

1993, вып. IV

УДК 574.9:595.762(571.645)

**СТРУКТУРА ФАУНЫ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, SARAVIDAE) КУРИЛЬСКИХ
ОСТРОВОВ: ПРОВЕРКА МОДЕЛИ ГНЕЗДОВОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ**

С.К.Холин

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г.Владивосток

Линейное расположение островов Курильского архипелага ограничивает поток колонистов по мере удаления от источника колонизации. Это создает условия для возникновения в цепи островов так называемого гнездового характера распределения видов ("nested subset"). Смоделированное случайное распределение видов сравнивалось с наблюдаемым у жукелиц для разных групп островов. Гнездовое распределение видов подтверждается для цепи островов Большой Курильской гряды как для южной, так и северной частей архипелага. В группе материковых островов в южной части Курил распределение видов близко к случайному (в рамках модели). Отсутствие гнездового распределения видов в данном случае может быть связано с геологическими особенностями развития данной части архипелага и локальными различиями среды между островами.

Исследования по островной биогеографии, инициализированные равновесной теорией (MacArthur, Wilson, 1967), чаще имеют дело с описанием зависимости числа видов от площади островов и, что реже, проверкой равновесной модели. Критическое рассмотрение накопленных данных показывает, что понимание процессов, наблюдаемых в островных фаунах, может быть достигнуто, от части, на пути анализа видовой структуры (Симберлофф, 1988).

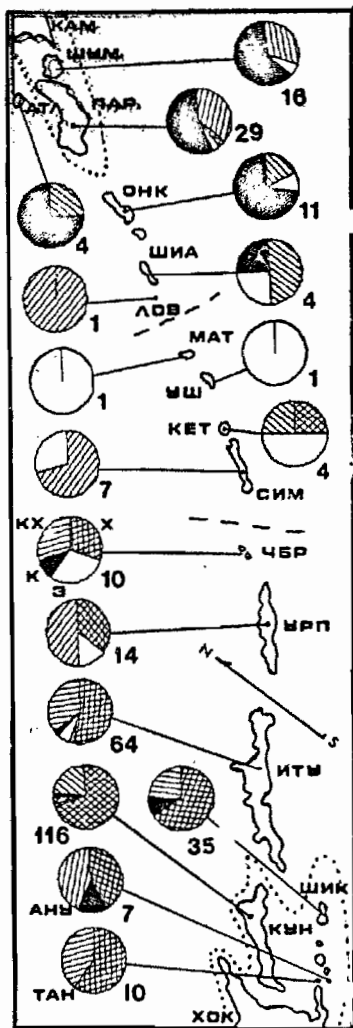
Сравнительно молодой в геологическом смысле и занимающий уникальное географическое положение Курильский архипелаг создает условия для своеобразного формирования островной биоты (Велижанин,

1970; Криволуцкая, 1973; Суханов, 1982). Вытянутые в виде почти линейной цепи островов Курилы имеют только два источника колонизации организмами - Камчатка на севере и Хоккайдо на юге. При этом очевидно, что скорость колонизации была интенсивнее (если только колонизация не была вообще односторонней для некоторых удаленных островов) со стороны острова, который был ближе к основному источнику колонизации. Как следствие интенсивность потока иммигрантов по направлению к центру архипелага неизбежно ослабевала в силу различной расселительной способности видов и в зависимости от градуальных изменений абиотических и сопряженных с ними биотических факторов среды. В результате такого узконаправленного заселения фауна каждого последующего острова в цепи островов должна быть строго предопределенной. Другими словами, по мере удаления от краев архипелага фауна каждого последующего острова, в случае преобладания колонизационных явлений над другими, должна представлять собой часть фауны предыдущего, а не случайный набор видов. Подобное распределение видов по островам получило название "гнездового" (*nested subset pattern of species composition*) (Patterson, 1984; Patterson, Atmar, 1986).

Данное сообщение посвящено проверке гипотезы о гнездовом распределении видов жукелиц на Курильских островах. Накопленные к настоящему времени данные по фауне жукелиц Курил предоставляют возможность для подобного рода анализа.

Основой для данной работы послужил список видов, составленный на основе литературных данных (Крыжановский и др., 1975; Лафер, 1989, 1992) и неопубликованных данных Г.Ш.Лафера, которому я выражаю свою искреннюю признательность за предоставление этих данных.

Для проверки возможного гнездового распределения видов была использована процедура (программа RANDOM) для тестирования случайного распределения видов в островных сообществах (Patterson, Atmar, 1986). Идея теста проста и заключается в построении серии (обычно 1000) случайных сообществ видов для заданного числа островов и видов и сравнения смоделированной случайной фауны с наблюдаемой. В качестве тестируемого показателя выбрано число отклонений (индекс N) от идеальной "гнездовой" структуры в реальной и модельной фаунах. В случае идеальной гнездовой структуры индекс $N=0$. Если индекс N тестируемой фауны значительно меньше наблюдаемого в слу-



Малая Курильская Гряда: ШИК - Шикотан, АНУ - Анучина, ТАН - Танфильева. КАМ - Камчатка, ХОК - Хоккайдо. На круговых диаграммах показаны доли хоккайдских (Х), камчатских (К), камчатско-хоккайдских (КХ) и эндемичных (Э) видов. Числа у диаграмм - число видов. Мелким пунктиром показаны примерные границы распространения суши около 18000 лет назад (по: Затонский и др., 1961); крупным - выделены группы островов, в соответствии с геоморфологическим делением.

чайной смоделированной фауне то принимается гипотеза о гнездовом характере распределения видов (см. подробнее: Patterson, Atmar, 1986). В данной работе использованы два варианта программы RANDOM: RANDOM0, которая не взвешивает виды по их фактическому распределению по островам и RANDOM1, делающую более реальное построение с учетом такого распределения.

Всего для Хоккайдо, Курил и Камчатки, вместе взятых, отмечено 408 видов жужелиц (323, 155 и 110 видов соответственно). 80 видов общие для Хоккайдо и Камчатки, 12 из них не проникают на Курилы. Только 4-6 видов, из обнаруженных на Курилах, отсутствуют на Хоккайдо (и в Японии) и Камчатке, но при этом представлены в других близлежащих регионах (например на Сахалине) Два (или три) вида, эндемичных для Курил, приурочены к центральной части архипелага.

Рис. 1. Композиционный состав фауны жужелиц островов Курильского архипелага. Большая Курильская Гряда: ШУМШ - Шумшу, ПАР - Парамушир, АТЛ - Атласова, ОНК - Онекотан, ШИА - Шмашкотан, ЛОВ - скалы Ловушки, МАТ - Матуа, УШ - Ушишир, КЕТ - Кетой, СИМ - Симушир, ЧБР - Черные Братья, УРП - Уруп, ИТУ - Итуруп, КУН - Кунашир. Малая Курильская Гряда: ШИК - Шикотан, АНУ - Анучина, ТАН - Танфильева. КАМ - Камчатка, ХОК - Хоккайдо. На круговых диаграммах показаны доли хоккайдских (Х), камчатских (К), камчатско-хоккайдских (КХ) и эндемичных (Э) видов. Числа у диаграмм - число видов. Мелким пунктиром показаны примерные границы распространения суши около 18000 лет назад (по: Затонский и др., 1961); крупным - выделены группы островов, в соответствии с геоморфологическим делением.

Число видов на отдельных островах варьирует от 1 на небольших островах в центре архипелага до 116 на Кунашире, самом южном острове в Большой Курильской Гряде. На рис. 1 показано как снижается доля видов, характерных для источника колонизации по мере удаления от него. Разделение видов в данном случае проведено на условные группы видов по их распространению: хоккайдские виды - виды отмеченные на Хоккайдо, но отсутствующие на Камчатке; камчатские - аналогично для Камчатки; хоккайдско-камчатские - виды присутствующие и на Хоккайдо и на Камчатке; эндемики и другие. Можно отметить, что виды характерные для Хоккайдо практически не проникают в центральную и северную части Курил, но некоторые из камчатских видов достигают самих южных островов Малой Курильской Гряды. На островах Матуа и Ушишир в центре архипелага обнаружен только один вид *Nedra snowi*, который является эндемиком Курил с ограниченным группой средних островов распространением. Это показывает, что значительная протяженность архипелага, сопряженная с изменениями в среде, является существенным фактором, ограничивающим расселение жуелиц по островам Большой Курильской Гряды. Следует отметить, что такая ситуация, вероятно, характерна для подобных островных систем. Очень похожее распределение видов жуелиц описано для Алеутских островов, также имеющих линейное расположение островов (Lindroth, 1963).

По видовому составу жуелиц острова образуют три отчетливые группы (южную, центральную и северную) (рис. 2), которые совпадают с геоморфологическим разделением островов (Горшков, 1967) (рис. 1). Поскольку фаунистическое выделение группы центральных островов связано с относительно высоким эндемизмом эта группа островов была опущена из дальнейшего анализа.

Существует два возможных способа возникновения гнездовой структуры распределения видов на островах. Исходно модель гнездового распределения была предложена для наземных млекопитающих высокогорных островных местообитаний, в фаунах которых наблюдалось селективное вымирание видов (Patterson, 1984). Затем эта модель была расширена на острова, в формировании фауны которых могли участвовать два разнонаправленных процесса - селективная колонизация или селективное вымирание на материковых островах (релаксация фауны после отделения островов от материка) (Patterson, Atmar, 1986).

В южной части архипелага о. Кунашир и острова Малой Курильской

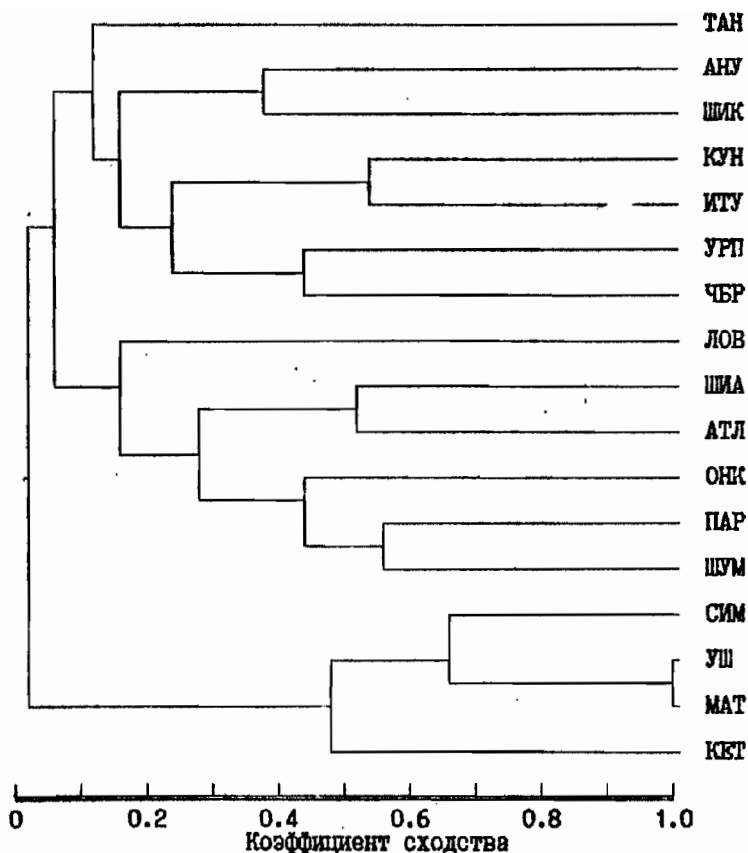


Рис. 2. Группирование островов Курильского архипелага на основе сходства фаун жувелиц. Мера сходства - коэффициент Соренсена, метод кластеризации - UPGMA. Обозначения островов как на предыдущем рисунке.

Гряды около 18 тыс. лет назад в период самого низкого стояния уровня Мирового океана (Nakagawa, 1967) были частью более обширной суши и являются, таким образом, материковыми островами (Велижанин, 1970), фауна которых в прошлом была частью более обширной материковой фауны. Это дает возможность провести сравнение характера распределения видов на этих островах с распределением на островах, образующих линейную цепь Большой Курильской Гряды, где предполага-

ется исследовательное заселение островов. Поэтому для южной части архипелага проведены три варианта анализа: все острова этой группы, материковые острова и острова Большой Гряды. В северной части архипелага только острова Онекотан и Шумшу являются материковыми, что не позволяет сделать подобного сравнительного анализа. Для этой части архипелага рассмотрены два варианта: все острова и острова в линейной цепи Большой Гряды, исключая остров Атласова, который отстоит в стороне от основной цепи островов, и фауна которого вероятно подвергалась неоднократному катастрофическому разрушению в недавнем прошлом из-за высокой вулканической активности.

Таблица

Результаты моделирования с помощью программы RANDOM распределения видов жукелиц на островах южной и северной частей Курильского архипелага для различных комбинаций островов

Модель	Индекс N			S.D.	u'	P
	<i>min</i>	<i>max</i>	среднее			
Южные Курильские острова						
Вся группа островов, 7 островов, 7-116 видов, индекс $N=90$						
RANDOM0	90	132	111.525	6.793	3.169	0.0008*
RANDOM1	65	108	86.710	6.737	0.488	0.3128
Материковые острова, 4 острова, 7-116 видов, индекс $N=22$						
RANDOM0	13	29	21.621	2.544	0.149	0.4408
RANDOM1	11	28	20.462	2.743	0.561	0.2874
Острова Большой гряды, 4 острова, 10-116 видов, индекс $N=19$						
RANDOM0	18	38	28.021	3.244	2.780	0.0027*
RANDOM1	14	34	23.918	3.175	1.549	0.0607*
Северные Курильские острова						
Вся группа островов, 6 островов, 1-29 видов, индекс $N=10$						
RANDOM0	9	26	17.578	2.866	0.923	0.1782
RANDOM1	7	24	14.704	2.925	0.550	0.2912
Без острова Атласова, 5 островов, 1-29 видов, индекс $N=6$						
RANDOM0	3	21	13.332	2.429	3.019	0.0013*
RANDOM1	4	18	11.236	2.429	2.081	0.0187*

* - значимые отличия

В таблице представлены результаты моделирования распределения видов жужелиц по островам в рассматриваемых группах островов. Для южной части архипелага, вероятно, в целом распределение видов близко к случайному. Различия в значимости результатов между вариантами моделей могут быть объяснены различным характером видовой структуры в группе материковых островов и островов Большой Гряды. Так, в группе материковых островов гнездовой характер распределения видов однозначно отсутствует. Тогда как в группе островов Большой Гряды распределение видов значимо отклоняется от случайного и близко к гнездовому. Моделирование для всей группы северной части архипелага дает отрицательный результат в отношении тестируемой гнездовой структуры. Однако исключение из анализа острова Атласова показывает, что в линейной цепи островов этой части архипелага также наблюдается гнездовое распределение видов. Следует отметить, что проявление гнездовой структуры более отчетливо для северной части архипелага, чем для южной. Это объясняется тем, что на северные острова практически не проникают южные виды, тогда как фауна южных Курил имеет северные элементы, которые несколько модифицируют характер видовой структуры, увеличивая значение индекса N , наблюдаемое при отсутствии этих видов.

Эти результаты показывают, что в цепи островов Большой Гряды действительно имело место последовательное заселение видами и ограниченность колонизации проявляется в сохраняющемся гнездовом характере распределения видов в этой группе островов. Напротив, гнездовая структура фауны жужелиц отсутствует в группе материковых островов южной части архипелага. Это отличает жужелиц от фауны наземных позвоночных этих островов, которая демонстрирует гнездовое распределение видов, вызванное релаксацией былой фауны (Холли, *in litt.*), что характерно также для фаун млекопитающих других систем материковых островов (Patterson, Atmar, 1986). Могут быть даны два возможных объяснения этим различиям. Во-первых, фауна жужелиц Малой Гряды, вероятно более древняя, не испытывала катастрофического воздействия вулканизма (здесь отсутствуют следы неогенового и четвертичного вулканизма (Федорченко и др., 1989)) и формировалась в более стабильных условиях, чем фауна островов Большой Гряды, которые в геологическом отношении более нестабильны. Возможно, что острова Большой Гряды подвергались неоднократному заселению после разрушения фауны оледенениями в северной части архипелага или вул-

каническими извержениями в южной. В пользу более древнего возраста фауны жужелиц Малой Гряды говорит тот факт, что здесь обнаружены виды северного происхождения (*Nottophilus aquaticus*, *Diachelia polita*, *Pterostichus quinquepunctatus*), которые неизвестны на других островах архипелага. Второе объяснение в определенной степени связано с первым. Характер локального распределения жужелиц во многом определяется наличием подходящих местообитаний, в которых формируются специфичный набор видов. Былая связь с материком и близость к источнику колонистов материковой группы островов позволила сформироваться фауне этих островов в соответствии с локальными условиям. Именно возможность динамичного развития фауны материковых островов отличает их от островов Большой Гряды. На последних инвазия новых колонистов сильно ограничена или отсутствует вообще на протяжении долгого времени (центральные острова Большой Гряды).

Таким образом, наблюдаемая на терминальных концах Большой Курильской Гряды гнездовая структура фауны жужелиц обусловлена, в первую очередь, характером колонизации линейно расположенных островов. Распределение видов жужелиц в группе материковых островов близко к случайному. Однако в данном случае мы можем говорить о случайности как об отсутствии гнездовой структуры. Как показано выше, объяснение наблюдаемому распределению видов может дать более детальный анализ зависимости его от факторов среды.

Литература

- Велижанин А.Г. Пути становления фауны Курильских островов // Бюлл. МОИП. 1970. Т.75. Вып.4. С.5-16.
- Горшков Г.С. Вулканизм Курильской островной дуги. М.: Наука, 1967. 288 с.
- Затонский Л.К., Канаяев В.Ф., Усачев Г.Б. Геоморфология подводной части Курило-Камчатской дуги // Океанологические исследования. М.: Изд-во АН СССР, 1961. No 3. С.124-137.
- Кривошумная Г.О. Энтомофауна Курильских островов. Основные черты и происхождение. Л.: Наука, 1973. 315 с.
- Крыжановский О.Л., Охотина М.В., Бродяга Г.Ф., Лафер Г.И. Обзор жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Курильских островов // Энтомо-

- логические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1975
С.119-142.
- Лафер Г.Ш.* Сем. Carabidae // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т.III. Жесткокрылые, или жуки. Ч.1. Л.: Наука, 1989. С.71-222.
- Лафер Г.Ш.* Сем. Carabidae // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т.III. Жесткокрылые, или жуки. Ч.2. СПб.: Наука, 1992. С.602-621.
- Силберлофф Д.* Биogeографические модели, распространение видов и организация сообществ // Биосфера: эволюция, пространство, время. Биogeографические очерки. М.: Прогресс, 1988. С.60-81.
- Суханов В.В.* Модель распределения видового обилия на литорали островной гряды // Морская биogeография. М.: Наука, 1981. С.52-75.
- Федорченко В.И., Абдураманов А.И., Родионова Р.И.* Вулканизм Курильской островной дуги: геология и петрогенезис. М.: Наука, 1989. 239 с.
- Lindroth C.H.* The Aleutian Islands as a route for dispersal across the North Pacific // Pacific Basin Biogeography. Bishop Museum Press, 1963. P.121-131.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press, 1967. 203 p.
- Nakagawa H.* Quarternary sea levels of Japanese Islands // J. Geophys. 1967. V.10. P.68-79.
- Patterson B.D.* Mammalian extinction and biogeography in the Southern Rocky Mountains // Extinctions. Chicago: University of Chicago Press, 1984. P.247-293.
- Patterson B.D.* On the temporal development of nested subset patterns of species composition // Oikos. 1990. V.59. P.330-342.
- Patterson B.D., Atmar W.* Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos // Island Biogeography of Mammals. London: Academic Press and Linnean Society, 1986. P.65-82.

THE STRUCTURE OF CARABID BEETLE FAUNA (COLEOPTERA, CARABIDAE)
OF THE KURILE ISLANDS:
TESTING THE NESTEDNESS OF SPECIES DISTRIBUTION

S.K.Kholin.

Institute of Biology and Pedology, Vladivostok-22, Russia

Summary

The flow of colonist species with distance from the source is restricted by linear disposition of islands of the Kuriles. For chain of islands, this gives condition for the origin so called nested subset pattern of species distribution. Random species distribution being simulating have been compared with observed for the carabid beetles in different group of islands. For the Great Kurile Ridge both northern and southern parts, the nested species composition has been found. The landbridge islands on the south of the Kuriles show the species distribution near random (within frame of model). Absence the nested composition here may be related to peculiarities of geological formation and local differences of island environments.