

УДК 595.726+531.5+551.9

И. В. Стебаев, В. М. Муравьева и М. Г. Сергеев

**СПЕЦИФИКА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ  
ПРЯМОКРЫЛЫХ (ORTHOPTERA) В ЛАНДШАФТАХ  
С ТРАВЯНИСТОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ  
НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ**

[I. V. STEBAEV, V. M. MURAV'YOOVA, M. G. SERGEYEV. SPECIFICITY OF ECOLOGICAL STANDARDS OF THE ORTHOPTERA IN LANDSCAPES WITH HERBACEOUS VEGETATION IN THE FAR EAST]

Краснов (1894), рассмотрев все травянистые степи северного полушария, выделил лугово-степные ландшафты Дальнего Востока как исторически «первичные» степи прерийного типа. Бей-Биенко (1950, 1953) высказал мысль о роли таких ландшафтов в формировании особого типа луговой фауны прямокрылых насекомых. Это положение определило маршруты и точки наших исследований на юге Дальнего Востока СССР в 1976, 1977 и 1982 гг. (рис. 1), во время которых было выполнено 385 учетов и фаунистических сборов прямокрылых. Собранные материалы позволяют сформулировать экологическую точку зрения на генезис фауны и ландшафтных сообществ *Orthoptera* Дальнего Востока. Для этого необходимо в первую очередь на количественной основе выявить основные типы ландшафтно-экологических стандартов прямокрылых, которые, будучи отображением современного распределения каждого вида по ландшафтам, характеризуют ту обстановку, в которой формировался вид (Сушкин, 1925; Штегман, 1936; Шварц, 1980, и др.). Мы исследовали 74 вида, еще для 13 есть литературные данные (Правдин, Черняховский, 1975). Учитывая, что данные по распределению прямокрылых в горах использовались нами ограниченно, такой набор видов для нашей работы можно считать вполне достаточным.

В первую очередь необходимо рассмотреть распределение прямокрылых насекомых по травянистым ландшафтам равнины и плато, расположенным на Дальнем Востоке южнее и западнее горных хребтов и более или менее паклоненных к долинам крупных рек, озер или моря. Для выявления закономерностей распределения на этих равнинах в разных зонах и подзонах нами закладывались профили от пойм рек (или озер) до местных водоразделов, хорошо отражающие градиент гидротермических условий и изменение травянистой растительности. При этом нами выделялись сильно увлажненные, главным образом лугово-болотные, поймы (*P*), луговые нижние надпойменные террасы (*L*), еще испытывающие более или менее постоянное подпитие увлажнение, высокие террасы (*H*), увлажняемые лишь склоновым стоком, и водоразделы (*B*) с зональными типами травянистых или лесо-луговых ландшафтов. Отметим, что, по Краснову (1894) и Крашенинникову (1954), именно в таких рядах и происходит эволюционная трансформация ландшафтов в ходе эрозионного цикла от начальных лугово-болотных биогеоценозов к плакорным — степным (или лесным).

В настоящей публикации мы используем материалы, собранные на профилях, заложенных в основных зональных регионах, выделенных нами на основании работ других авторов (Ливеровский, Колесников, 1949; Колесников, 1969). Вследствие своеобразной ориентации природных зон, прибретающих здесь меридиональное протяжение, и отрогов хребтов, вклинивающихся в эти

зоны, на юге Дальнего Востока лесные и лесостепные районы чередуются друг с другом. Ниже они характеризуются в порядке перехода от внутренних к приокеаническим, т. е. в направлении с северо-запада на юго-восток (рис. 1):

1) восточнозабайкальские горные лесостепи на р. Шилка, привлеченные нами только для сравнения и поставленные, как наиболее континентальные, в начале ряда;

2) Амуро-Зейская эрозионно-аллювиальная высокая равнина с южнотаежными лесами, в которые травянистые, в основном лугово-болотные, ландшафты только вкрашены;

3) Зейско-Буреинская аллювиальная лесостепная равнина, ландшафты которой отличаются от забайкальских гораздо меньшей континентальностью климата и постоянством грунтового увлажнения;

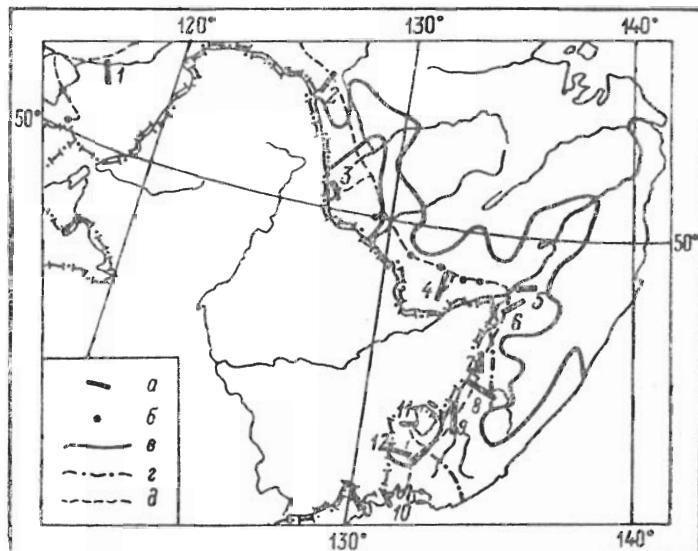


Рис. 1. Расположение профилей и дополнительных точек наблюдения.

*а* — профили (объяснение в тексте), *б* — дополнительные точки, *в* — границы природных зон, *г* — границы подзон, *д* — маршруты экспедиций; *е*, *з* — по Колесникову (1969).

4) южная часть Средне-Амурской аллювиальной равнины с более влажным климатом и с хвойно-широколиственными лесами у южной границы лиственничной тайги, среди которых большие пространства занимают высокотравные вейниковые, местами остеиненные, луга прерийного типа;

5) долина Амура восточнее впадения Уссури с такой же луговой растительностью;

6) подножье хр. Хехцир с хорошо развитыми лесами;

7—9) подгорные равнины Сихотэ-Алиня по правобережью Уссури по мере перехода от средней подзоны хвойно-широколиственных лесов к южной, где особенно обычны различные луга, в том числе остеиненные;

10) теплые и влажные окраинные приморские части глыбово-складчатых низкогорий на самом юге Приморья, где естественная лесная растительность в значительной степени сведена; есть смысл рассмотреть их прежде, чем последующие;

11) озерные равнины приханкайской влажной лесостепи;

12) примыкающие к Приханкайской низменности участки расчлененного плато в бассейне р. Раздольная с более сухими лесостепями. Данные по обилю видов, используемые нами ниже, получены методом учета на время и пересчитаны на один час (Cause, 1930).

Прежде чем перейти к анализу материала, мы приносим благодарность бывшей студентке Новосибирского государственного университета Е. П. Моисеевой, совершившей ряд самостоятельных маршрутов, а также всем сотрудникам

щаших экспедиций. Мы искренне признательны Л. Л. Мищенко, А. В. Горожанову, Л. И. Подгорной и С. Ю. Стороженко за уточнение наших определений.

Ландшафтно-экологический стандарт вида может быть полностью представлен лишь при учете зонального изменения количественного распределения его популяций по ландшафтам. Для этого на основе принципа смены местообитаний (Бей-Биенко, 1930) нами разработана принципиальная схема внутренней ландшафтно-популяционной структуры ареала вида (далее — СПС) (рис. 2, A) (Стебаев, Сергеев, 1982). Для экологической оценки вида особенно важна ее главная часть (H), которая у разных видов может находиться на разных регионах. В ней вид многочислен и населяет приблизительно в равной степени все ландшафты от пойм до водоразделов. К северу и к югу от нее симметрично выделяются остальные части: переходная часть (K), в которой высокая численность вида сохраняется лишь в водораздельных и пойменных ландшафтах; основная часть (C), где вид сохраняется только в этих ландшафтах, причем к югу от главной части — преимущественно во влажных фациях, а к северу — в сухих, и наконец, краевая часть (L), в которой вид заселяет только поймы, сохранившись по сухим фациям на севере и влажным на юге. Кроме того, по мере удаления от главной части увеличивается значение локальных очагов высокой численности, приуроченных к отдельным фациям и показанных на схемах (рис. 2) изолированными пятнами. Естественно, что части СПС могут быть выражены в разной мере, что зависит от специфики вида и ландшафтной структуры региона. Такие схемы построены нами для всех исследованных видов в рамках системы вышеперечисленных профилей, например для *Chorthippus montanus* (рис. 2, B). Они в общем соответствуют принципиальной схеме ландшафтно-популяционной структуры (рис. 2, A). Сопоставляя СПС отдельных видов, мы сочли возможным разделить их на 6 групп. Каждую из них можно охарактеризовать в целом, как это делалось нами для групп вредных саранчовых Прииртышья (Стебаев, Козловская, 1980). При этом уровень численности выражается в суммарном обилии видов этой группы в том или ином местообитании. Для каждой из групп мы выделяем ограниченный набор так называемых руководящих форм, в состав которых входят виды, отличающиеся СПС, наиболее четко соответствующей СПС всей группы, и принадлежащие к наиболее типичным для нее жизненным формам и типам общего географического распространения. Руководящие формы отмечены звездочками в списке видов каждой группы, помещенном в конце работы. Выделенные группы можно кратко охарактеризовать следующим образом:

1) виды, свойственные лесостепным и таежным районам северо-запада исследованного региона (рис. 2, B);

2) виды, сохраняющие тяготение к вышеназванным районам, но широко заселяющие подгорные равнины по всему югу Дальнего Востока, однако при еще малом уровне численности (рис. 2, Г);

3) виды, достигающие высоких численностей, с одной стороны, в Забайкалье, а с другой — в зоне хвойно-широколиственных лесов на Приуссурийской равнине (рис. 2, Д);

4) виды, имеющие развитую структуру популяций в последнем регионе, но малочисленные в северных районах, а в Забайкалье отсутствующие совсем (рис. 2, Е);

5) виды, широко заселяющие почти все районы, но обнаруживающие тяготение, ярко выраженное в ландшафтной структуре их населения, с одной стороны, к летне-ксеротермным внутриконтинентальным районам Забайкалья, а с другой — к самым южным, лесостепным районам Приморья (рис. 2, Ж);

6) виды, обнаруживающиеся только в северных и южных лесостепных районах и почти отсутствующие во всех остальных, лежащих между ними на советской части Дальнего Востока (рис. 2, З).

Таким образом, в ряду предложенных нами групп намечается постепенный переход от видов, характерных для достаточно влажных и относительно запущенных, но континентальных по климату условий, через виды, связанные в основном с районами муссонного, достаточно влажного, но в начале еще прохладного, а затем и теплого климата, к видам, способным обитать и в континентальных, и приокеанических условиях с хорошей летней термообеспеченностью.

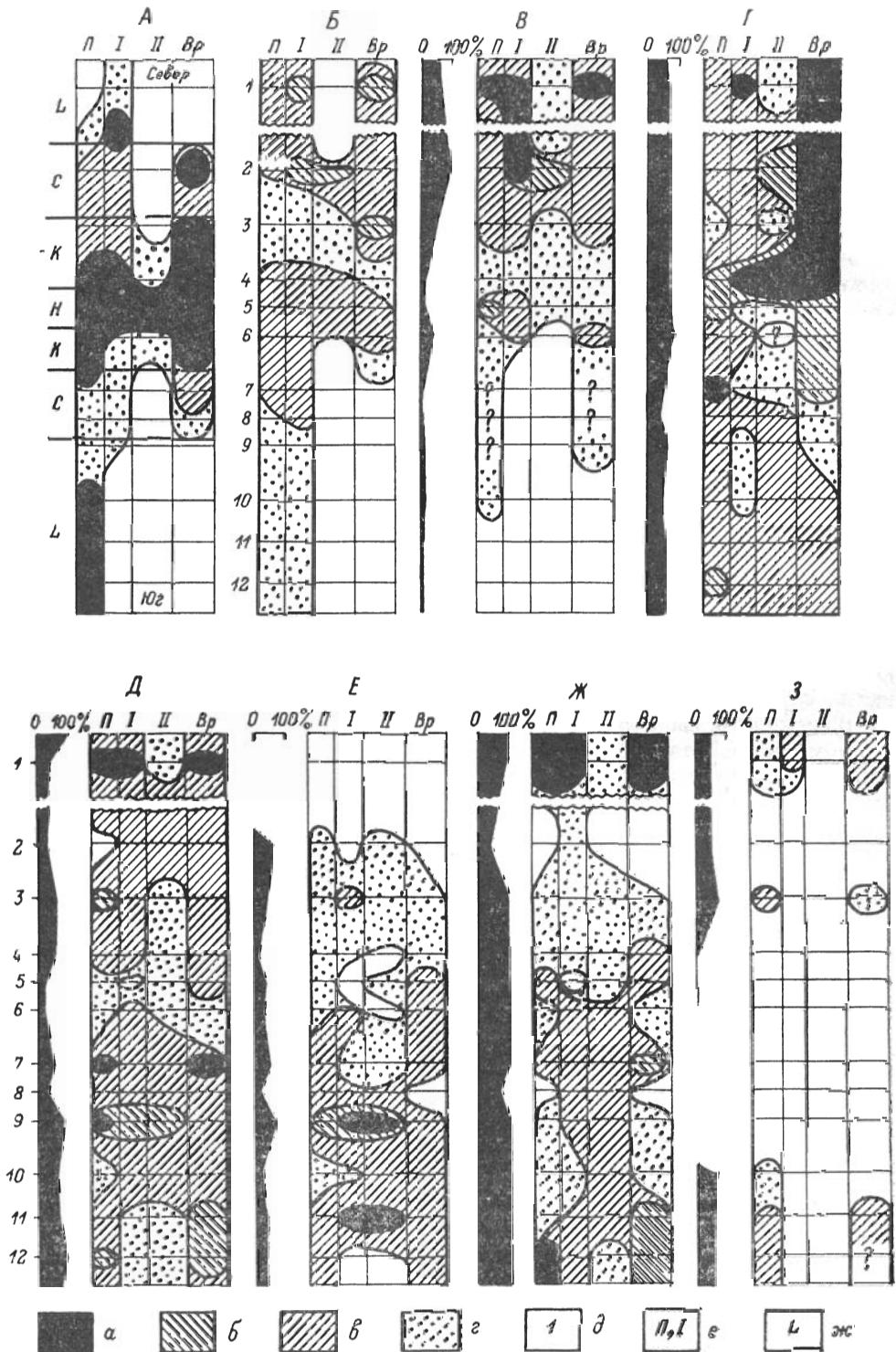


Рис. 2. Схемы ландшафтно-популяционной структуры ареалов.

*A* — принципиальная схема структуры ареала, *B* — схема структуры ареала *Chortippus montanus* (Charg.) и *C*—*З* — выделенных групп видов, *а*—*е* — уровни численности прямых (а — наиболее высокий, *ж* — наименее высокий); *ж* — морфозоны, охарактеризованные в тексте и показанные на рис. 1; *е* — типы ландшафтов (*II* — поймы, *I* — первая надпойменная терраса; *II* — высокие террасы и склоны водоразделов; *Br* — водоизделы); *ж* — части ландшафтно-популяционной структуры ареала (*H* — гладкая, *K* — переходная, *С* — основная, *L* — краевая). *Л*—*Л2* — морфозоны (объяснение в тексте). На рис. В—З слева показано, какая часть от числа видов группы, распространенных в районе каждого профиля, обнаружена из трофея исследованной..

Уже у приведенного нами в качестве примера *Ch. montanus* (рис. 2, *B*) четко проявляются две специфические для данного района и ярко выраженные у других видов особенности: 1) некоторая расплывчатость, которую можно объяснить гидротермической мягкостью условий, связанной с летне-муссонным климатом, который сглаживает различия среды и в различных ландшафтах одного района, и в какой-то степени между районами; в связи с этим характерные для принципиальной СПС части с отсутствием вида в местных условиях выглядят как части с очень низкой плотностью популяций; 2) разделение СПС на две области, грубо говоря, северную и южную, между которыми намечается полоса понижения численности, а в каждой из которых в отдельности обнаруживаются элементы, свойственные для всей принципиальной схемы. Это можно объяснить тем, что и южные и северные из исследованных нами районов независимо связаны с лесостепными регионами, расположеннымми внутриконтинентально, а также тем, что между этими районами обнаруживаются участки, отличающиеся пониженной теплообеспеченностью, например район хр. Хехцир. Конечно, количественная сторона СПС для групп видов может зависеть не только от обилия видов, но и от числа их. Последнее отражено на рис. 2 в виде диаграмм, показывающих какая часть от числа видов этой группы, распространенных в районе каждого профиля, обнаружена во время исследований. Эти диаграммы показывают, что видовое разнообразие не оказывает существенного влияния на СПС группы.

Учитывая эти обстоятельства, обратимся к рассмотрению специфики использования вышеперечисленными группами видов различных частей ландшафтных профилей в серии районов, которые были охарактеризованы выше. При этом дополнительно используем данные по морфологическим адаптациям прямокрылых (Стебаев, Омельченко, 1981; Стороженко, 1982; Горохов, 1983) и по их общему географическому распространению (Сергеев, 1981, 1984).

У видов первой группы главная часть СПС, характеризующаяся заселением всех ландшафтов, приходится на амуро-зейскую тайгу (рис. 2, *B*, 2), в которой наиболее высокие численности обнаруживаются на террасах. К северо-западу и к юго-востоку хорошо проявляется основная часть с водораздельно-долинной разобщенностью популяций. При этом в Забайкалье (1), в целом более засушливом, обильно заселены поймы. Именно в этих условиях формируются периферийные очаги высокой численности. Разрыв СПС приходится на Средне-Амурскую равнину (4). Непосредственно за ним в долине Амура и у хр. Хехцир намечаются элементы второй главной части СПС. Однако в полном виде она в отличие от северо-запада всего района исследований здесь не складывается, что совпадает с началом сильного сокращения числа видов. В более теплые районы виды данной группы проникают по равнинам, образуя сильно разобщенные малочисленные популяции (рис. 2, *B*, 7—10). Выясняющаяся таким образом сравнительная холодолюбивость видов этой группы подтверждается и характером их географического распространения: более половины видов являются лесными, лесо-лесостепными, а также полизональными транспалеарктами. Среди видов этой группы много морфологически адаптированных к постоянному обитанию в толще осоково-злакового растительного покрова. Руководящие формы (РФ): *Metrioptera brachyptera*, *Chrysochraon dispar*, *Gomphocerus rufus*, *Chorthippus albomarginatus*.<sup>1</sup>

Вторая группа отличается тем, что главная часть СПС ее совокупности видов приходится на значительно менее континентальные по климату, но еще достаточно прохладные районы Средне-Амурской равнины (рис. 2, *G*, 4). Здесь высокие численности наблюдаются по всему профилю от пойм до водоразделов. К северу от нее в отличие от предыдущей группы водораздельные ландшафты используются лучше, чем поймы. Полоса депрессии численности по сравнению с первой группой сдвинута южнее, на район хр. Хехцир (6). Вторая область СПС распространяется уже на все районы, лежащие южнее, однако ее характерные части лишь едва проявляются, несмотря на незначительное снижение числа видов. На основании ландшафтного положения очагов высокой численности этой области СПС можно считать, что здесь в отличие от северной подобласти

<sup>1</sup> Полные списки видов даны в конце работы.

полнее проявляется использование пойм. Тяготение к водоразделам на севере и к поймам на юге свидетельствует об относительной тепло- и влаголюбивости этих видов. В целом такое изменение ландшафтного положения мест наиболее плотных популяций является хорошим проявлением принципа смены местообитаний и к северу, и к югу, что обычно свойственно видам относительно термичных зон. Это отражается и в изменении характера географического распространения, в первую очередь — в преобладании южнолесных видов. Показательна и большая роль мало дифференцированных жизненных форм, свойственных широкотравным полянам лиственных лесов. РФ: *Gampsocleis sedakovi*, *Primnoa primnoa*, *Eirenephilus longipennis*, *Ch. montanus*.

**Третья группа**, несмотря на незначительное изменение числа видов от района к району, отличается некоторой «смазанностью» северо-западной области СПС, в то время как ее юго-восточная область достаточно хорошо дифференцирована на систему ландшафтных популяций (рис. 2, Д). Главная часть СПС приходится на самую южную часть Приуссурийской равнины (9). Она оконтуривается переходными частями СПС. Однако в самых теплых лесостепных районах (11, 12) достаточно отчетливо проявляется разделенность плотных популяций на водоразделах и в поймах, характерная для основной части принципиальной СПС. Что касается северо-западных районов, то здесь характерные элементы СПС выражены значительно слабее. Наиболее важная для определения экологического стандарта вида главная часть в пределах исследованной территории не обнаруживается. Все это позволяет охарактеризовать виды данной группы в целом как, может быть, несколько менее влаголюбивые, чем виды предыдущей, но, несомненно, более теплолюбивые. Это отражается и в общем географическом распространении. Преобладают виды, связанные преимущественно со степной и лесостепной зонами. Существенно присутствие в этой группе форм с отдельными хорошо выраженным морфологическим признаками геобионтности. РФ: *Phaneroptera falcata*, *Podismopsis ussuriensis*, *Arcyptera fusca*, *Chorthippus aethalinus*, *Celes skalozubovi*.

В четвертой группе все части схемы ландшафтно-популяционной структуры выглядят на северо-западе сильно редуцированными (рис. 2, Е, 1—4). После зоны депрессии они, наоборот, очень хорошо выражены, особенно по сравнению с предыдущей группой. Главная часть СПС приходится на юг Приуссурийской равнины (9) и приханкайские лесостепи (11). Что же касается плато в бассейне р. Раздольная и низкогорий на самом юге Приморья, то здесь, несмотря на сохранение довольно большого числа видов группы, плотность их общего населения падает, причем на лесостепном плато (12) намечается даже характерный для основной части разрыв между пойменными и водораздельными популяциями. Учитывая, что такой же тип СПС наблюдается и в северной половине Приуссурийской равнины (6, 7), можно прийти к заключению, что главным свойством видов четвертой группы является влаголюбивость при естественно большей по сравнению с предшествующими теплолюбивости. Они в общем наиболее типичны для муссонных районов юга Дальнего Востока. Это находит свое выражение в том, что, за исключением *Podismopsis geniculalis*, все виды этой группы являются южнолесными притихоокеанскими. О том же свидетельствует и увеличение по сравнению с предыдущей группой доли прямокрылых, обладающих признаками фитобионтности, т. е. связи с густыми, в том числе злаковыми, травостоями, а также появление таких форм, как трогобионты. РФ: *Gampsocleis ussuriensis*, *Zubovskya parvula*, *Atlanticus brunneri*, *Diestrammena unicolor*, *Primnoa ussuriensis*, *Shirakiacris shirakii*.

**Пятая группа** вновь характеризуется довольно полным заселением всех ландшафтов и районов. Наименее заселены как по обилию, так и по числу видов таежные районы (рис. 2, Ж, 2). Главная отличительная черта группы состоит в том, что максимальные численности ее видов отмечаются, с одной стороны, в самых приокеанических частях региона, а с другой — в наиболее внутренних континентальных районах Забайкалья. Причем нигде не удается выделить главные части СПС. Это связано с четкой разобщенностью долинных и водораздельных популяций. В то же время следует отметить, что виды, характерные для северо-западной области, на юго-востоке играют подчиненную роль, господствуют же здесь те, которые в Забайкалье не известны. Все это позволяет счи-

тать прямокрылых данной группы сухолюбивыми, но часть из них более холодолюбива, а другая — теплолюбива. Первые являются полизональными транспалеарктическими, а вторые — южнолесными притихоокеанскими. РФ: *Otomcestus haemorrhoidalis*, *Oedaleus infernalis*.

В шестой группе видов выделяются резко выраженные разрывы населения. Такие прямокрылые найдены в Забайкалье, зейско-буреинских и приханкайских лесостепях (рис. 2, 3, 1, 3, 11—12). Здесь мы обнаруживаем основные и краевые части СПС, что говорит о том, что оптимальные для этих видов районы должны находиться на сильно остеиненные территории. В связи с этим в группе представлены только различные степные прямокрылые, как правило, обладающие ярко выраженными чертами геобионтности. РФ: *Paracryptera micropiera*, *Sphingonotus mongolicus*.

Все сказанное позволяет разделить обследованные нами равнинные и отчасти низкогорные территории юга Дальнего Востока СССР на следующие эколого-географические районы, существенные для прямокрылых.

1. Приамурский район (2—6) уже был намечен нами ранее (Сергеев, 1978). Он характеризуется широким распространением прямокрылых первой и второй групп, которые имеют здесь СПС, близкую к принципиальной. Что касается всех остальных групп, то набор их видов достаточно полон, однако общий уровень обилия невелик. В этом районе следует выделить два своеобразных участка: первый — на высокой таежной равнине, отделяющей Приамурский район от Забайкалья, и второй — отделяющий данный район от остальных, у впадения Уссури в Амур. Первый из них отличается особенно широким распространением по ландшафтным профилям видов первой группы, а последний — видов, свойственных второй. В целом Приамурский район по отношению к прямокрылым можно характеризовать как прохладный. Показательно, что виды, свойственные этому району, являются лесными и лесостепными транспалеарктами. Наиболее типичны для него *Ch. albomarginatus* и *Ch. montanus*.

2. Приуссурский район охватывает всю Приуссурскую подгорную равнину от мест несколько южнее устья р. Хор до северных пределов Приханкайской низменности, далее же он продолжается до самого юга Дальнего Востока (7—10). В него проникает неполное число видов первой и второй групп, при этом они снижают свою численность и остаются приуроченными лишь к некоторым ландшафтам. Наибольшую роль по числу видов, по обилию и по степени выраженности ландшафтной дифференциации популяций играют представители третьей и четвертой групп и в несколько меньшей степени — пятой. Прямокрылые же шестой группы практически отсутствуют. На территории района господствуют южнолесные притихоокеанские виды. Для него наиболее типичны *A. brunneri*, виды рода *Primnoa* F. d. W. и др.

3. Приханкайский район включает в себя Приханкайскую низменность и более высокое и сухое плато в бассейне р. Раздольная (11—12). Виды первой группы на его территории вообще не найдены, второй — представлены слабо, но не столько по числу видов, сколько по их численности. Роль прямокрылых третьей и четвертой групп также менее значительна, но это выражается не в снижении числа видов или их обилия, а в том, что их СПС представлены только основными частями, т. е. здесь для этих видов характерна разобщенность долинных и водораздельных популяций, как это обычно бывает у южных границ ареалов. Характерный для района элемент — шестая группа. Но и для нее свойственна разобщенность популяций, однако примерно такого типа, который наблюдается у границ избыточно влажных для вида областей. Кроме того, таких видов немного, особенно на фоне числа прямокрылых, типичных для предыдущего района. Приханкайскому району присущи *Oxya chinensis* и *Euchorthippus unicolor*.

Таким образом, наиболее разнообразное и обильное население обнаруживается на юге Приуссурского района. Наиболее же беден в этом отношении юго-восток Приамурского района.

Если описанные эколого-географические районы отражают ограничения для расселения видов, то отдельные ландшафты, наоборот, выступают как проводники не только внутри одного района, но и из одного района в другой. Обычно особенно большую роль в качестве подобных проводников играют

поймы и низкие надпойменные террасы, по влажным фациям этих ландшафтов — для мезогигрофилов (на юг), по сухим — для ксерофилов (на север) (Стебаев, Сергеев, 1982). На исследованных нами равнинах их значение в качестве каналов расселения проявляется ограниченно (Сергеев, 1978) и хорошо выражено только в проникновении прямокрылых первой группы в теплообеспеченные районы, а прямокрылых шестой группы — в менее теплообеспеченных. Что касается особенно характерных для местной фауны видов третьей, четвертой и в меньшей степени пятой групп, то наиболее широко они расселены по низким и высоким надпойменным террасам, т. е. по местам, хорошо дренируемым и вследствие наклона поверхности лучше инсолируемых. Значение водоразделов в отношении расселения проявляется лишь во второй группе и то только в Приамурском районе.

Все это создает основу для эколого-географической диагностики сообществ в связи с проблемами генезиса населения прямокрылых в травянистых биогеоценозах Дальнего Востока, возникающих в связи с развитием зразионных процессов среди различных типов лесов этой территории.

Прямокрылые насекомые второй, третьей и четвертой групп в целом содержат наибольшее число видов, зонально связанных с южной окраиной лесной зоны, а в меридиональном отношении ограниченных притихоокеанскими секторами Евразии с их муссонным климатом. Здесь они заселяют все типы местных травянистых ландшафтов от заболоченных лугов и лугов прерийного типа до оステненных. Виды этих групп на всей территории от Зейско-Буреинской равнины до Приханкайской низменности образуют полные системы ландшафтно-популяционной структуры с главными, основными и краевыми частями. Все сказанное означает, что виды этих трех групп могут обеспечивать формирование сообществ прямокрылых в местных травянистых экосистемах без какого-либо существенного участия представителей степных фаун, которое можно было бы предполагать.

Следовательно, тезис Бей-Биенко (1953) о формировании на Дальнем Востоке особого комплекса прямокрылых, населяющих травянистые биогеоценозы, находит полное подтверждение с ландшафтно-экологической точки зрения, основанной на анализе количественного распределения этих насекомых. Важно отметить, что, насколько можно судить по нашим материалам, основным районом развития этого комплекса является средняя и южная части Приуссурийской равнины, а внутри нее — ландшафты склонов речных долин. Показательно присутствие в этом комплексе относительно ксеротермных видов, как правило, широко распространенных по югу Сибири и входящих в состав типичных степных сообществ. Это служит дополнительным подтверждением вклада, внесенного неморальными комплексами, в формирование степной фауны (Сергеев, 1984), причем этот вклад был, по-видимому, особенно существен в прошлом.

## ВИДОВОЙ СОСТАВ ГРУПП

### Первая группа

- Decticus nigrescens* (Serg. Tarb.)
- Sphagriana ussuriana* (Uv.)
- Bicolorana bicolor* (Phil.)
- Tetrix tenuicornis* (Sahlb.)
- Metrioptera brachyptera* (L.)\*
- Melanoplus frigidus* (Boh.)
- Chrysachraon dispar* (Germ.)\*
- Stenobothrus lineatus* (Panz.)

- Omocestus viridulus* (L.)
- Gomphocerus rufus* (L.)\*
- Aeropus kudia* Caud.
- A. sibiricus* (L.)
- Charinthippus intermedius* (E.-Bieb.)
- Ch. albomarginatus* (Deg.)\*
- Stellomorphyma grossum* (L.)
- Pseudaeschna serratalis* (L.)

### Вторая группа

- Gampsocleis sedakovii* F. d. W.\*
- Conocephalus kleinensis* (Reidt.)
- Teleogryllus infernalis* (Sauv.)
- Prinxoxys primulae* F. d. W.\*
- Birenephilus longipennis* (Skir.)\*

- Euthystira brachyptera* (Oscł.)
- Charinthippus montanus* (Charp.)\*
- Ch. fallax* (Zub.)
- Meantelus alliaceus* (Germ.)
- Epacromias palverulentus* (F. d. W.)

### Третья группа

- Phalangoptera falcata* (Poda)\*
- Tettigidea viridissima* L.

- Padismopsis ussuriensis* Ikonn.\*
- Ancyptera fusca* (Pall.)\*

*Metrioptera engelhardtii* Uv.  
*Conocephalus discolor* Thnb.  
*Ruspolia nitidula* (Scop.)  
*Dianemobius fascipes* (Walk.)  
*Tetrix subulata* (L.)  
*T. japonica* (I. Bol.)  
*Calliptamus abbreviatus* Ikonn.  
*Mongolotettix japonicus* (I. Bol.)

*Chorthippus aethalinus* (Zub.)\*  
*Ch. hammarstroemi* (Mir.)  
*Ch. schmidti* (Ikonn.)  
*Ch. dorsatus* (Zett.)  
*Stethophyma tsherskii* Ikonn.  
*Aiolopus thalassinus* (F.)  
*Celes skalozubovi* Adel.\*

#### Четвертая группа

*Ducetia chinensis* (Br.-W.)  
*Elimaea fallax* B.-Bien.  
*Tettigonia ussuriana* Uv.  
*Atlanticus brunneri* (Pyln.)\*  
*Paratlanicus ussuriensis* (Uv.)  
*Anatlanicus uvarovi* (Mir.)  
*Gampsocleis ussuriensis* Adel.\*  
*Uvarovites inflatus* (Uv.)  
*Metrioptera bonneti* (I. Bol.)  
*Conocephalus japonicus* (Redt.)  
*C. percaudatus* B.-Bien.  
*Tachycines boldyrevi* Uv.  
*Diestrammena unicolor* Br.-W.\*  
*Nigrogyrus sibiricus* (Chop.)  
*Pteronemobius nitidus* (I. Bol.)  
*Dianemobius csikii* (I. Bol.)  
*D. taprobanensis* (Walk.)

*Oecanthus longicaudus* Mats.  
*Xya japonica* Haan  
*Clinotettix ussuriensis* B.-Bien.  
*Oxya chinensis* (Thnb.), sensu Hollis  
*Zubovskya parvula* (Ikonn.)\*  
*Anapodisma miramae* Dov.-Zap.  
*Primnoa primnoidea* (Ikonn.)  
*P. robusta* L. Mistsh.  
*P. assimilis* L. Mistsh.  
*P. tristis* L. Mistsh.  
*P. ussuriensts* (Serg. Tarb.)\*  
*P. litoralis* (Serg. Tarb.)  
*Miramella solitaria* (Ikonn.)  
*Ognevia sergii* Ikonn.  
*Shirakiacris shirakii* (I. Bol.)\*  
*Podismopsis gentilaris* (Shir.)

#### Пятая группа

*Omocestus haemorrhoidalis* (Charp.)\*  
*Chorthippus biguttulus* (L.)

*Euchorthippus unicolor* (Ikonn.)  
*Oedaleus infernalis* Sauss.\*

#### Шестая группа

*Deracantha onos* (Pall.)  
*Haplottropis brunneriana* Sauss.  
*Paracyptera microptera* (F. d. W.)\*

*Bryodema tuberculatum* (L.)  
*Sphingonotus mongolicus* Sauss.\*

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бей-Биенко Г. Я. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчовых (Orthoptera, Acrididae) в Западно-Сибирской и Зайсанской низменностях. — Тр. по защ. раст., сер. энтомол., 1930, 1, 1, с. 51—90.
- Бей-Биенко Г. Я. Прямокрылые — Orthoptera и кожистокрылые — Dermaptera. — В кн.: Животный мир СССР, 3, Зона степей. М.; Л., 1950, с. 379—423.
- Бей-Биенко Г. Я. Прямокрылые — Orthoptera и кожистокрылые — Dermaptera. — В кн.: Животный мир СССР, 4, Лесная зона. М.; Л., 1953, с. 527—552.
- Горюхов А. В. Жизненные формы сверчковых (Orthoptera, Grylloidea) Дальнего Востока СССР. — Биол. науки, 1983, 1, с. 49—56.
- Колесников В. П. Растительность. — В кн.: Южная часть Дальнего Востока. М., 1969, с. 206—250.
- Краснов А. Н. Травяные степи северного полушария. — Изв. Имп. общ-ва любит. естествознан., атропол. и этногр., 1894, 31, с. 1—294 (Тр. геогр. отд., вып. 1).
- Крашенинников И. М. Географические работы. — М., Географгиз, 1954. 612 с.
- Ливеровский Ю. А., Колесников В. П. Природа южной половины Советского Дальнего Востока. М., Географгиз, 1949. 382 с.
- Правдин Ф. Н., Черняховский М. Е. Закономерности экологического распределения ортоpteroидных насекомых (Orthopteroidea) в Южном Приморье. — Энтомол. обозр., 1975, 54, 2, с. 360—373.
- Сергеев М. Г. Сравнительная характеристика фауны и населения саранчовых бестепенных ландшафтов Дальнего Востока СССР. — В кн.: Матер. Всесоюз. науч. студ. конф. Биология. Новосибирск, 1978, с. 102—107.
- Сергеев М. Г. Классификация ареалов кузнециковых и саранчовых Сибири и сопредельных территорий. — В кн.: Вопросы экологии. Поведение и экология насекомых, связанных с агробиогеоценозами. Новосибирск, 1981, с. 116—143.
- Сергеев М. Г. Эколо-географическая специфика и районирование фауны прямокрылых насекомых Южной Сибири и сопредельных территорий. Автореф. дис. Новосибирск, 1984. 18 с.
- Стебаев И. В., Козловская Е. Б. Закономерности количественного распределения комплексов вредных степных и луговых саранчовых Приморья и Юго-Восточного Казахстана в связи с районированием их потенциальной вредоносной деятельности. — Вопросы экологии (Новосибирск), 1980, 6, с. 31—51.
- Стебаев И. В., Омельченко Л. В. Общие особенности морфоадаптационных типов, или жизненных форм, саранчовых Южной Сибири и сопредельных территорий. —

- В кн.: Вопросы экологии. Поведение и экология насекомых, связанных с агробиогеоценозами. Новосибирск, 1981, с. 13—38.
- С т е б а е в И. В., С е р г е е в М. Г. Внутренняя ландшафтно-популяционная структура ареала на примере саранчовых. — Журн. общ. биол., 1982, 43, 3, с. 399—410.
- С т о р о ж е н к о С. Ю. Жизненные формы кузнециковых и ложнокузнециковых (Orthoptera: Tettigonioidea, Gryllacridoidea) Дальнего Востока СССР. — Биол. наук, 1982, 9, с. 40—52.
- С у ш к и н П. П. Зоологические области Средней Сибири и ближайших частей Нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии. — Бюл. МОИП, Отд. биол., 1925, 34, с. 7—86.
- Ш в а р ц С. С. Экологические закономерности эволюции. М., Наука, 1980. 278 с.
- Ш т е г м а н Б. К. О принципах зоogeографического деления Палеарктики на основе изучения типов орнитофауны. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1936, 2—3, с. 524—563.
- G a u s e G. F. Studies on the ecology of the Orthoptera. — Ecology, 1930, 11, 2, p. 307—325.

Новосибирский  
государственный университет  
им. Ленинского комсомола,  
Горно-Алтайский  
педагогический институт,  
Биологический институт  
СО АН СССР. Новосибирск.

Поступила 1 VI 1985.

---

#### SUMMARY

Ecological standards of the *Orthoptera* of the USSR Far East are described on the basis of the landscape-population structure of a species inside its geographic area (Fig. 2). Priamurskij, Priussurijskij, and Prihankajskij regions are marked out. The thesis of Bey-Bienko (Бей-Биенко, 1950, 1953) on forming of special orthopteroid complex in grass communities of the Far East is confirmed. Priussurijskij region was the main place of the origin of this complex.

---