

NEW GALL-MIDGES SPECIES (DIPTERA, CECIDOMYIIDAE)
FROM PLANTS OF CHENOPODIACEAE FAMILY FROM KAZAKHSTAN
AND TURKMENIA

Institute of Zoology, Kazakhstan Academy of Sciences,
Alma-Ata, Kazakhstan

Summary

Eight new species of gall-midges are described. Six of them are phytophagous ones, belong to the genera *Stephaniola* and *Halodiplosis* and develop on *Anabasis elatior*, *A. eriopoda*, *Climacoptera lanata*, *Haloxylon aphyllum*, and *Salsola nitraria*. A predatory species preying on a plant mite and a micetophagous species feeding on rusty fungus belonging to the genera *Arthocnodax* and *Mycodiplosis* are found on *Haloxylon aphyllum* and *Salsola nitraria*, respectively. These gall-midges are connected with Chenopodiaceae through their specific hosts. "Davletshinae" group of species was distinguished in the genus *Stephaniola*.

УДК 598.113.6

© 1993 г. И.С. ДАРЕВСКИЙ, В.Ф. ОРЛОВА

ГЕРПЕТОФАУНА ОСТРОВОВ ТИХООКЕАНСКОГО БАССЕЙНА
(по материалам советских академических экспедиций)

Герпетологические сборы советских тихоокеанских экспедиций 1971–1980 гг. содержат 21 вид (более 180 особей) пресмыкающихся, преимущественно различных ящериц, относящихся к семействам сцинков, gekkonov и агам. Некоторые из них обнаружены на отдельных островах впервые. В свете современных данных рассматривается генезис герпетофауны островов Океании, которая сформировалась главным образом за счет пассивных вселенцев со стороны Новой Гвинеи, Юго-Восточной Азии и отчасти Южной Америки. Существование на многих островах эндемиков видового и подвидового рангов, видимо, связано с действием "принципа основателя" и дальнейшей дивергенцией признаков в условиях островной изоляции. Некоторые из встречающихся здесь партеногенетических видов ящериц, вероятно, сформировались в процессе "сетчатой эволюции" в результате гибридизации между близкими бисексуальными формами.

Многообразная фауна пресмыкающихся островов Тихоокеанского бассейна издавна привлекает к себе внимание специалистов (Rooij, 1915; Burt, 1932; Mertens, 1934; Loweridge, 1946; Tanner, 1950; Oliver, Shaw, 1953; Greer, 1974; Schwaner, 1979; Tyler, 1979; Allison, 1982; Gibbons, 1985; Brown, 1991; Zug, 1991; Zweifel, 1980 и др.). В значительной мере этот интерес объясняется тем, что специфика современного распространения, а также географическая изменчивость обитающих здесь наземных видов ящериц и змей дают возможность решать не только частные герпетологические, но и более широкие общебиологические проблемы, связанные с вопросами биогеографии, эволюционной теории и экологии.

Накопившаяся за многие годы обширная литература по герпетофауне этого региона была критически обобщена Брауном (Brown, 1956, 1991), Гиббсом (Gibbons, 1985) и, применительно к Французской Полинезии, Инешом (Ineich, 1987). По данным названных авторов, на островах Тихоокеанского бассейна зарегистрировано в общей сложности 68 видов наземных пресмыкающихся, подавляющее большинство которых составляют ящерицы из семейств gekkonov и сцинков. Многие из них представлены здесь эндемичными видами или подвидами, встречающимися в пределах одного или нескольких близлежащих островов. Преимущественно эти ящерицы представлены также в переданных нам герпетологических сборах участников нескольких советских океанических экспедиций А.К. Агаджаняном, М.В. Гептнером, Р.И. Злотиным, Н.Н. Дроздовым и Ю.И. Черновым, которым мы выражаем искреннюю благодарность. Авторы признательны также д-ру А.Е. Гриру (Австралийский Музей, Сидней) и д-ру Г.Р. Загу (Смитсоновский институт, США) за консультации при определении сомнительных коллекционных экземпляров.

В общей сложности за время четырех экспедиций в 1971–1980 гг. было добыто около 180 особей различных пресмыкающихся, переданных на хранение в Зоологический музей МГУ (ЗМ) и частично в Зоологический институт РАН, С.-Петербург (ЗИН). Аннотированный список собранного и изученного авторами

1. *Gryptoblepharus poecilopleurus* (Wiegmann, 1835). ЗМ 8013, 8083 (4 экз.) — о-ва Гилберта, о-в Маракен, 24.IX 1971; 8072 (2 экз.) — о-в Ниуэ, I 1977; 8073 — о-ва Кука, атолл Пуки-Пуки, II 1977; 8074 (3 экз.) — Фиджи, о-в Вити-Леву, Сува, 21.I 1977; 8084 (3 экз.) — о-ва Кука, атолл Пуки-Пуки, о-в Моту-Коу, 17.II 1977. Один из широко распространенных по всей Океании видов, достигающий на северо-востоке Гавайских о-вов.

Cryptoblepharus cf. poecilopleurus (Wiegmann, 1835)

ЗМ 8027 — Тонга, о-в Ниуафооу, II 1977.

2. *Emoia atrocostata* (Lesson, 1826). ЗМ 8001 (2 экз.), 8005 — Тонга, о-в Ниуафооу, II 1977. Один из широко распространенных представителей, рода, встречающийся в западной части Океании, включая Новую Гвинею, Калимантан, Филиппинские о-ва, а также Малайский п-ов и острова Тайвань и Рюкю на севере. Один из подвидов встречается на северо-востоке Австралии. С о-вов Тонга в значительном отрыве от ближайших местонахождений на о-вах Вануату, где обитает подвид *E. atrocostata freycineti* (Dumeril et Bibron, 1839), указывается нами впервые.

3. *Emoia caeruleocaudata* (de Vis, 1892). ЗМ 8020 — Тонга, о-в Ниуафооу, II 1977; 8022 (2 экз.), — Вануату, о-в Эроманта, 09.VIII 1971; 8081 (2 экз.) — Новая Гвинея, окрестности Финшхафена, 22.V 1971. Как и предыдущий вид, широко распространен на островах Тихого океана, включая Большие Зондские, Новую Гвинею, Филиппинские, Соломоновы о-ва и Вануату (Brown, 1991).

4. *Emoia cyanogaster* (Lesson, 1826). ЗМ 7998 — Западный Самоа, о-в Уполу, гора Ваза, 02.VIII 1980; 8060 (2 экз.), 8062 (3 экз.) — Соломоновы о-ва, о-в Био, XII 1976. Ареал вида охватывает в основном острова Бисмарка, Соломоновы и Вануату. Известен также с островов Санта-Крус и Банкс (Brown, 1991). Для Самоа указывается нами впервые.

5. *Emoia cyanura* (Lesson, 1826). ЗМ 7995 (2 экз.) — Тонга, группа Вавау, о-в Нуапапу, 15.VII 1980; 7997 (6 экз.), 8004 (2 экз.), 8020 — Тонга, о-в Ниуафооу, II 1977; 8016 — Тонга, о-в Эуа, 10.VII 1980; 7996 (2 экз.) — Западный Самоа, о-в Аполима, 04.VIII 1980; 8000 — Западный Самоа, о-в Уполу, гора Ваза, 02.VIII 1980; 7999 (2 экз.) — Фиджи, о-в Вити-Леву, Сува, 21.VI 1977; 8003 (13 экз.) — о-ва Кука, атолл Пуки-Пуки, II 1977; 8079 (5 экз.) — о-ва Кука, атолл Суворова, 1-й остров, II 1977; 8080 (2 экз.) — о-ва Кука, атолл Пуки-Пуки, о-в Моту-Коу, 17.II 1977; 8006 (2 экз.) — о-ва Гилберта, о-в Маракен, 24.IX 1971; 8078 — о-ва Гилберта, атолл Бутаритари, 27.IX 1971; 8077 — о-ва Адмиралтейства, близ о-ва Андру, 15.V 1971; 8086 (2 экз.) — атолл Фунафути, 15.IX 1971; ЗИН 20404 — о-ва Лайн, о-в Каролайн, 29.IX 1988; ЗМ 8061 (2 экз.) — Соломоновы о-ва, о-в Био, XII 1976. Широко распространен в Тихоокеанском бассейне от Каролинских, Марианских, Бисмарка и Соломоновых островов на западе через всю Полинезию до Маршалловых и Гавайских островов на севере и северо-востоке до Маркизских островов Общества и Туамоту на юго-востоке (Brown, 1991). Для атолла Пуки-Пуки на о-вах Кука приводится нами впервые.

6. *Emoia kordoana* (Meyer, 1874). ЗМ 8007, 8019 — Соломоновы о-ва, о-в Био, XII 1976. Имеет сравнительно ограниченный ареал в пределах Новой Гвинеи с прилегающими мелкими островами, островов Молукских, Бисмарка и Адмиралтейства. Для Соломоновых о-вов (о-в Био) приводится нами впервые (Brown, 1991).

7. *Emoia nigra* (Jackuinot et Guichenot, 1853). ЗМ 7994 (4 экз.) — Западный Самоа, о-в Аполима, 4.VIII 1980; 8008 (9 экз.) — Тонга, о-в Ниуафооу, II 1977.

Распространен на островах Самоа, Тонга, Фиджи, Соломоновых, Вануату и некоторых других в южной части Тихоокеанского бассейна. Наши находки расположены в пределах известной части видовой ареала.

8. *Emoia samoensis* (A. Dumeril, 1851). ЗМ 8017 — Тонга, группа Хаапаи, о-в Манго, 19.VI 1980; 7998, 8018 — Западный Самоа, о-в Уполу, гора Ваза, 02.VIII 1980. Ранее этот вид был указан только для нескольких островов в группе Самоа. Для о-ва Манго (Тонга) приводится нами впервые.

9. *Carlia fusca* (Dumeril et Bibron, 1839). 8015 (7 экз.), 8024 (9 экз.) — Новая Гвинея, окрестности Финшхафена, 22.V 1971; 8025 (5 экз.) — архипелаг Луизиада, о-в Багаман, 14.XII 1976; 8082 (6 экз.) — о-ва Ниниги, 18.V 1971. Ареал вида охватывает Северную и Северо-Восточную Австралию и Новую Гвинею с прилегающими островами, включая Новую Британию и архипелаг Бисмарка. Успешно интродуцирован на Соломоновы о-ва (Greer, 1974; McCoy, 1980).

10. *Leiolopisma austrocaledonicum* (Bavay, 1869). ЗМ 8021 — Новая Каледония, залив Сент-Винсент, 28.VII 1971; 8026 — Новая Каледония, о-в Нумеа, 27.VIII 1971. Встречается в основном на о-ве Новая Каледония с прилегающими мелкими островами (Greer, 1974).

11. *Lipinia noctua* (Lesson, 1830). ЗМ 8008 — Тонга, о-в Ниуафооу; 8009 — Западный Самоа, о-в Уполу, гора Ваза, 2.VIII 1980; 8010 — Тонга, группа Хаапаи, о-в Манго, 19.VI 1980; 8011 — Тонга, о-в Као, 2.VI 1980; 8012 — Фиджи, о-в Вити-Леву, Сува, 21.VI 1977; 8085 — о-ва Кука, атолл Пуки-Пуки, о-в Моту-Коу, 17.II 1977. Широко распространен на большинстве островов Тихоокеанского бассейна (Greer, 1974). Наши местонахождения лежат в пределах известного ареала.

12. *Lamprolepis smaragdina* (Barbour, 1921). ЗМ 8014 — Новая Гвинея, окрестности Лаэ, 5.XII 1976. Вид широко распространен на островах Тихого океана до о-ва Тайвань и Филиппинских островов на севере.

13. *Sphenomorphus solomonis* (Boulenger, 1887). ЗМ 8028 — архипелаг Луизиада, о-в Багаман, 14.XII 1976. Ареал вида охватывает Большие Зондские и изолированно — Соломоновы острова. Нахождение нашего экземпляра на архипелаге Луизиада вызывает сомнения и, возможно, связано с ошибочной его этикетировкой.

СЕМЕЙСТВО ГЕККОНЫ (GEKKONIDAE)

14. *Lepidodactylus lugubris* (Dumeril et Bibron, 1836). ЗМ 8031 — Фиджи, о-в Вити-Леву, Сува, 21.VII 1977; 8034 — Тонга, группа Вавау, о-в Нуапапу, 13.VII 1980; 8035 — Тонга, о-в Као, 26.VI 1980; 8038 — Тонга, группа Хаапаи, о-в Манго, 26.VI 1980; 8043 — о-в Ниуэ, VI 1980; ЗИН 20396 — архипелаг Бисмарка, о-в Олим, 9.IV 1975; 20396 (2 экз.) — Новая Гвинея, Маданг, 12.II 1977. Широко распространенный в Юго-Восточной Азии и на островах Океании партеногенетический вид, слагающийся из диплоидных и триплоидных однополых популяций, систематическое положение которых требует уточнения (см. ниже).

15. *Lepidodactylus euensis* Gibbons et Brown, 1988. ЗМ 8041 (2 экз.) — Тонга, о-в Эуа, 10.VII 1980. Эндемик о-ва Эуа, ранее известный по нескольким экземплярам из типовой серии, включающей единственного самца. В нашем материале самка и самец, последний с 28 бедренными и преанальными порами, которых у типового экземпляра 33 (Gibbons, Brown, 1988).

16. *Lepidodactylus cf. woodfordi* Boulenger, 1887. ЗМ 8030 — Западный Самоа, о-в Аполима, 4.VIII 1980; 8088 — Соломоновы о-ва, о-в Био, II 1977. Ареал вида охватывает Филиппинские и Соломоновы о-ва, Новую Гвинею и некоторые другие острова Океании. Для Самоа указывается нами впервые. Систематическое положение этого вида, очень близкого к партеногенетическому *L. lugubris*, требует дальнейшего изучения (Brown, Parker, 1977).

17. *Lepidodactylus* ... 1884. ЗМ 8042 — Соломоновы о-ва, о-в Био.

22.XII 1976. Основной ареал охватывает Новую Гвинею и Соломоновы о-ва, где для о-ва Био указывается нами впервые.

18. *Gehyra oceanica* (Lesson, 1830). ЗМ 8028 (2 экз.) — Западный Самоа, о-в Аполима, 04.VIII 1980; 8032 (2 экз.), о-ва Тонга, группа Хаапаи, о-в Уонуку-хахаке, 16.VII 1980; 8045 (4 экз.) — Тонга, группа Вавау, о-в Нуапапу, 16.VII 1980; 8046 (3 экз.) — о-ва Тонга, группа Хаапаи, о-в Намука-Ики, 14.VI 1980; 8087 — (2 экз.) — Тонга, о-в Ниуафооу, II 1977; 8089 — Соломоновы о-ва, о-в Био, II 1977. Широко распространенный тихоокеанский вид, встречающийся также в Австралии и на Новой Зеландии.

19. *Nactus pelagicus* Girard, 1858 = *Nactus arnauxii* Dumeril, 1851. ЗМ 8036 — Тонга, о-в Као, 02.VI 1980; 8039 — Тонга, группа Хаапаи, о-в Манго, 19.VI 1980; 8040 — Тонга, о-в Эуа, 10.VII 1980; 8044 (2 экз.) — Тонга, группа Вавау, о-в Нуапапу, 15.VII 1980; 8075 — Тонга, о-в Ниуафооу, II 1977; 8037 — в открытом море на судне по пути с о-ва Лорд-Хау (у берегов Австралии) и Нимеа (Новая Каледония) 24.VIII 1971. Широко распространенный на островах Океании, а также на северо-востоке Австралии вид, видимо, представляющий собой комплекс из бисексуальных и партеногенетических форм (подробнее см. ниже).

СЕМЕЙСТВО АГАМОВЫЕ (AGAMIDAE)

20. *Hypsihurus godeffroyi* (Peters, 1867). ЗМ 8023 — Соломоновы о-ва, о-в Био, XII 1976. Ареал вида охватывает Новую Гвинею, Соломоновы о-ва, о-ва Фиджи и ряд других островов Океании, а также Северную Австралию. Для о-ва Био на Соломоновых о-вах указывается впервые.

ОТРЯД ЗМЕИ (SERPENTES)

СЕМЕЙСТВО АСПИДЫ (ELSPIDAE)

21. *Salomonelaps cf. par* (Boulenger). ЗМ 8063 — Соломоновы о-ва, о-в Био, XII 1976.

Систематическое положение нашего экземпляра (имеющего 15 чешуй вокруг середины тела, 203 брюшных и 44 пары подхвостовых щитков) требует уточнения. Вид широко распространен на Соломоновых о-вах, но для о-ва Био приводится нами впервые.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ФОРМИРОВАНИИ ГЕРПЕТОЛОГИЧЕСКОЙ ФАУНЫ ОСТРОВОВ ОКЕАНИИ

В настоящее время общепринято и обстоятельно аргументировано представление о том, что фауна пресмыкающихся большинства океанических островов, как, впрочем, и вся основная биота этого биогеографического региона, в значительной мере формировалась за счет вселенцев со стороны материковой суши, в первую очередь Новой Гвинеи, а также Австралии и Юго-Восточной Азии. Известны многочисленные случаи, когда живые ящерицы и змеи или их яйца обнаруживались в открытом океане на плавающих растительных обломках или среди товаров на курсирующих между островами каноэ. Специальные исследования показали, что одетые известковой оболочкой яйца некоторых гекконов и сцинков способны без вреда переносить довольно длительное соприкосновение с морской водой (Brown, Alcalá, 1957). Почти повсеместно в Полинезийском подцарстве можно встретить различных крыс и мышей, а также мелких ящериц, которые когда-то "дрейфовали" с одних островов на другие на бревнах или на плавающих островах, образованных скоплениями растений. Их широкому распространению способствовали также суда местных жителей, а в наше время их, несомненно, перевозит современный флот (Нейл, 1973).

Число видов в различных семействах ящериц на островах Тихоокеанского бассейна [в скобках указано число эндемиков по Брауну (1991)] с некоторыми изменениями

Острова	Род <i>Emoia</i>	Другие сцинки (Scincidae)	Гекконы (Gekkoniidae)	Агамы (Agamidae)	Игуаны (Iguanidae)
Соломоновы о-ва и о-ва Санта-Круц	14 (8)	23 (15)	13 (5)	1 (0)	0 (0)
Острова Вануату и Лойалти	10 (5)	5 (0)	9 (1)	0 (0)	0 (0)
Фиджи, Тонга, Самоа и прилежащие острова	12 (9)	5 (2)	8 (2)	1 (0)	2 (2)
Полинезия к востоку от о-вов Самоа	1 (0)	2 (0)	5 (0)	0 (0)	0 (0)
Каролинские, Гильберга и Маршалловы о-ва (Микронезия)	8 (4)	7 (2)	9 (2)	1 (1)	0 (0)

многочисленны на островах различные ящерицы, и это служит доказательством тому, что они обладают повышенными способностями пересекать соленые воды. Ящерицы, в отличие от змей, обладают лучшей способностью находить корм и сохранять свои популяции на небольших, экологически изолированных территориях. Отсутствие или малочисленность змей на отдаленных от материка островах уже само по себе благоприятно отражается на сохранении или увеличении численности обитающих здесь ящериц.

Распространение на островах Океании наземных земноводных и пресмыкающихся в общей форме было рассмотрено Дарлингтоном (1966), основные выводы которого не потеряли значения до наших дней. Так, лягушки семейств Leptodactylidae и Brevicipitidae не достигают на востоке архипелага Бисмарка или Соломоновых о-вов, на которых обитают некоторые представители семейств Hylidae и Ranidae.

Два эндемичных вида последних из рода *Platymantis* встречаются также на о-вах Фиджи, где употребляются местным населением в пищу и перевозятся этой целью с острова на остров (Loweridge, 1946; Gorham, 1968). Отдельные группы змей достигают Соломоновых о-вов, но лишь очень немногие из них (тихоокеанский удав *Candoia bibroni*) расселились дальше на восток до островов Фиджи, Тонга и Лоялти, хотя не исключено, что они были завезены сюда в самое последнее время. На о-вах Фиджи обитает эндемичный фиджийский аспид *Ogmoadontophis vitianus*, имеющий ближайшего родственника на Новой Гвинее. Не вполне ясны восточные границы распространения роющих змей семейства Typhlopidae, которые также расселяются с человеком. В Новой Каледонии, как и в Новой Зеландии, наземные змеи отсутствуют. Ящерицы распространены по Океании очень широко, причем некоторые группы их (гекконы и сцинки) обитают почти на каждом из больших и малых островов тропической части Тихого океана до Гавайских о-вов на северо-востоке и почти до берегов Южной Америки на юго-востоке. Большинство тихоокеанских пресмыкающихся расселилось, видимо, со стороны Новой Гвинеи, герпетофауна которой также в значительной мере формировалась за счет различных вселенцев. Например, представители восьми родов новогвинейских ящериц попали сюда из Австралии, а других девяти родов, видимо, со стороны Индо-Малайского архипелага (Allison, 1982).

Прослеживающиеся закономерности современного распространения тихоокеанских пресмыкающихся достаточно хорошо увязываются с положениями "равновесной" островной биогеографии, согласно которым число обитающих на островах видов определяется, в частности, размерами острова, связанными с разнообразием его природных условий, а также расстоянием до источника иммиграции (MacArthur, Wilson, 1967). Представление об этом дает таблица, заимствованная из монографии Уолтера Брауна (Brown, 1991), посвященной ревизии сцинков и ящериц самого многочисленного в Океании политипического рода *Emoia*, пре-

ставители которого превалируют также среди изученного нами коллекционного материала.

Из таблицы видно, что число видов различных ящериц постепенно снижается в сторону восточной Полинезии, причем отметим, что Маршалловых о-вов и о-вов Гильберта достигают только три, а до Гавайских о-вов и островов Лайн и Туамоту доходит всего один вид *Emoia cyanura* (Brown, 1991).

На большинстве обследованных экспедициями островов было зарегистрировано по одному-два, реже по два — четыре вида ящериц, что, скорее всего, не отражает их истинной герпетологической насыщенности, так как специальных исследований в этом направлении не проводилось. Исключение составляет более обстоятельно обследованный небольшой вулканический о-в Ниуафоу в архипелаге Тонга. Он представляет собой вулкан площадью около 18 км² и высотой до 267 м над ур.м., по некоторым данным существующий на поверхности не более нескольких сотен лет (Баденков, Пузаченко, 1978).

Всего здесь было обнаружено шесть видов сцинков (*Cryptoblepharus poecilopleurus*, *Emoia atrocostata*, *E. nigra*, *E. cyanura*, *E. coerulescens*, *Lipinia noctua*) и два вида гекконов (*Gehyra oceanica* и *Nactus pelagicus*). Кроме того, по литературным данным с этого острова известна также *Emoia murphyi*.

Остановимся подробнее также на ранее совершенно не изученной герпетологической фауне небольшого, площадью всего 2,5 км², обнесенного о-ва Био, лежащего на северо-западе Соломоновых о-вов и представляющего интерес именно из-за своей малой величины. Этот коралловый остров образован на рифовой платформе и его возраст, как полагают, не более 50–60 тыс. лет (Баденков, Пузаченко, 1978). В общей сложности здесь обнаружены пять видов ящериц — *Emoia kordoana*, *E. cyanogaster*, *E. cyanura*, *Lepidodactylus guppyi*, *Gehyra oceanica*, *Hypsilurus godeffroyi* и одна змея — эндемик Соломоновых о-вов *Salomonelaps par*.

Относительная многочисленность встреченных на Ниуафоу и Био видов пресмыкающихся подтверждает сложившееся представление о том, что обилие островных видов зависит не столько от размеров данного острова и его расстояния от источника иммиграции, сколько определяется степенью многообразия существующих здесь условий среды (Чернов, 1982).

Относительно низкое видовое разнообразие пресмыкающихся на многих тихоокеанских островах нередко компенсируется более высокой по сравнению с материком плотностью популяций отдельных их видов, которые могут расширять свою экологическую нишу и обитать зачастую в не свойственных им биотопах. В частности, это явление супердоминантности отмечено Черновым (1982) для атолла Суворова, расположенного восточнее о-вов Самоа. По его данным, численность единственного обитающего здесь сцинка *Emoia cyanura* достигает местами 2000 особей на 1 га, что не является, однако, верхним пределом плотности популяций пресмыкающихся в условиях островного обитания. Так, на некоторых островах Карибского бассейна суммарная численность трех доминантных видов ящериц составляет 4200 особей на 1 га или в пересчете на биомассу — 3,5 кг на 1 га (Bennet, Gorman, 1979). Подобное же явление в меньших масштабах обнаружено на некоторых прибрежных островах Вьетнама и в Южно-Китайском море (Darevsky, 1990; Даревский и др., 1991).

Согласно Брауну (1991), пресмыкающиеся Тихоокеанского бассейна в соответствии с их распространением могут быть разделены на следующие четыре группы: 1 — широко распространенные виды, ареалы которых простираются за пределы Океании, охватывая острова Индо-Малайского архипелага, а в ряде случаев также Филиппины и часть Юго-Восточной Азии; 2 — узкоареальные виды, населяющие сравнительно немногие острова в западной части Тихого океана и встречающиеся также западнее Новой Гвинеи; 3 — недавно интродуцированные виды, зоогеографически не связанные с Океанией; 4 — эндемики островов Тихо-

позволяет проследить вероятные исторические корни тихоокеанской биоты. Среди встречающихся здесь эндемиков родового ранга назовем гекконов рода *Perochirus* с тремя видами — одним на о-вах Вануату и двумя на островах Марианских и Каролинских, два эндемичных вида игуан рода *Brachylophus* с островов Фиджи и Тонга, сцинковых ящериц монотипических родов *Tachygia* (о-в Тонга) и *Geomyersia* и *Corucia* (Соломоновы о-ва). Среди змей — аспид монотипического рода *Ogmodon*, встречающийся на о-вах Фиджи. Имеется также ряд эндемичных тихоокеанских видов ящериц, относящихся к более широко распространенным родам — *Lepidodactylus*, *Hemiphillodactylus*, *Hemidactylus* и *Geteronota* среди гекконов, и *Hypsilurus* — из семейства агам. Некоторые из них представлены в изученных нами сборах советских тихоокеанских экспедиций.

С большой долей вероятности можно полагать, что известные на островах Океании эндемики родового ранга представляют собой реликты более древних герпетофаун, разобщенных в силу глобальных геологических процессов, например, расхождения тектонических плит. Известно, что океанические острова, широко протянувшиеся от архипелага Бисмарка и Соломоновых о-вов через Фиджи и Тонга, Новую Каледонию и о-ва Кермадек до Новой Зеландии, в значительной мере сложены из выходящих на поверхность андезитовых вулканических пород, имеющих, как полагают геологи, материковое происхождение. Есть данные, что возраст современных архипелага Бисмарка и Соломоновых о-вов составляет в разных местах от 10 до 40 млн лет, т.е. восходит к среднему или даже раннему миоцену (Kroenke, 1984). Методом точного калиево-аргонового анализа установлено, что такой же возраст имеют острова Фиджи, Санта-Крус и Вануату (Solem, 1981). Что касается многих других островов этого региона, то, по некоторым данным, они имеют дозоценовый возраст (Solem, 1976), тогда как самые молодые атоллы начитывают не более 6000 лет (Fairbridge, 1975).

Можно отметить, что выявленные Брауном (Brown, 1991) несколько центров распространения и видовой радиации у широко распространенных тихоокеанских сцинков рода *Emoia* хорошо увязываются с геологической историей этого региона и находят свое объяснение в свете принятой в настоящее время теории тектонических плит и распада древнего гипотетического континента Палеотетиса.

Особый интерес представляет вопрос о существовании в Тихоокеанском бассейне выходцев из Америки — игуан эндемичного рода *Brachylophus*, два вида которых встречаются на островах Фиджи и Тонга. В свое время была высказана гипотеза о расселении предков этих ящериц по гипотетическому мосту суши, существовавшему в период сухопутной связи Австралии с Южной Америкой через Антарктиду (Tyler, 1979). Иная точка зрения заключается в том, что предковые формы *Brachylophus* были занесены в Океанию на растительных "плотах", дрейфовавших в водах экваториального течения от берегов Южной Америки на запад, подобно тому, как попали в свое время на Галапагосские о-ва морские игуаны рода *Amblyrhynchus*. По мнению Коггера (Cogger, 1974), развивающего эту гипотезу, фиджийские игуаны благодаря некоторым своим особенностям достаточно приспособлены к длительным морским путешествиям на "плотах". Они имеют хорошо развитые носовые железы, выполняющие роль дополнительных "почек", а также толстую кожу, предохраняющую животных от перенасыщения солями. Кроме того, эти ящерицы одинаково охотно поедают как растительную, так и животную пищу. В пользу предположения Коггера свидетельствует и тот факт, что на островах Фиджи и Тонга существуют мангровые заросли, образованные представителями вида *Rhizophora mangle*, которые произрастают также у берегов Центральной Америки и на Галапагосском архипелаге. По имеющимся палеогеографическим данным, океанические течения и современная циркуляция водных масс сложились в Протоиндийском океане уже в эоцене (Ван-Дер Спуйл, 1988) и столь длительное время их существования служит хорошим дополнительным аргументом в пользу миграционной теории расселения игуан рода *Brachylophus* по дрейфовавшим по течению "плотам". Гипотеза Коггера, поддержанная

некоторыми другими авторами (Gibbons, 1981), выглядит достаточно убедительной, но не объясняет все же все исторические связи ряда других эндемиков Океании на уровне родов, в частности, встречающегося на о-вах Тонга очень своеобразного сцинка *Tachygia microlepis*.

В данной связи обращает на себя внимание нахождение в Новой Каледонии и о-вах Лорд-Хау и Уолполе плиоценовых рогатых черепах семейства Melolantidae, ближайшие родственники которых описаны из Южной Америки (Аргентины). На американские связи Тихоокеанской биоты указывает и обитание в Новой Каледонии галаксиевых рыб рода *Galaxias*, имеющего своих представителей также в Южной Америке.

Что касается многих тихоокеанских эндемиков видового и подвидового ранга, то существование их в регионе в значительной мере объясняется, видимо, дивергенцией признаков в условиях более или менее длительной островной изоляции. Процесс этот в значительной мере связан, по-видимому, с так называемым "принципом основателя", т.е. образованием новой популяции от нескольких или даже одной оплодотворенной особи. Такие тем или иным путем попадающие на острова единичные экземпляры ящериц несут в себе только небольшую часть общей наследственной изменчивости, свойственной данному виду. Благодаря этому вся последующая их эволюция будет разворачиваться на основе этого первоначального генофонда (Майр, 1968). Вероятно, этим обстоятельством можно объяснить существование на многих островах слабо дифференцированных видов и подвидов у различных гекконов и сцинков. Среди изученного нами материала имеются, например, две особи геккона *Lepidodactylus euensis* эндемичного для небольшого о-ва Эуа в архипелаге Тонга. Важную роль в формировании современных ареалов островных пресмыкающихся, несомненно, играли неоднократные обширные плейстоценовые регрессии вод Мирового океана, когда формировались многочисленные затопленные позднее сухопутные мосты между островами. Понижение уровня моря в период последней из них достигало, по некоторым данным, как минимум 200 м, и многие тихоокеанские архипелаги существовали в то время как нерасчлененные массивы суши или даже соединялись с материком.

Совершенно особый случай представляет собой ситуация, когда в новые островные условия обитания попадают одна или несколько самок партеногенетических видов ящериц, способные сами по себе положить начало новой, размножающейся клонально популяции.

Партеногенетические виды гекконов *Heteronotia pelagica* (Moritz, 1987), *Lepidodactylus lugubris* (Ineich, 1988; 1992), *Hemidactylus garnotii* (Kluge, Eckardt, 1969), *Hemiphilodactylus typus* (Zug, 1991) широко распространены на островах Тихоокеанского региона. Установлено, что по крайней мере два первых из них образовались путем так называемой "сетчатой эволюции", т.е. в результате естественной гибридизации между близкими бисексуальными формами. Важно подчеркнуть, что переход к однополости размножению у этих ящериц мог осуществляться не только в результате гибридизации различных биологических видов, но и путем скрещивания между собой генетически неравноценных популяций внутри одного таксона. Исходные бисексуальные особи партеногенетических гекконов попадали на океанические острова различными путями и с длительными перерывами в разное время. Это способствовало возникновению здесь генетически неоднородных популяций, сложившихся в значительной мере под действием "принципа основателя". Последующие спаривания между собой особей из гетерогенных смешанных популяций способны привести к образованию диплоидных и триплоидных клонов, дивергировавших в дальнейшем до уровня самостоятельных подвидовых или даже видовых таксонов.

Один из примеров такого рода хорошо изучен у широко распространенного в западной части Океании, по крайней мере до островов Тонга и Самоа на востоке, партеногенетического вида *Nactus pelagicus*. Методами кариологического и биохимического анализов было показано, что однополые популяции этого вида на

Новой Каледонии, островах Лойалти, Фиджи, Тонга, Ниуэ и некоторых других исходно образовались путем естественной гибридизации между двумя разнохромосомными бисексуальными формами, которые могут рассматриваться в качестве самостоятельных таксонов (Moritz, 1987). Еще более яркий пример гибридогенного формообразования на островах демонстрирует широко распространенный по всей Океании партеногенетический вид геккона *Lepidodactylus lugubris*. Специальные исследования показали, что в пределах Французской Полинезии он образует как минимум две бисексуальные и пять однополых формологически различающихся рас, причем показано, что диплоидные и триплоидные клоны этого комплекса образовались в результате спаривания в различных комбинациях партеногенетических диплоидных самок с самцами бисексуальных форм (Ineich, 1988; 1992). По всей видимости, данным обстоятельством в значительной мере объясняются трудности, связанные с изучением систематического положения гекконов этого рода из группы *lugubris* — *woodfordi* (Brown, Parker, 1977). Бисексуальные и партеногенетические популяции выявлены также у широко распространенного в Юго-Восточной Азии и на островах Океании геккона *Hemiphilodactylus typus*. Выяснилось, что на материковой части этого ареала встречаются оба пола, а островные океанические популяции однополы (Zug, 1992). По всей видимости, и в данном случае мы имеем дело не с одним, а с несколькими бисексуальными и партеногенетическими формами этого комплекса, образовавшимися на островах в процессе "сетчатой эволюции".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баденков Ю.П., Пузаченко Ю.Г., 1978. Исследования островов юго-западной части Тихого океана. Предварительные итоги работ шестого рейса научно-исследовательского судна "Каллисто" // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 4. С. 15–24.
- Ван-Дер Стуль С., 1988. Характер распространения планктонных организмов и видообразования: заря биогеографии пелагиали // Биосфера. М.: Прогресс. С. 251–291.
- Дарлингтон Ф., 1966. Зоогеография. М.: Прогресс. С. 1–219.
- Даревский И.С., Пономаренко А.Г., Кузнецов Г.В., 1991. Зоогеография прибрежных островов Вьетнама // Природа. № 9. С. 42–48.
- Майр Э., 1968. Зоогеографический вид и эволюция. М.: Мир. С. 1–597.
- Нэйл У., 1973. География жизни. М.: Прогресс. С. 1–339.
- Чернов Ю.И., 1982. О путях и источниках формирования фауны малых островов Океании // Журн. общ. биол. Т. 43. С. 35–46.
- Allison A., 1982. Distribution and ecology of New Guinea lizards // Monogr. Biol. V. 42. P. 803–813.
- Brown W.C., 1956. The distribution of terrestrial reptiles in the island of the Pacific Basin. Proc. Eight Pac. Sci. Congr., 3A. P. 1479–1491.
- Brown W.C., 1991. Lizards of the genus *Emoia* (Scincidae) with observation on their evolution and biogeography // Memoirs of the California Acad. Sci. N. 15. P. 1–94.
- Brown W.C., Alcalá A.C., 1957. Viability of lizards eggs exposed to sea water // Copeia. N. 1. P. 39–41.
- Brown W.C., Parker F., 1977. Lizards of the genus *Lepidodactylus* (Gekkonidae) from the Indo-Australian archipelago and the island of the Pacific, with description of new species. Proc. Calif. Acad. Sci., V. XL1. P. 253–265.
- Bennet D.H., Gorman G.C., 1979. Population density and energetics of lizards on a tropical island. Oecologia. Bd. 42. P. 339–358.
- Burt C.E., 1932. Herpetological results of the Whitney South Sea expedition. VI. Pacific island amphibians and reptiles in the American Museum of Natural History // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. V. 53. P. 461–597.
- Coxger H.G., 1974. Voyage of the banded iguana // Austr. Nat. Hist. V. 18. P. 144–149.
- Darevsky I.S., 1990. Notes on the reptiles (Squamata) of some off-shore island along the coast of Vietnam // Peters G. and Hutterer (eds.) "Vertebrates in the tropics". Bonn. P. 125–129.
- Fairbridge R.W., ed., 1975. Encyclopedia of earth sciences, V. III. Encyclopedia of world regional geology. Pt. 1. Western hemisphere (including Antarctica and Australia): Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, P. 1–704.
- Gibbons J.R., 1981. The biogeography of *Brachylophus* (Iguanidae) including the description of a new species, *B. vittensis*, from Fiji // Journ. Herpetol. V. 15. № 3. P. 255–273. — 1985. The biogeography and evolution of Pacific island Reptiles and Amphibians. Biology of the Australian frogs and reptiles. Surrey Beatty and Sons Pty Lim. P. 127–142.

- Australian Journ. Zool. Suppl. Ser. 31, P. 1-67.
- Ineich I., 1987. Recherches sur le peuplement et l'évolution des reptiles terrestres de Polynésie française. Thèse de Doctorat, Académie de Montpellier, Université des Sciences et Techniques du Languedoc. Novembre. P. 1-575. — 1988. Evidence for a unisexual-bisexual complex in the gekkonid lizards *Lepidodactylus lugubris* in French Polynesia // Compar. Rend. Acad. Sci. Paris. Ser. 3, № 307, P. 271-277. — 1992. La parthénogenèse chez les Gekkonidae (Reptilia, Lacertilia): Origine et évolution. Bull. Soc. Zool. France. T. 117, P. 254-266.
- Kluge A.G., Eckardt M.J., 1969. *Hemidactylus garnotii* Dumeril et Bibron, a triploid all-female species of gekkonid lizard // Copeia, № 4, P. 651-666.
- Kroenke L.W., 1984. Cenozoic tectonic development of the southwest Pacific. United Economic and Social Commission for coordination of joint prospecting for mineral resources in the South Pacific offshore Area // Tech. Bull. P. 1-122.
- Loweridge A., 1967. Reptiles of the Pacific World, N.Y.: Macmillan, P. 1-307.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. The theory of island biogeography: Princeton, P. 1-203.
- McCann C., 1953. Distribution of the Gekkonidae in the Pacific area. Proc. Seventh. Pac. Sci. Congr. V. 4, P. 27-32.
- McCoy M., 1980. Reptiles of the Solomon Islands, Wau Ecol. Inst. Handbook No 7, P. 1-80.
- Mertens R., 1934. Die Insel Reptilien, ihre Ausbreitung, Variation und Artbildung // Zoologica. Stuttgart. Bd 32, S. 1-209.
- Moritz G., 1987. Parthenogenesis in the tropical gekkonid lizards, *Nactus arnouxii* (Sauria, Gekkonidae) // Evolution, V. 41, P. 1252-1266.
- Oliver J.A., Shaw C.E., 1953. The amphibians and reptiles of the Hawaiian Islands // Zoologica, V. 38, P. 65-95.
- Rooij N.de, 1915. The reptiles of the Indo-Australian Archipelago. I. Lacerilia, Chelonia, Emydosauria: E.D. Brill, Leiden. P. 1-284.
- Schwaner T.D., 1979. Biogeography, community ecology and reproductive biology of the herpetofauna of the American Samoan Island. Ph.D. Dissertation: Univ. of Kansas, P. 1-301.
- Solem A., 1976. Edonontoid land snail from Pacific island (Mollusca, Pulmonata: Sigmurethra), Pt I: Family Endodontidae: Field Mus. Nat. Hist. Chicago, P. 1-508. — 1981. Land-snail biogeography: a true snail's pace of change / Nelson G.J., Rosen D.E. (eds) Vicariance biogeography: critique: Columbia Univ. Press, N.Y. P. 197-221.
- Tanner V.M., 1950. Pacific island herpetology, Morotai Island // Great Basin Naturalist, V. 10, P. 1-30.
- Tyler M.J., 1979. Herpetofauna relationship of South America with Australia // Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas. V. 7, P. 73-106.
- Zug R.G., 1991. The lizards of Fiji: Natural History and Systematics: Bernice P. Bishop Mus, Honolulu, P. 1-136.
- Zweifel H.G., 1980. Results of the Archbold Expedition, N. 103. Frogs and lizards from the Huon Peninsula, Papua New Guinea // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. V. 165, P. 390-434.

ЗИН РАН, С.-Петербург;
Зоологический музей МГУ

Поступила в редакцию
19 ноября 1992 г.

I.S. DAREVSKY, V.F. ORLOVA

HERPETOPHAUNA OF THE PACIFIC BASIN ISLANDS (RESULTS OF EXPEDITIONS OF THE USSR ACADEMY OF SCIENCES)

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences,
Saint-Petersburg: Zoological Museum of Moscow
State University, Moscow, Russia

Summary

Herpetological collections sampled by the Pacific expeditions of the USSR Academy of Sciences in 1970-1980 include 21 species (a little more than 180 specimens) of reptiles, mostly lizards, representing the families Scincidae, Gekkonidae, and Agamidae. Some of these species were found on the islands for the first time. Origination of the herpetofauna of Oceania is considered. This fauna was formed mainly in the result of passive immigration from New Guinea, South-East Asia, and partly from South America. Existence of endemic species and subspecies on many islands under study is probably connected with the "founder principle" and later divergence taking place in conditions of isolation on the islands. Some of the parthenogenetic lizard species on the islands are apparently originated in the process of the reticulate evolution i.e. in the result of natural hybridization between closely related bisexual species.

УДК 599.32

© 1993 г. М.А. ДУБЯНСКИЙ, Л.Д. ДУБЯНСКАЯ, В.П. ЛОБЫЗОВА,
М.А. АЛАШБАЕВ

ОСНОВЫ ДЛЯ ДОЛГОСРОЧНОГО ПРОГНОЗИРОВАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ГРЫЗУНОВ

Предложена оригинальная методика анализа многолетних временных рядов численности грызунов, позволяющая прогнозировать срок наступления их массового размножения или сильного всплеска численности. Апробация проведена на примере полуденной песчанки и домового мыши. Путем расчета по ретроспективным данным правильно прогнозирована последняя по времени вспышка численности обоих видов грызунов и дан прогноз наступления очередных максимумов.

Долгосрочное прогнозирование численности грызунов до сих пор развито слабо. Известные попытки такого рода были связаны с поиском причин циклических изменений их численности, которые объясняли влиянием внешней среды, особенно изменениями солнечной активности (Максимов, 1978).

Исследователи из Австралии (Hone, 1980) оценивали вероятность наступления типов численности домовых мышей после окончания весенней засухи, при этом максимальная вероятность 0,71-0,75, а упреждение — от 1 до 2 лет. Существуют прогнозы всплеск численности, выполненные на основе долговременных наблюдений за численностью грызунов.

При использовании метода главных компонент (Ефимов, Галактионов, 1983) и так называемого "автомата Мили" (Брусиловский, Гаев, 1988) надежность прогнозов недостаточна, а упреждение — не более года. При этом дефицит приемов прогнозирования обусловлен главным образом недостатком основополагающих идей в данной области.

Прогнозирование численности в настоящей статье основан на предположении, что циклы складываются из множества периодических процессов. При этом периоды отличаются по продолжительности, эти величины составляют ряд последовательных натуральных чисел. При наложении периодических процессов друг на друга и при совпадении максимумов нескольких периодов образуется пик цикла. Если бы удалось узнать продолжительность и точки отсчета периодов, расположение друг относительно друга их максимумов, то открылся бы выход к долгосрочному прогнозированию. Объектом прогноза в этом случае было бы время наступления максимумов циклов или просто очень высоких значений численности грызунов.

Учитывая не слишком большую протяженность анализируемых временных рядов (20-30 лет), желательно знать хотя бы вероятность появления этих максимальных значений в каждом предполагаемом периоде. Тогда, суммируя вероятности, можно было бы выяснить соответствие последних фактическим пикам численности и ретроспективе. Поскольку последовательность вероятностей появления максимальных значений численности в каждом периоде уже будет задана, появится и возможность определить их местонахождение в будущем.