауский Г.М. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Фиджи, Тонга, Самоа и проблема формирования островных фаун. 1. Постановка проблемы; 2. Триба Dacetini; 3. Роды Pheidole, Vollenhovia и Paratrechina // Зоол. журн. 1993. Т. 72: № 5. С. 66—76; 62—65; № 8.
- Дроздов Н.Н., Пузаченко Ю.Г. Структура населения птиц островов Тонга и Западного Самоа // Зоол. журн. 1982. Т. 61. N 3. С. 336—346.
- Дьяконов К.Н. Методологическое обновление и пути развития комплексной физической географии // Современные проблемы физической географии. М., 1989. С. 30—38.
- Замотаев И.В. Стабильность и география внутривулканического выветривания на вулканических островах юго-западной части Тихого океана: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 1988. 24 с.
- Замотаев И.В., Таргульян В.О., Бирина А.Г. Почвообразование на вулканических пеплах островов Тонга // Оптимизация использования почвенных ресурсов субтропических районов. М.: ВАСХНИЛ. 1988. (Почвенный ин-т. Науч. тр.).
- Захаров А.А. Оценка численности населения комплекса муравейников // Зоол. журн. 1978. Т. 57. N 11. С. 1656—1662.
- Захаров А.А. Почвенно-подстилочные муравьи островов Тонга и Западного Самоа // Проблемы почвенной зоологии. Ашхабад: Ёлым, 1984.
- Захаров А.А. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука, 1991. 280 с.
- Захаров А.А., Орланов Т.А., Сырцов А.А., Демченко А.В. Структура федерации и муравьев *Formica aquilonia* (Hym., Form.) // Зоол. журн. 1983. Т. 63. N 12. С. 1807—1817.

- Ивашутина Л.И., Николаев В.А.* К анализу ландшафтной структуры физико-географических регионов // *Вестн. МГУ. Сер. География.* 1969. N 4.
- Игнатьев Г.М.* Типы природной среды островов юго-западной части Тихого океана и развитие островных биот // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1973. Т. 78. N 4. С. 42—53.
- Игнатьев Г.М.* Тропические острова Тихого океана. М.: Мысль, 1979. 270 с.
- Исаченко А.Г.* Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. М.: МГУ, 1991. 336 с.
- Каплин П.А., Леонтьев О.К., Лукьянова С.А., Никифоров Л.Г.* Берега. М.: Мысль, 1991. 479 с.
- Климатический справочник. Зарубежная Азия. Л., 1974.
- Количественные методы в почвенной зоологии. М.: Наука, 1987. 288 с.
- Корганова Г.А.* Раковинные амёбы лесных почв Московской области // *Почвенные беспозвоночные Московской области.* М.: Наука, 1982. С. 25—40.
- Корганова Г.А.* Фауна и распространение раковинных амёб (Protozoa, Testacida) на малых островах Океании // *Зоол. журн.* 1985а. Т. 64. N 3. С. 336—346.
- Корганова Г.А.* Синэкологическая характеристика раковинных амёб (Testacida) малых островов Океании // *Там же.* 1985б. Т. 65. N 5. С. 661—672.
- Корганова Г.А.* Фауна раковинных амёб (Testacida) на островах Океании и закономерности заселения изолированных участков суши // *Журн. общ. биологии.* 1985в. Т. 66. N 3. С. 367—374.
- Корганова Г.А.* Протозоологические исследования на Сейшельских островах: фауна и население раковинных амёб // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* 1990. N 6. С. 904—917.
- Левич А.П.* Экстремальный принцип в теории систем и видовая структура сообществ // *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.* Л.: Гидрометеоиздат, 1978. Т. 1. С. 164—183.
- Мальшев Л.И.* Изолированные охраняемые территории как ложноостровные биоты // *Журн. общ. биологии.* 1980. Т. 41. N 3. С. 338—349.
- Николаев В.А.* Проблемы регионального ландшафтоведения. М.: Наука, 1979. 160 с.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Пузаченко Ю.Г.* Пространственно-временная иерархия геосистем с позиций теории колебаний // *Вопросы географии.* М.: Мысль, 1986. С. 96—111.
- Пузаченко Ю.Г., Дьяконов К.Н.* Острова в океане. Эколого-географические исследования на островах Тонга и Западного Самоа // *Наука в СССР.* 1982. N 4. С. 76—85.
- Райс Р.Дж.* Основы геоморфологии. М.: Прогресс, 1980. 544 с.
- Риклефс Р.* Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 427 с.
- Рудakov Ю.А.* Применение индексов разнообразия в гидробиологических исследованиях // *Тр. Ин-та океанологии АН СССР.* 1964. Т. 65. С. 3—14.
- Симберлофф Д.С.* Теория островной биогеографии и организация охраняемых территорий // *Экология.* 1982. N 4. С. 3—13.
- Сколон И.С.* Морфо-физиологические особенности почвенных микроорганизмов зональных сообществ МНР // *География и динамика растительного и животного мира МНР.* М.: Наука, 1978. С. 76—79.
- Сочава В.В.* Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 319 с.
- Степанян Л.С.* Птицы Юго-Западной Океании. М.: Наука, 1986. 120 с.
- Стирнс Г.Т.* Западное Самоа // *Энциклопедия региональной геологии мира.* Л.: Недра, 1980. С. 201—202.
- Стирнс Г.Т., Фейрбридж Р.У.* Тонга (Дружбы) острова // *Там же.* С. 162—164.
- Трайбус М.* Термостатика и термодинамика. М.: Энергия, 1970. С. 497.
- Чернов Ю.И.* Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа // *Методы почвенно-зоологических исследований /* Под ред. М.С. Гилярова. М.: Наука, 1975. С. 160—216.
- Чернов Ю.И.* О путях и источниках формирования фауны малых островов Океании // *Журн. общ. биологии.* 1982. Т. 43. N 1. С. 35—37.
- Чернов Ю.И.* Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // *Успехи соврем. биологии.* 1991. Т. 3. N 4. С. 499—507.
- Abbott I.* Factors determining the number of land bird species on islands around south-western Australia // *Oecologia.* 1978. Vol. 33. P. 221—223.
- Antevs H.* Biogeographical principles // *Proc. 8th Annual Biol. Colloq. Corvallis,* 1947.

- Armstrong J.S. Hand-list to the birds of Samoa. London, 1932.
- Arrow C.J. Clavicornia and Lamellicornia // Insects of Samoa. Coleoptera, fasc. 4. Oxford: Univ. Press, 1927. N 1. P. 1—66.
- Attems C. Myriopoda (Myriopoda) // Insects of Samoa. Pt. 8. Brit. Mus. 1929. Vol. 2. P. 29—34.
- Badenkov Y.P., Puzachenko Y.G. Investigation of insular ecosystems in the South Pacific (Expedition on R.V. "Callisto"). Project N 7, on the "Man and the Biosphere" Programme // XIV Pacific Science Congr. (Khabarovsk, Aug.). 1979. Col. C. M., 1979. P. 14—16.
- Bartos E. Korenonozce radu Tastacea. Bratislava: Vydav. Slov. Acad. Vied, 1954. 187 p.
- Bonnet L. Les Thécamoebiens indicateur pedobiologiques et la notion de climax // Bull. Soc. Hist. Natur. Toulouse. 1961. T. 96. N 1—2. P. 80—86.
- Bonnet L. A propos Geopyxella cylvicola et de Pseudawerintzewia calcicola (Rhizopodes Thécamoebiens) // Rev. Ecol. Biol. Sol. 1973. Vol. 10, N 4. P. 509—522.
- Bonnet L. Le peuplement thécamoebien edaphique de la Côte-d'Ivoire. Sol de la région de Lamto // Protistologica. 1976. Vol. 12. N 4. P. 539—554.
- Bonnet L. Le peuplement thécamoebien des sols du Népal et son intérêt biogéographique // Bull. Soc. Hist. Natur. Toulouse. 1977a. T. 113. N 3—4. P. 332—348.
- Bonnet L. Faunistique et biogéographie des thécamoebiens. II. Thécamoebiens des sols de la Guadeloupe et de la Martinique // Ibid. 1977b. T. 113. N 1—2. P. 45—49.
- Bonnet L. Faunistique et biogéographie des thécamoebiens. V. Thécamoebiens de quelques sols du Brésil et du Paraguay // Ibid. 1979. T. 115. N 1—2. P. 119—122.
- Bonnet L. Intéret biogéographique et paléogéographique des Thécamoebiens des sols // Ann. Stat. biol. Bess-en-Chandesse. 1983. N 17. P. 298—334.
- Bonnet L. Ecologie du genre Plagiopyxis (Thécamoebiens des sols) // Bull. Soc. Hist. Natur. Toulouse. 1988. Vol. 124. N 1. P. 13—21.
- Bonnet L., Thomas R. Thécamoebiens du sol // Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées Orientales. 1960. fasc. 5. P. 1—101.
- Boomsma J.J., Mabelis A.A., Verbeek M.G.M., Los E.C. Insular biogeography and distribution ecology of ants on the Frisian islands // J. Biogeogr. 1987. Vol. 14. N 1. P. 21—37.
- Buxton P.A. Insects of Samoa. 9, fasc. 2. Summary. Oxford: Univ. Press, 1935. P. 33—104.
- Cairns J., Dahlberg M.L., Dickson K.L. et al. The relationship of fresh-water protozoan communities to the MacArthur-Wilson equilibrium model // Amer. Natur. 1969. Vol. 103. P. 439—454.
- Cairns J., Ruthven. Artificial microhabitat size and the number of colonizing species // Trans. Amer. microscop. Soc., 1970. Vol. 89. P. 100—109.
- Cherix D. Relations et agressivité chez Formica lugubris Zett. dans la Jura // VIII Symp. social. insectes. Pulawy. 1978. P. 7—12.
- Chopard L. Orthoptera // Insects of Samoa. 1. Brit. Mus. 1929. Pt. 1 (2). P. 9—58.
- Dalens H. Isopodes terrestres (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) des archipels des Tonga et des Samoa occidentales // Bull. Soc. Hist. Natur. Toulouse. 1988. Vol. 124. P. 197—211.
- Darlington P.J.Jr. The origin of the fauna of Great Antilles, with discussion of dispersal of animals over water and through the air // Quart. Rev. Biol. 1938. Vol. 13. P. 274—300.
- Deflandre G. Etude monographique du genre Nebela // Ann. Protistol. 1936. Vol. 5. P. 201—286.
- Dhondt A. Bird notes from the Kingdom of Tonga // Notornis. 1976a. Vol. 23. N 1. P. 4—7.
- Dhondt A. Bird observation in Western Samoa // Ibid. 1976b. Vol. 23. N 1. P. 29—43.
- Duffels J.P. A revision of the genus Diceropyga Stal, 1970 (Homoptera, Cicadidae) // Monogr. Nederl. Entomol. Veren. 1977. Vol. 8. 227 p.
- Easton E.G. Earthworms (Oligochaeta) from islands of the south-western Pacific, and a note on two species from Papua and New Guinea // New Zealand J. Zool. 1984. Vol. 11. P. 111—128.
- Engelhardt W., Fitikau E.J. (Eds.) Tropische Regenwälder — eine globale Herausforderung // Spixiana, suppl. 10. 1984. 161 S.
- Gauthier-Lièvre L., Thomas R. Les genres Diffflugia, Pentagonia, Maghrebica et Hoodenraadia en Afrique // Arch. f. Protistenk. 1958. Vol. 103. N 1—2. P. 241—370.
- Gilbert F.S. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? // J. Biogeogr. 1980. Vol. 7. N 7. P. 209—239.
- Golovatch S.J. On life-forms in millipedes (Diplopoda) // Почвенная фауна и почвенное плодородие. М.: Наука. 1987. С. 210—213 (Тр. 9-го Междун. колл. почв. зоол. Москва, авг. 1985 г.).
- Greenlade P.J.M., Greenlade P. Some effects of vegetation cover and disturbance on a tropical ant fauna // Insectes Sociaux. 1977. Vol. 24. N 2. P. 163—182.
- Gulick A. Biological peculiarities of oceanic islands // Quart. Rev. Biol. 1932. V. 7. N 4. P. 405—427.

- Haila Y.* Ecology of island colonization by northern land birds: a quantitative approach. Helsinki: Univ. Press, 1983.
- Haila Y., Järvinen O.* The role of theoretical concepts in understanding the ecological theatre: a case study on island biogeography // Conceptual issues in ecology / Ed. E. Searinen. Helsinki, 1982. P. 261—278.
- Harnish O.* Die testaceen Rhizopoden der deutschen limnologischen Sunda-Expedition // Arch. f. Hydrobiol. 1932. Bd. 11. S. 578—595.
- Henerby M.S., Cairns J.* The effect of island size, distance and epicenter maturity on colonization in freshwater protozoan communities // Amer. Midland Natur. 1980. Vol. 104. N 1. P. 80—99.
- Hoffmeister J.E.* Geology of Eua, Tonga // Bernice F. Bishop Mus. Bull. Honolulu. 96. 1932. P. 1—93.
- Hoogenraad H.R., De Groot A.A.* Die geographische Verbreitung der Süßwasser-Rhizopoden // Hydrobiol. Bull. 1979. Vol. 13. N 2—3. S. 152—171.
- Howard R., Alick M.* A complete checklist of the birds of the World. London, 1984. P. 732.
- Hughes P.J., Hope G.* Prehistoric man-induced degradation of the Lakeda landscape: evidence from two island swamps // Lakeda: environmental change, population dynamics and resource use. Canberra. MAB. 1979. P. 93—110.
- Jackson H.G.* Isopoda terrestria // Insects of Samoa. Oxford: Univ. Press, 1927, fasc. 1. P. 1—11.
- Jung W.* Illustrierte Thecamöben-Bestimmungstabellen. I. Die Systematik der Nebelinen // Arch. f. Protistenk. 1942. Bd. 95. N 3. S. 357—390.
- Kear D., Wood B.L.* The geology and hydrology of Western Samoa // Bull. NZ. Geol. Surv. 63. 1959.
- Korganova G.A., Geltzer Ju.G.* Stained smears for the study of soil Testacida (Protozoa, Rhizopoda) // Pedobiologia. 1977. Bd. 17. N 3. S. 222—225.
- Lee K.E.* Earthworms (Annelida: Oligochaeta) of Vanua Tu (New Hebrides Islands) // Austral. J. Zool., 1981. Vol. 29. P. 535—572.
- Lehtinen P.T.* Arachnological zoogeography of the Indo-Pacific region // Mitt. 8. Int. Arachnol. Kongr. Wien, 1980. P. 439—504.
- Leston D.* A Neotropical ant mosaic // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1978. Vol. 71. P. 649—653.
- Lieberburg I., Kranz P.M., Seip A.* Bermudian ants revisited: The status and interaction of Pheidole megacephala and Iridomyrmex humilis // Ecology. 1975. Vol. 56. N 2. P. 473—478.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* An equilibrium theory in insular biogeography // Evolution. 1963. Vol. 17. N 4. P. 373—387.
- MacArthur R.H.* Geographical Ecology. N 7. 1972.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, 1967. P. 1—203.
- Maguire B.* The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonisation of isolated bodies of water // Ecol. Monogr. 1963. Vol. 33. N 2. P. 161—185.
- Main B.Y.* Some zoogeographic considerations of families of spiders occurring in New Guinea // Biogeography, Ecology of New Guinea. Junk Publ., The Hague. 1982. Vol. 2. Pts. 4—7. P. 583—602.
- Majer J.D.* The ant mosaic in Ghana cocoa farms: further structural considerations // J. Appl. Ecol. 1976. Vol. 13. N 1. P. 145—155.
- Mann W.M.* The ants of the British Solomon Islands // Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard. 1918. Vol. 63. P. 273—391.
- Mann W.M.* Ants of the Fiji Islands // Ibid. 1921. Vol. 64. P. 399—499.
- Martinez M.A., Zorrilla M., Gonzalez R., Gonzalez H.* Fauna // Ecologia de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario. Cuba. Proecto MAB N 1, 1974—1987. Montevideo—Uruguay, 1988. P. 131—151.
- Mauries J.P.* Les modes de peuplement des îles océaniques par les Diplopodes: le cas des Antilles françaises // Bull. Soc. zool. Fr. 1987. Vol. 112. N 3—4. P. 343—353.
- Mayr E.* Birds of the South-West Pacific. N.Y.: McMillan, 1945, 316 p.
- Mereschkowsky C., von.* Studien über Protozoen des nördlichen Russlands // Arch. Mikrosk. Anat. 1878. Bd. 16. H. 2. S. 153—248.
- Moore J., Moore N.W.* Land nemertines in Dominica, W. Indies // Caribb. J. Sci. 1982. Vol. 18. N 1—4. P. 43—47.
- Mühlenberg M., Leipold D., Mader H.J., Steinhauer B.* Island ecology of Arthropods. II. Niches and relative abundance of Seychelles ants (Formicidae) in different habitats // Oecologia (Berl.). 1977. Vol. 29. S. 135—144.

- Nguyen Duy-Jacquemin M., Condé B.* Lophoroctidés insulaires de l'Océan Pacifique (Diplopodes Penicillates) // *Bull. Mus. Nat. Hist., Paris*. 1982. N 1—2. P. 95—118.
- Nielsen M., Skyberg N., Winther L.* Studies on *Lasius flavus* F. I. Population density, biomass and distribution of nests // *Entomol. medd.* 1976. Vol. 44. N 2. P. 65—75.
- Ogden C.G., Hedley R.H.* An atlas of freshwater testate amoebae. L.: Brit. Museum (Nat. Hist.), Oxford: Univ. Press, 1980. 221 p.
- Oye P., van.* On the thecamoeban fauna of New Zealand with description of four new species and biogeographical discussion // *Hydrobiologia*. 1956. Vol. 8. N 1—2. P. 16—37.
- Palmgren A.* Studies över löfångsrområdena på Alan. III. Statistik undersökning of Floran // *Acta Soc. Flora Fauna Fennica*. 1917. Vol. 42. P. 475—634.
- Penard E.* Rhizopodes d'eau douce // *British Antarctic Expedition, 1907—1909*. 1910. N 1 (6). P. 203—262.
- Pianka E.R.* On r- and K-selection // *Amer. Natur.* 1970. Vol. 104. P. 592—597.
- Pisarski B., Vepsäläinen K., Ranta E.* et al. A comparison of the two methods of sampling island ant communities // *Ann. Ent. Fenn.* 1982. Vol. 42. P. 75—80.
- Playfair G.J.* Rhizopods of Sydney and Lismore // *Proc. Linn. Soc. New South Wales*. Sydney, 1917. Vol. 42. P. 633—675.
- Preston F.W.* The commonness and rarity of species // *Ecology*. 1948. Vol. 29. P. 254—283.
- Preston F.W.* Canonical distribution of commonness and rarity. Part II // *Ibid.* 1962. Vol. 43. P. 410—432.
- Programme on Man and the Biosphere (MAB) // MAB Information System. Compilation 4, July/Juillet 1979. UNESCO. 241 p.
- Richters F.* Beitrag zur Kenntnis der Moosfauna Australiens und der Inseln des Pazifischen Ozeans // *Zool. Jahrb. Syst.* 1908. Vol. 26. S. 196—213.
- Robbins R.G.* The biogeography of tropical rain forest in S.E. Asia // *Recent advances in tropical ecology*. Part II, Varanasi-5, India, 1968.
- Robinson M.N.* The ecology and biogeography of spiders in Papua New Guinea // *Biogeography, Ecology of New Guinea*. Junk Publ., The Hague, 1982. Vol. 2. Pts 4—7. P. 557—581.
- Rummel J., Roughgarden J.* Some differences between invasion-structured and coevolution-structured competitive communities: a preliminary theoretical analysis // *Oikos*. 1984. Vol. 41. N 3. P. 477—486.
- Schoener A.* Colonization curves for planar marine islands // *Ecology*. 1974a. Vol. 55. P. 818—827.
- Schoener A.* Experimental zoogeography: colonization of marine mini islands // *Amer. Natur.* 1974b. Vol. 108. P. 715—738.
- Shönborn W.* Bodenbewohnende Testaceen aus Deutschland. I. Untersuchungen in Naturschutzgebiet Serrahn (Mecklenburg) // *Limnologia* (Berlin). 1965a. Bd. 2. N 1. S. 105—122.
- Shönborn W.* Bodenbewohnende Testaceen aus Deutschland. II. Untersuchungen in der Umgebung des Grossen Stechlinsees (Brandenburg) // *Ibid.* 1964b. Bd. 2. N 4—5. S. 491—549.
- Schubart O.* Two new sphaerotrachopids from Tonga (Diplopoda, Proterospemphora) // *Trans. Roy. Soc. New Zealand Zool.* 1963. Vol. 3. N 10. P. 93—98.
- Simberloff D.* Experimental zoogeography of islands: effect of island size // *Ecology*. 1976. Vol. 57. P. 629—648.
- Simberloff D.S.* What makes a good island colonist? // *Insect Life Hist. Patterns: Habitat, Geogr. Var.* N.Y., 1981. P. 195—205.
- Simberloff D.S., Wilson E.O.* Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands // *Ecology*. 1969. Vol. 50. P. 278—296.
- Simberloff D.S., Wilson E.O.* Experimental zoogeography of islands. A two-year record of colonization // *Ibid.* 1970. Vol. 51. N 5. P. 934—937.
- Smith H.G.* A comparative study of the terrestrial Protozoa inhabiting moss turf peat on Iles Crozet, South Georgia and the South Orkney Islands // *Comm. nat. franç. rech. antarct.* 1982. Vol. 51. P. 137—145.
- Southwood T.R.E.* Bionomic strategies and population parameters // *Theoretical Ecology*. London, 1976. P. 26—48.
- Taylor R.W.* A monographic revision of the ant genus *Ponera* Latr. (Hymenoptera, Formicidae) // *Pacific Insects Monogr.* 1967. Vol. 13. 112 p.
- Taylor R.W.* Australian and Melanesian ants of the genus *Eurhopalothrix* Brown and Kempf. Notes and new species (Hym., Formicidae) // *J. Austral. Entom. Soc.* 1980a. Vol. 13. P. 229—239.
- Taylor R.W.* The rare Fujian ant *Myrmecia* (=Archaeomyrmex) cacaobau (Mann) rediscovered (Hym., Formicidae) // *New Zealand Entomol.* 1980b. Vol. 1. P. 122—123.

- The Hydrology and climate of Western Samoa. 1978.
- Thornton I.W.S. The measurement of isolation on archipelagos and its relation to insular faunal size and endemism // *Evolution*. 1967. Vol. 21. P. 842—849.
- Torres J.A. Diversity and distribution of ant communities in Puerto Rico // *Biotropica*. 1984. Vol. 16. N 4. P. 296—303.
- Vepsäläinen K., Pisarski B. Assembly of island ant communities // *Ann. Zool. Fennici*. 1982. Vol. 19. P. 327—335.
- Williamson M.H. *Island populations*. Oxford: Univ. Press, 1981.
- Wilson E.O. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna // *Amer. Natur.* 1961. Vol. 95. N. 882. P. 169—193.
- Wilson E.O. The species equilibrium // *Diversity and stability in ecological systems*. Brookhaven Symposia in Biology. N 22. Upton. 1969. P. 38—47.
- Wilson E.O., Hunt G.L. Ant fauna of Futuna and Wallis Islands, stepping stones in Polynesia // *Pacific Insects*. 1967. Vol. 9, N 4. P. 563—584.
- Wilson E.O., Taylor R.W. The ants of Polynesia // *Pacific Insects Monogr*. 1967a. Vol. 14. 109 p.
- Wilson E.O., Taylor R.W. An estimate of the potential evolutionary increase in species density in the Polynesian ant fauna // *Evolution*. 1976b. Vol. 21. N 1. P. 1—10.
- Wilson E.O., Willis E.O. *Applied biogeography // Ecology and evolution of communities* / Ed. M.L. Cody, J.M. Daimond. Harvard: Univ. Press, 1975. P. 522—534.
- Wood A. *History and geography at Tonga*. Canberra, 1978. 109 p.
- World Conservation Strategy. IUCN — UNEP, 1980.
- Zakharov A.A. Vertical structure of the ant communities and their role in the Peruvian selva // *Memorabilia zoologica*. 1990. Vol. 44. P. 7—11.
- Yongue W.H., Cairns J. Colonization of polyurethane substrates by freshwater protozoans // *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 1971. Vol. 87. N 1. P. 71—72.
- Yongue W.H., Cairns J. Long-term exposure of artificial substrates to colonization by protozoans // *Ibid.* 1973. Vol. 89. N 1—2. P. 115—119.
- Yongue W.H., Cairns J. The role of flagellates in pioneer protozoan colonization of artificial substrates // *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1978. Vol. 25. P. 787—801.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА I. Природно-территориальные комплексы островов Тонга и Западного Самоа: Факторы пространственной дифференциации, типология, классификация (К.Н. Дьяконов).....	8
ГЛАВА II. Зоогеография Юго-Западной Океании (Г.М. Длусский)	48
ГЛАВА III. Структура поселений муравьев островов Тонга и Западного Самоа (А.А. Захаров)	94
ГЛАВА IV. Почвенные беспозвоночные (мезофауна) островов Юго-Западной Океа- нии (С.И. Головач)	143
ГЛАВА V. Раковинные амёбы (Protozoa) в островных экосистемах (Г.А. Корга- нова)	184
ГЛАВА VI. Структура населения птиц островов Тонга и Западного Самоа (Ю.Г. Пу- заченко)	210
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	236
ЛИТЕРАТУРА	241
MAIN CONCLUSIONS	247

CONTENTS

INTRODUCTION	3
CHAPTER I. Land systems of the islands of the Tonga and Western Samoa archipelagos; factors of spatial differentiation, typology, classification	8
CHAPTER II. Zoogeography of southwestern Oceania	48
CHAPTER III. Ant population structure on the islands of Tonga and Western Samoa	94
CHAPTER IV. Soil invertebrates (macrofauna) of the islands of southwestern Oceania	143
CHAPTER V. Testacean amoebae in insular ecosystems	184
CHAPTER VI. Bird population structure on the islands of Tonga and Western Samoa	210
CONCLUSIONS	236
REFERENCES	241
MAIN CONCLUSIONS	247