

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

СЕРИЯ  
БИОЛОГИЧЕСКАЯ

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

МОСКВА

УДК 591.526:599.32.4

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ В ТРАВЯНИСТЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ГОЛАРКТИКИ

© 1998 г. М. Г. Сергеев

*Институт систематики и экологии животных СО РАН, 630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11*

Поступила в редакцию 31.12.97 г.

Обсуждаются основные методологические подходы, ориентированные на выявление закономерностей распределения насекомых. Характеризуется размещение ареалов и центров разнообразия насекомых-фитофагов (в первую очередь прямокрылых) в районах распространения травянистых экосистем Голарктики. Описывается общая картина распределения популяционных группировок, биомасс и сообществ прямокрылых вдоль зонального и континентального градиентов.

Травянистые экосистемы (в широком смысле) занимают обширные территории в Голарктике: от тундр до пустынных регионов и южных высокогорий. Главное место среди них занимают сообщества, формирующие природные зоны. В первую очередь это степи и прерии, а также прилегающие к ним с юга полупустыни и многие варианты пустынь.

Травянистые экосистемы являются ареной жизни огромного числа насекомых-фитофагов. Значение насекомых-фитофагов в функционировании травянистых экосистем часто сопоставимо со значением травоядных млекопитающих – копытных и грызунов. В саваннах особенно заметную роль играют термиты и саранчовые, а в степях, полупустынях и некоторых типах пустынь – саранчовые. Нередко значимо присутствие равнокрылых, а также ряда семейств полужесткокрылых и жесткокрылых.

Не случайно эти ландшафты и именно такие насекомые привлекали внимание многих энтомологов. Исследования распределения насекомых-фитофагов в травянистых экосистемах во многом определили формирование основополагающих подходов современной биогеографии (Семенов-Тянь-Шанский, 1935; Крыжановский, 1965; Чернов, 1975 и др.), становление представлений о фазовой изменчивости (Uvarov, 1977) и принципе смены местообитаний (Бей-Биенко, 1930). Вместе с тем, в последние десятилетия накопились новые данные, позволяющие существенно уточнить наши представления о распределении насекомых-фитофагов в травянистых экосистемах Голарктики. В исследовании закономерностей пространственной организации биосферы региональный подход может быть противопоставлен типологическому. Суть первого состоит в выявлении индивидуальных целостных участков земной поверхности, расположенных закономерно и обладающих определенными границами (Прокаев, 1967;

Сочава, 1978 и др.). Процесс выделения таких участков есть районирование (Алаев, 1983). Существование, что каждый такой участок имеет свою историю, поэтому можно говорить о его исторически сложившемся внутреннем единстве и исторически сформировавшихся границах. Типологический подход состоит в выделении участков, занятых сходно организованными либо даже идентичными сообществами (в широком смысле), ландшафтами или регионами (Сочава, 1978; Алаев, 1983 и др.). Обычно такие участки не являются целостными и уникальными. Единство типологических выделов (зон, ареалов и др.) обусловлено сходством их строения.

Цель данной публикации – очертить закономерности, выявляющиеся в результате комплексного (качественного и количественного, регионального и типологического) анализа распределения насекомых-фитофагов в травянистых экосистемах Голарктики. Естественно, подобный анализ осуществим только для относительно хорошо изученных групп. К числу таковых в первую очередь можно отнести прямокрылых. Характер распределения именно этой группы и будет в основном обсуждаться. В необходимых случаях будут привлекаться и данные по другим насекомым-фитофагам.

Основные методические подходы и имеющиеся исходные данные неоднократно описывались (Сергеев, 1986; Пшеницына и др., 1993; Sergeev, 1992, 1997), и поэтому я не буду на них останавливаться.

### АРЕАЛЫ, ЦЕНТРЫ РАЗНООБРАЗИЯ И РАЙОНИРОВАНИЕ

Классический аспект биогеографии – это исследование ареалов (по своей сути типологическое) и использование данных ареалогического

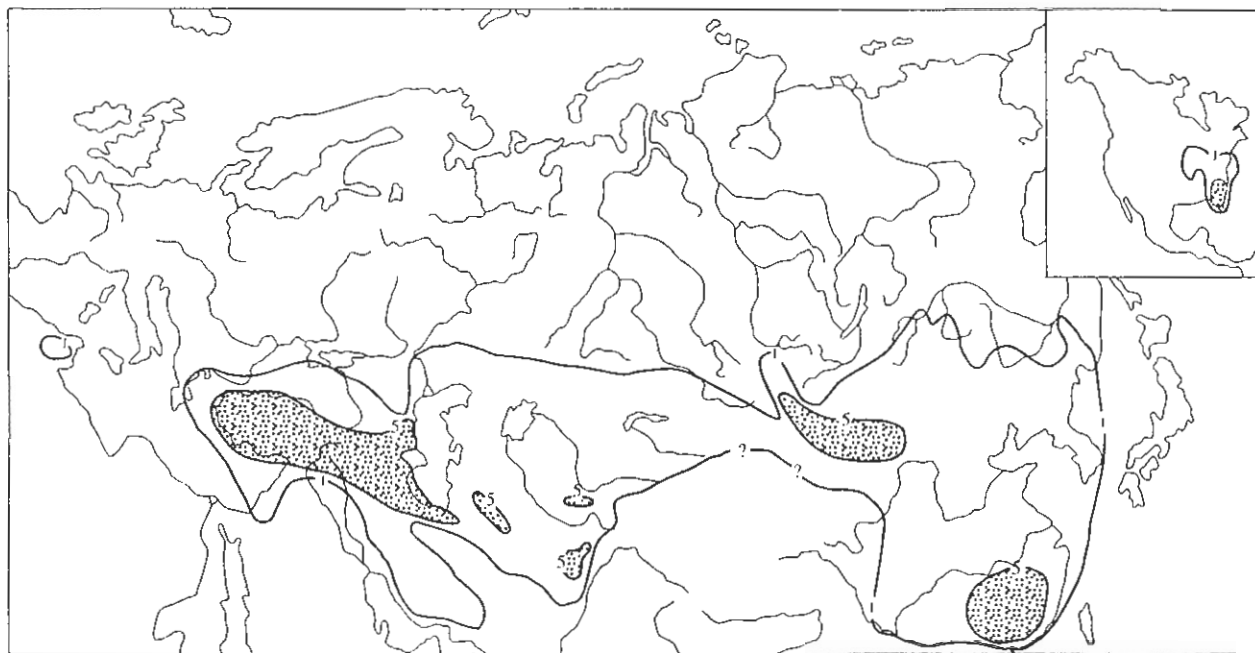


Рис. 1. Распределение кузнечиков трибы Drymadusini в Голарктике. 5 – места распространения Drymadusini.

анализа для районирования и описания закономерностей распределения центров разнообразия.

Общий характер распределения ареалов прямокрылых, обитающих в травянистых экосистемах Голарктики, может быть описан следующим образом: в северной части региона господствуют виды с очень широким распространением (например, в Евразии – полизональные транспалеаркты) (Сергеев, 1986). Южнее, в степях и лесостепях доля подобных форм остается значительной, но более заметным становится присутствие таксонов, ареалы которых почти не выходят за пределы этих природных зон. Вместе с тем эндемичных таксонов прямокрылых (даже видов) крайне мало. Они приурочены в основном к западным [в основном кузнечики из родов *Isophya* и *Poecilimon* (Бей-Биенко, 1954)] и восточным (Сергеев, 1995) окраинам степей и лесостепей.

Еще южнее, в полупустынях и пустынях, участие широко распространенных видов становится менее заметным, но среди них появляются формы, встречающиеся в тропиках и субтропиках Старого Света. Напротив, виды с ограниченными ареалами, в том числе эндемичные, становятся весьма обычными (Сергеев, 1986; Sergeev, 1992, 1997).

Для степей и лесостепей Евразии близкая картина распределения видов жуков-нарывников выявлена недавно С.Э. Чернышевым (1997). А.Ф. Емельянов (1980) также подчеркивает относительно небольшие размеры ареалов носаток подсемейства *Orgeriinae* в аридных областях как

Палеарктики, так и Неарктики. Для Северной Америки сходный характер распределения описан для саранчовых (Оте, 1979) и булавоусых чешуекрылых (Scott, 1986).

Такая картина распределения ареалов отражается и в закономерном расположении центров разнообразия. В зональных выделах мезофильные насекомые (многие булавоусые чешуекрылые, равнокрылые, полужесткокрылые, жесткокрылые, часть кузнечиков) наиболее многообразны и обильны в фаунистических регионах, охватывающих южные части лесной зоны (особенно область распространения неморальных ландшафтов). Это хорошо прослеживается как в Палеарктике (Сергеев, 1986), так и в Неарктике (Scott, 1986).

Сравнительно ксерофильные группы (в первую очередь саранчовые, сатириды из чешуекрылых, некоторые равнокрылые, жесткокрылые и др.) представлены большим числом видов в степных, полупустынных и пустынных регионах. Здесь расположены основные центры их разнообразия (Сергеев, 1986; Scott, 1986 и др.). Показательно распределение кузнечиков трибы *Drymadusini* s.l. (рис. 1), часть родов которой отчетливо ограничена неморальными регионами Голарктики; в то же время многие другие роды этой трибы эндемичны для аридных областей либо горных регионов Евразии.

Исследование размещения ареалов и их границ, а также центров разнообразия и очагов эндемизма позволяет вплотную подойти к проблеме

районирования. Анализ распространения прямокрылых насекомых позволил предложить подробные схемы районирования для лесостепных, степных, полупустынных и пустынных районов Евразии (Сергеев, 1986; Sergeev, 1992, 1993, 1995). С севера на юг четко прослеживается увеличение значимости и дробности выделов разного ранга, связанное как с дифференциацией природных условий, так и с увеличением количества узкоареальных видов.

### РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ

Для сравнительно хорошо исследованных групп, таких как саранчовые, возможна типизация популяционных систем видов, в первую очередь на основе их приуроченности к конкретным зонально-ландшафтным выделам (Стебаев, Сергеев, 1982; Сергеев, 1986; Казакова, Сергеев, 1992).

Подобные исследования важны не только для понимания популяционной биологии того или иного вида, но и для выявления закономерностей, определяющих возможность сосуществования близких по экологическим и эволюционным особенностям форм. На этом уровне перспективны оценки взаимосвязи прямокрылых с основными типами антропогенных ландшафтов. В общем плане схема ландшафтного распределения видовых поселений является одним из отображений экологической ниши, фактически так называемой ресурсной нишей (Арманд, 1988).

Отчетливо выделяются аридные и неморальные районы развития травянистых экосистем, где разнообразные эндемики и субэндемики имеют популяции, спорадично распределенные по плакорам и речным долинам, а также горным склонам (Сергеев, 1994; Sergeev, 1997). Есть и более широко распространенные прямокрылые, имеющие в пределах этих подобластей оптимумы ареалов. Но их поселения здесь также могут быть изолированы друг от друга. В этих подобластях все разнообразие доступных для прямокрылых местообитаний заселено как бы мозаикой небольших поселений прямокрылых, которые по сути дела дополняют друг друга. Общий же уровень численности этих насекомых, как правило, невысок (менее 1 экз./м<sup>2</sup>).

В степях и лесостепях количество видов с оптимумами ареалов ниже; у них, как правило, четко выявляется главная часть, в пределах которой вид заселяет на высоком уровне численности все доступные местообитания (Стебаев, Сергеев, 1982; Казакова, Сергеев, 1992) и, по крайней мере, переходная часть ареала. В распределении их поселений по ландшафтам разрывы не устанавливаются или устанавливаются с трудом. Отсут-

ствие явной разобщенности популяций должно служить препятствием для формообразования. Вместе с тем практически эвриландшафтное расселение и высокая численность (часто свыше 5–7 экз./м<sup>2</sup>) могут препятствовать проникновению в регион видов из соседних районов (Сергеев, 1994; Sergeev, 1997). Здесь поселения прямокрылых, видимо, широко перекрываются друг с другом во всех травянистых ландшафтах, а основные межвидовые различия связаны с размещением наиболее плотных популяций.

На пространственное распределение популяционных группировок явный отпечаток накладывает и градиент континентальности. Так, наши данные (Сергеев, Ванькова, 1996) показывают четкие различия в степени локализованности популяций между двумя викарирующими очень близкими видами саранчовых – *Calliptamus italicus* L. и *Calliptamus abbreviatus* Ikonn. Первый вид в полупустынях и степях Казахстана и Западной Сибири расселен практически непрерывно, популяции второго в сухих степях и полупустынях Южной Сибири крайне спорадичны, несмотря на высокий (по крайней мере, в ряде местообитаний) уровень численности.

Природные рубежи (особенно межзональные границы, крупные орографические преграды, границы между горами и равнинами) находят четкое отражение не только в распределении границ ареалов видов, но и в смене характера ландшафтного размещения популяционных группировок прямокрылых. К сожалению, и сейчас сложно количественно оценить роль этих рубежей. На региональном уровне по особенностям размещения поселений прямокрылых можно наметить контуры более мелких выделов, которые не очерчиваются или плохо очерчиваются по границам ареалов. Каждый такой выдел обладает специфическим сочетанием популяционных группировок прямокрылых. Часто здесь выявляются локальные оптимумы отдельных видов. Если учесть отмеченную выше роль природных рубежей в расчленении популяционных систем, можно предположить, что такая ситуация способствует формообразованию, и, следовательно, этот участок, вероятно, является своего рода “зародышем” (по Бартеневу, 1938) будущей фауны.

Такого типа исследования позволяют оценить и роль различных ландшафтов в расселении насекомых. Так, прямокрылые во всех регионах наиболее эффективно могут использовать речные долины, в том числе их сухие террасы. В горах юга Сибири возможно и распространение некоторых видов по высокогорьям, а в горах Средней Азии – по южным и северным макросклонам среднегорий.



Рис. 2. Изменение уровня воздушно-сухой биомассы прямокрылых в зональных (плакорных) экосистемах вдоль трансзонального профиля от южной тайги Прииртышья к южным пустыням Таджикистана.

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БИОМАССЫ И СООБЩЕСТВ

Общий характер распределения биомассы прямокрылых на хорошо изученном профиле, пересекающем Западную Сибирь, Казахстан и Среднюю Азию (рис. 2), демонстрирует явное тяготение этой группы к сухим степям и полупустыням (Сергеев, 1989; Sergeev, 1997). Если учесть некоторый подъем биомассы и в южных лесостепях, то примечательно своеобразное чередование подъемов и спадов.

При переходе в более континентальные районы Евразии, т.е. в Среднюю и Восточную Сибирь, положение максимума биомассы прямокрылых смещается в типичные и северные степи и даже в лесостепи (Сергеев, 1990; Sergeev, 1997). В целом во внутриконтинентальных районах не прослеживается явной зависимости уровня биомассы и численности этой группы от фитомассы и продукции растительности. Фактически можно говорить о том, что биомасса прямокрылых возрастает в тех травянистых экосистемах, в которых нагрузка других фитофагов, по-видимому, сравнительно невелика. Это уже обсуждалось нами ранее (Сергеев, 1989, 1990). Позже к той же мысли пришла и группа американских и китайских исследователей (Локвуд и др., 1997), изучавшая население беспозвоночных степей Внутренней Монголии.

В целом для насекомых-фитофагов травостоя типично уменьшение биомассы по мере падения уровня фитомассы и продукции растительности

(Чернов, 1975). Эта закономерность подтверждается и данными Локвуда с соавторами (1997) для насекомых травостоя Внутренней Монголии: их суммарная биомасса увеличивается с возрастанием годовой суммы осадков, т.е. от полупустынь к лесостепям.

Имеет место и частичное совпадение максимумов численности и биомассы прямокрылых с распределением их таксономического и популяционного разнообразия как в Палеарктике, так и в Nearктике. Типичный район с высоким уровнем биомассы этой группы и хорошо выраженным очагом разнообразия и эндемизма – Зайсанская котловина в Восточном Казахстане. Присутствие здесь целого ряда эндемиков, в первую очередь саранчовых из рода *Mesaspippus*, важно с точки зрения сохранения биоразнообразия. С другой стороны, в этом районе расположены очаги потенциального формирования вспышек массового размножения таких форм, как перелетная саранча *Locusta migratoria* и итальянский прус *Calliptamus italicus*. Естественно, в подобной ситуации возможно столкновение интересов служб охраны природы и защиты растений.

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СООБЩЕСТВ

В характере распределения сообществ насекомых-фитофагов есть еще много неясностей, определяемых общим дефицитом данных. Анализ размещения сообществ прямокрылых насекомых показывает наличие вполне определенной региональной специфики, хорошо отражающей местные фаунистические особенности и характер размещения популяционных группировок (Сергеев, 1990; Sergeev, 1997). В травянистых экосистемах бореальных и субарктических регионов важное место в сообществах занимают широко распространенные виды, оптимальные области расселения которых лежат южнее, обычно в лесостепях и степях. Подъемы численности прямокрылых связаны с периферийными очагами экстремально высокой численности полизональных видов (например, в Центральной Якутии).

В лежащих южнее регионах почти повсеместно в сообществах господствуют виды, тяготеющие к данным регионам, и более того, в ряде случаев – эндемичные и субэндемичные для них. Вместе с тем в травянистых экосистемах аридных областей значительное место в сообществах могут занимать широко распространенные виды, формирующие очаги экстремально высокой численности; особенно типично это для местных речных долин.

Региональная специфика проявляется и в формировании сообществ прямокрылых в антропогенных экосистемах (Uvarov, 1960). Тем не менее

в агробиоценологических работах всегда стремились подчеркнуть повторяемость или викарирование характерных и устойчивых комплексов видов в агроценозах (Бей-Биенко, 1961; Григорьева, 1960; Гиляров, 1980 и др.). Конечно, сейчас этого уже недостаточно, так как региональные и даже ландшафтные отличия налагают существенные ограничения на возможности экстраполяции данных, полученных в каком-то одном районе (Сергеев, 1990; Sergeev, 1997; Samways, Sergeev, 1997).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом описанные закономерности позволяют вплотную подойти к созданию системы прогнозирования, ориентированного как на природоохранную биологию, так и на защиту растений.

Предложенная методология дает возможность проследить барьерную (в том числе мембранную) и канальную организацию ландшафта, создать основу для пространственно-временного прогнозирования биоразнообразия, выделить районы, а внутри них ландшафты, существенные для поддержания биоразнообразия, в том числе в эволюционном плане.

Довольно многочисленны проблемы, возникающие при попытках оценки биологического разнообразия на популяционном и биогеоценологическом уровнях. Особенно существенно то, что обычно при оценке биоразнообразия на популяционном уровне ограничиваются анализом каких-либо параметров внутри локальной популяции. Несомненно, что не только удаленные, но и соседние популяционные группировки могут сильно отличаться друг от друга. В свою очередь это может накладывать существенный отпечаток на характер соседних биогеоценозов. Именно поэтому важно оценивать разнообразие популяций как таковых, особенно в связи с пространственной организацией популяционной системы каждого вида.

Выделяемые тем или иным образом регионы и их совокупности, как одна из форм дифференциации биосферы, должны создавать основу не только для пространственного прогноза, но в определенной мере – и для выявления перспектив их развития, определяемых путем установления закономерностей пространственной организации эволюционного процесса.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке ФЦНТП “Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития науки и техники гражданского назначения” (Подпрограмма “Биологическое разнообразие” (гранты 1994–1.19 и 1997–17) и РФФИ (97-04-49399).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алаев Э.Б. Социально-экономическая география: Понятия-терминологический словарь. М.: Мысль, 1983. 350 с.
- Арманд А.Д. Самоорганизация и саморегулирование географических систем. М.: Наука, 1988. 264 с.
- Бартевев А.Н. К теории зоогеографических делений // Уч. зап. КазГУ, 1938(1939). Т. 1. С. 45–65.
- Бай-Биенко Г.Я. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчовых (Orthoptera, Acrididae) в Западно-Сибирской и Зайсанской низменностях // Тр. по защите растений, сер. энтомол. 1930. Т. 1. № 1. С. 51–90.
- Бей-Биенко Г.Я. Фауна СССР. Прямокрылые. Т. II. Вып. 2. Кузнечиковые. Подсем. Листовые кузнечики (Phaneropterinae). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 385 с.
- Бей-Биенко Г.Я. О некоторых закономерностях изменения фауны беспозвоночных при освоении целинной степи // Энтомол. обозрение. 1961. Т. 40. № 4. С. 763–775.
- Гиляров М.С. Биогеоценология и агроценология // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука, 1980. С. 8–22.
- Григорьева Т.Г. О некоторых общих закономерностях формирования агробиоценозов и о принципах защиты растений на целинных землях // Журн. общ. биологии. 1960. Т. 21. № 6. С. 411–418.
- Емельянов А.Ф. Филогения и эволюция носаток подсемейства Orgeriinae (Homoptera, Dictyopharidae). Л.: Наука, 1980. 96 с.
- Казакова И.Г., Сергеев М.Г. Пространственная организация популяционной системы вида у короткокрылого конька *Chorthippus parallelus* Zett. (Insecta: Orthoptera) // Журн. общ. биологии. 1992. Т. 53. № 3. С. 373–383.
- Крыжановский О.Л. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. М.; Л.: Наука, 1965. 419 с.
- Локвуд Дж.А., Бомар Ч.Р., Уильямс С.Е., Додд Дж.Л., Цуан Минли, Ли Хонгчанг. Экология насекомых в азиатских и североамериканских степях: поразжающие различия и замечательное сходство // Сиб. экол. журн. 1997. Т. 4. № 3. С. 241–251.
- Прокаев В.И. Основы методики физико-географического районирования. Л.: Наука, 1967. 167 с.
- Пишеницына Л.Б., Резникова Ж.И., Сергеев М.Г. Количественные методы исследования экологии насекомых. Новосибирск: изд-во НГУ, 1993. 76 с.
- Семенов-Тянь-Шанский А.П. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основе географического распределения жесткокрылых насекомых // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1935. Т. 2. № 2–3. С. 397–410.
- Сергеев М.Г. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск: Наука, 1986. 237 с.
- Сергеев М.Г. Зонально-ландшафтное распределение зоомассы прямокрылых насекомых в Среднем

- регионе СССР // Геогр. и природ. ресурсы. 1989. № 2. С. 89–92.
- Сергеев М.Г.* Секторная дифференциация населения прямокрылых насекомых лесостепной, степной и полупустынной зон // Изв. СО ОН СССР. Сер. биол. наук. 1990. № 3. С. 85–89.
- Сергеев М.Г.* Биологическое разнообразие прямокрылых насекомых Северо-Восточной Палеарктики: распределение популяционных группировок // Сиб. экол. журн. 1994. Т. 1. № 6. С. 547–554.
- Сергеев М.Г., Ванькова И.А.* Зонально-ландшафтное распределение популяционных группировок итальянского пруса *Calliptamus italicus* L. (Insecta, Orthoptera, Acrididae) // Сиб. экол. журн. 1996. Т. 3. № 3–4. С. 219–225.
- Сочава В.Б.* Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 319 с.
- Стебаев И.В., Сергеев М.Г.* Внутренняя ландшафтно-популяционная структура ареала на примере саранчовых // Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43. № 3. С. 399–410.
- Чернов Ю.И.* Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
- Чернышев С.Э.* Жуки нарывники (Coleoptera, Meloidae) степной зоны Евразии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 1997. 20 с.
- Otte D.* Biogeographic patterns in flight capacity of Nearctic grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) // Ent. News. 1979. V. 90. № 4. P. 153–159.
- Samways M.J., Sergeev M.G.* Orthoptera and landscape change // The Bionomics of Grasshoppers, Katydid and Their Kin. Oxon et al.: CAB International, 1997. P. 147–162.
- Scott J.A.* The butterflies of North America. Stanford: Stanford Univ. Press, 1986. 583 p.
- Sergeev M.G.* Distribution patterns of Orthoptera in North and Central Asia // J. Orth. Res. 1992. № 1. P. 14–24.
- Sergeev M.G.* The general distribution of Orthoptera over the main zoogeographical regions of North and Middle Asia // Acta zool. cracov. 1993. V. 36. № 1. P. 53–76.
- Sergeev M.G.* The general distribution of Orthoptera in the eastern parts of the Saharan-Gobian and Scythian Subregions // Acta zool. cracov. 1995. V. 38. № 2. P. 213–256.
- Sergeev M.G.* Ecogeographical distribution of Orthoptera // The Bionomics of Grasshoppers, Katydid and Their Kin. Oxon et al.: CAB International, 1997. P. 129–146.
- Uvarov B.P.* Development of arid lands and its ecological effects in their insect fauna // UNESCP Symp. Paper. 1960. № 10. P. 1–14.
- Uvarov B.P.* Grasshoppers and Locusts. Vol. 2. Behavior, ecology, biogeography, population dynamics. London: Centre for Overseas Pest Research, 1977. IX+613 p.

## Patterns of Distribution of Phytophagous Insects in Grass Ecosystems of the Holarctic

M. G. Sergeev

*Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,  
ul. Frunze 11, Novosibirsk, 630091 Russia*

The main methodological approaches used to reveal the patterns of distribution of insects are discussed. The location of ranges and centers of diversity of the phytophagous insects, particularly Orthoptera, is characterized in the regions of distribution of the grass ecosystems in the Holarctic. The general picture of distribution of population groups, biomass, and communities of Orthoptera along the zonal and continental gradients is described.