

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЖУРНАЛ
ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

3

МОСКВА · 1982

ВНУТРЕННЯЯ ЛАНДШАФТНО-ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛА НА ПРИМЕРЕ САРАНЧОВЫХ

И. В. СТЕБАЕВ, М. Г. СЕРГЕЕВ

Для эколого-географической оценки вида необходимо знать внутреннюю ландшафтно-популяционную структуру его географического ареала. Эту структуру можно выявить с помощью предлагаемых способов матричной и картографической оценки, внутри нее выделяются ландшафтно-геоморфологические подсистемы и региональные части. Ее анализ позволяет дать эволюционную и экологическую оценку изменений этой структуры, в том числе и под влиянием человека.

Ареал — звено, прочно соединяющее в сфере биогеографии таксономию и экологию: ареал — такой же таксономический признак вида, как и его морфология (Гептнер, 1936; Бей-Биенко, 1980), он трактуется и как «географически увеличенная стадия вида», отражающая его экологический стандарт (Бей-Биенко, 1980). В то же время он — элементарный участок арены эволюции таксонов и проявления их деятельности в биосфере (Шмальгаузен, 1958; Наумов, 1977).

Ареал — часть поверхности Земли, включающая совокупность точек нахождения вида, его контур, охватывающий эту совокупность. Анализ формы этого контура и степени ее корреляции с изолиниями, характеризующими изменение средовых факторов современности и прошлого, необходим, но недостаточен, так как он выявляет лишь границы, за которыми вид не находит благоприятных точек обитания. Естественно давнее стремление к анализу «населения вида внутри ареала» (Дубровский, Кучерук, 1971). При этом выявляются два направления (Зенкевич, 1947).

Первое направление — преимущественно количественное, географическое и картографическое. Для него характерно стремление выразить обилие вида на все более крупномасштабных картах в идеале во всех точках ареала (топография ареала по В. Г. Гептнеру, 1936). Однако это затрудняет выявление сути действия факторов, определяющих построение «внутреннего кружева ареала» (Арнольди, 1957).

Такой подход применен при изучении относительно однородной морской среды (Lohmann, 1902; Броцкая, Зенкевич, 1939). На суше были установлены зоны «вредности членистоногих» (Павловский, 1931; Щеголев с соавт., 1934), а затем и для промысловых животных (Тупикова, 1969). Связь населения позвоночных с ландшафтной структурой территории анализировалась А. М. Чельцовым-Бебутовым (1973) и А. К. Даниленко (1980), а вопросы терминологии были тщательно разобраны А. Г. Вороновым (1976). Последовательное проведение принципов этого направления на всей площади ареала (вплоть до картирования на избранных участках положения отдельных особей) наиболее полно осуществлено в работах С. Н. Варшавского и М. Н. Шилова (1959) по песчанкам и Э. И. Коренберга (1979) по таежному клещу.

Второе направление характеризуется детальным выявлением изменения численности и взаимодействия популяций на отдельных модельных ландшафтных профилях, расположенных в ключевых зонах ареала. В работах этого рода недостаточно развиты методы корректной интерполяции и картографической экстраполяции.

В морской биологии это направление было основано Л. А. Зенкевичем (Броцкая, Зенкевич, 1937), введшим понятие «экологический ареал» (в ботанике оно было введено в 1950 г. А. П. Шенниковым). В наземной же зоологии это направление начало развиваться раньше и более всего разрабатывалось в Сибири с ее идеально выраженным «трехмерным градиентом» экологических факторов в северо-южном и в западно-восточ-

ном (по мере нарастания континентальности) направлениях, а в горах и по высоте («принцип зональной смены местообитаний» — Бей-Биенко, 1930). Позже в сходном направлении А. А. Максимовым (1959, 1980) изучена «ландшафтно-экологическая структура» ареала водяной крысы. Наши работы в этом плане по почво- и травобитающим насекомым проводились в горах Южной Сибири (Stebaev, 1971, Стебаев, 1971, 1974; Мордкович, 1973), а позже на равнинах Западной Сибири и в Казахстане (Стебаев, Козловская, 1979, 1980; Резникова, 1980). В этих работах мы использовали понятия, близкие к экологическому ареалу¹.

Сейчас есть смысл предпринять попытку формализации общих закономерностей пространственной дифференциации ландшафтно-популяционной структуры вида путем интерполяции на разрезах через его ареал и получения их картографического отображения.

Обычно в качестве образца популяции приводится население вида в изолированном ландшафте (Гиляров, 1951; Тимофеев-Ресовский с соавт., 1969). Между тем в природе границы популяций размыты, а соподчинение их иерархично (Наумов, 1954; Шварц, 1967). Поэтому нам представляется удобным вслед за Н. П. Наумовым (1977) говорить о популяционных системах с разными степенями интегрированности поселений вида как внутри них, так и между ними. В совокупности они образуют ландшафтно-популяционную структуру (населения) вида внутри ареала. Ландшафтно определенной элементарной частью этой системы вслед за В. Е. Флинтотом (1977) целесообразно принять «мерус», причем при его выделении ориентиром должна служить морфология ландшафта (в ее понимании Н. А. Солнцевым, 1948).

ЛАНДШАФТНО-ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ГЕОГРАФИЧЕСКОГО АРЕАЛА НА РАЗРЕЗАХ ЧЕРЕЗ НЕГО

Схема зонального изменения местообитаний по Г. Я. Бей-Биенко (1930, 1966) представляет собой сочетание градиента условий от одной природной зоны к другой и градиентов в пределах каждой зоны от постоянно влажных ландшафтов к сухим (рис. 1, Б). Набор ступеней градиентов может быть и большим, чем показано на этом рисунке. На равнинах ландшафтные градиенты лучше всего выявляются при пересечении речных долин с их склонами и водоразделов, а в горных районах — подгорных равнин и хребтов (рис. 1, Б)².

Если на такой схеме от зоны к зоне по ландшафтам отмечать не только присутствие вида (как это делал Г. Я. Бей-Биенко), но и его обилие³, то путем интерполяции можно получить количественную схему населения вида или, точнее, его ландшафтно-популяционной структуры на зональном разрезе через ареал. При этом схема Г. Я. Бей-Биенко приобретает более сложный, но не менее стройный вид: диагональ сменяется S-образной волной, а сама фигура, будучи ориентированной по линии север — юг, приобретает H-образный вид.

Ландшафтно-геоморфологические популяционные подсистемы — это части населения вида в основных геоморфологических типах ландшафтов, часто проходящие только по ним с малыми изменениями через несколько природных зон. Их можно считать межзональными и межрегиональными популяционными подсистемами (такое, например, население вида в долине реки, пересекающей несколько зон). На равнинах вдаль от гор всегда выделяются три подобные подсистемы.

Водораздельные подсистемы (рис. 1, А, Т) захватывают большие площади; размеры каждого меруса в них велики, но прослеживаются

¹ «Ландшафтно-биотопический ареал», «ландшафтно-зональный ареал».

² Среди выделенных нами ландшафтов воиснения требует, пожалуй, только один — водораздел с повышенной влажностью: на равнинах это слабопренурованные, подчас даже заболоченные водоразделы, а в предгорьях — небольшие островные плоскогорья, получающие больше осадков.

³ Расстояние между координатными точками схемы может отражать отношения площадей ландшафтов.

эти подсистемы в ограниченном числе зон или регионов. В Н-образной фигуре (рис. 1, А) — это правая, широкая, но короткая часть. В этих подсистемах различаются консолидированные мерусы дренированных водоразделов с зонально наиболее типичными условиями и мерусы внутренних областей водоразделов, разобщенные обширными участками заболачивания на севере или засоления на юге. Численность вида в этой подсистеме в целом средняя, местами высокая, а в так называемых периферийных очагах — очень высокая.

*Долинные подсистемы*⁴ (рис. 1, А, F) вытянуты через большое число зон или районов узкой полосой по поймам и первым (низким) террасам. Численность вида здесь сложно меняется от точки к точке, мерусы разобщены. В Н-образной фигуре это ее левая, узкая, но весьма протяженная часть.

Склоново-долинные подсистемы (рис. 1, А, X) занимают вторые⁵ и более высокие террасы и представлены в небольшом числе зон из заселенных видом вообще, т. е. они в основном узкозональны. Но эти подсистемы образуют мосты, соединяющие подсистемы Т и F. Численность вида здесь в основном высокая. В Н-образной фигуре это перемычка.

Зонально-региональные системы — это зонально-региональные сочетания ландшафтно-геоморфологических подсистем. Для совокупности равнин и лежащих к югу горных стран они могут быть сведены к небольшому числу типов, каждый из которых может характеризоваться в ландшафтно-популяционном и отчасти в микроэволюционном отношении, а также по пространственному изменению биогеоценотической роли вида саранчового и его значения для защиты растений в связи с проблемой прогноза его вредоносности и задач ее предотвращения.

На равнинах выделяются четыре типовые части:

1. *Главная часть* общей структуры населения вида приходится на зоны и регионы, отличающиеся, по-видимому, оптимальными для вида сочетаниями общеклиматических показателей тепла и влаги (для саранчовых главным образом в летний период), а также общим характером травостоев. Именно этим можно объяснить то, что в этой зонально узкой части при большой численности вид заселяет все ландшафты от пойм до сухих и влажных вариантов водоразделов. Очевидно, это та часть ареала, которая была определена В. В. Бруновым (1978) как «оптимальная», а А. А. Максимовым (1980) для водяной крысы в лесостепной зоне — как «диффузная»⁶.

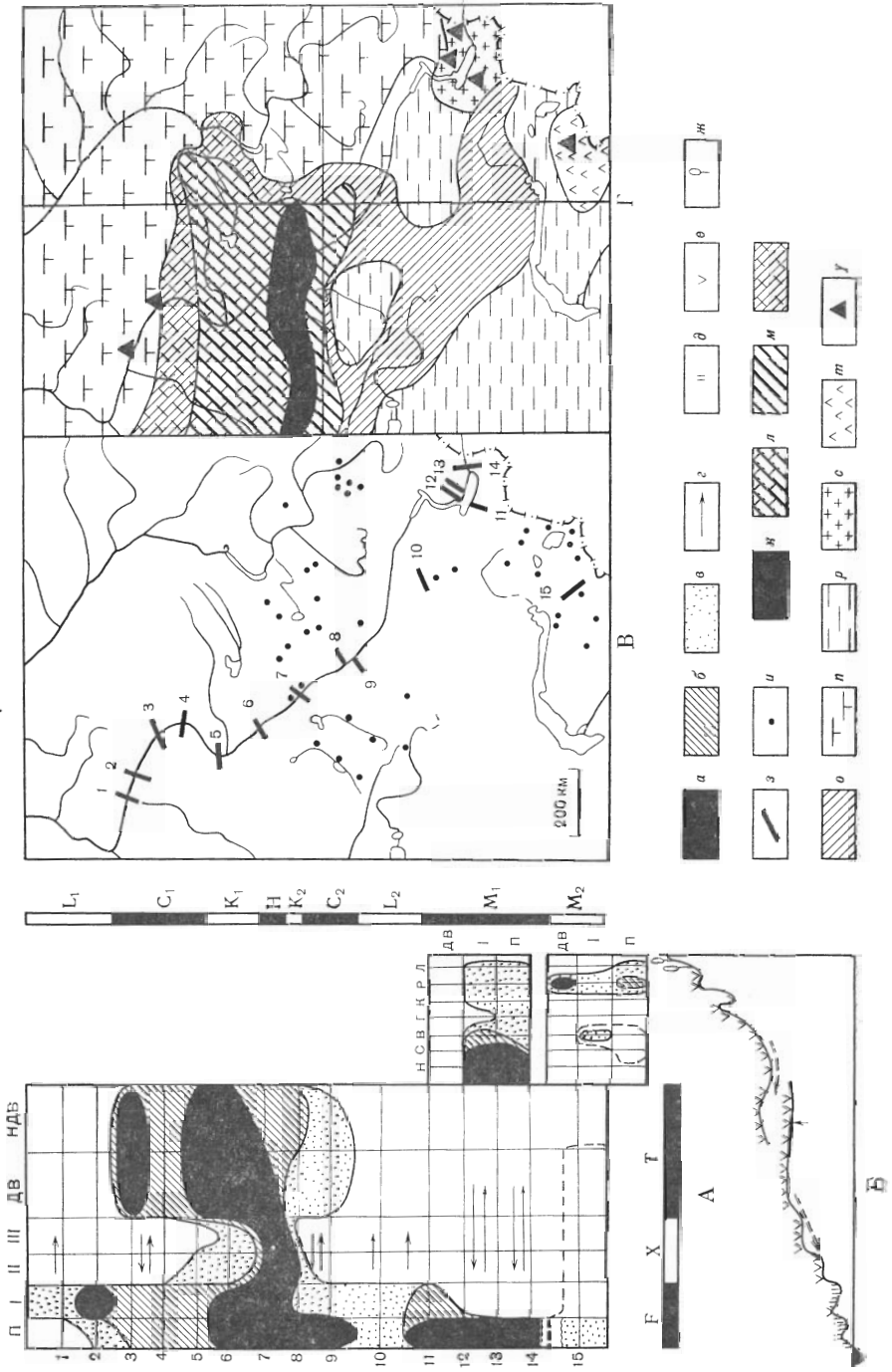
В целом здесь сосредоточен главный запас населения вида. Так как во внутривидовых градиентах большая часть каждого меруса тяготеет к основным поверхностям, то мерусы нужно представлять цельными и хорошо интегрированными друг с другом. По-видимому, в такой популяционной системе наиболее полно осуществляется смешение мерусов, отбор должен носить мягкий прогнозирующий характер с широкой нормой (Ляпунов, Стебаев, 1964). В результате этого здесь может накапливаться много нейтральных изменений — «кандидатов для выхода на широкую эволюционную арену» (Тимофеев-Ресовский с соавт., 1969).

Здесь вид не только наиболее обилен, но и количественно преобладает в многовидовых сообществах. Его популяции могут отличаться и наибольшей минерализационной активностью (Stebaev et al., 1968). В общем, вид здесь играет наибольшую биогеоценотическую роль. Сточки зрения защиты растений вид саранчового в этой части ландшафтно-популяционной структуры может представлять повсеместную и постоянную угрозу. Агротехнические меры борьбы должны быть направлены на дезинтеграцию мерусов, но широкомасштабные меры могут оказаться иногда необходимыми.

⁴ В общем виде — долинно-озерно-котловинные.

⁵ Повышение увлажненности проявляется в основном в притеррасной части этого ландшафта, на основной его части, наоборот, бывает сухо из-за распространения здесь древнеаллювиальных песков.

⁶ По-видимому, в том смысле, что в этой части вид диффундирует во многие ландшафты.



2. *Переходная часть* связана с началом бифуркации структурной схемы (рис. 1, А), в водораздельной подсистеме которой в гипертермную⁷ для вида сторону больше используются малодренированные, а в гипотермную — дренажные водоразделы. Численность вида в целом и в каждой подсистеме в отдельности, а особенно в склоново-долинной, существенно меньше, чем в основной части. Во внутриландшафтном градиенте условий наиболее обильные части каждого ландшафтного меруса практически вне основных поверхностей. Вследствие этого мерусы не цельны и слабо интегрированы, особенно это проявляется в склоновой подсистеме, играющей роль «соединительного моста» Т и F. Можно думать, что здесь создаются условия для начала расхождения водораздельной и долинной популяционных подсистем и, по-видимому, для появления генетически отличных локальных популяций. Границы этой части в градиенте зон меняются во времени и в пространстве. Это лучше всего выражено с гипотермической стороны, и поэтому именно эти места особенно важны для микроэволюционных процессов.

Общие запасы вида здесь заметно сокращаются, но доминирование в сообществах еще сохраняется, поэтому вид здесь еще играет заметную биогеоценотическую роль. Вредность видов саранчовых может быть локальной, но временами высокой. Важен прогноз, особенно связанный с перестройкой среды. Осушение в гипотермных районах и орошение (например, дождевание) в гипертермных могут вызывать интеграцию мерусов и резкий повсеместный подъем численности видов. Здесь необходимо планирование мелиоративных профилактических мер.

3. *Основная часть* с бифуркацией структурной схемы на две, не связанные в пределах близких зон популяционные подсистемы. Эта часть более или менее соответствует ленточной части ареала водяной крысы в тайге, а в гипертермной ветви — островной-приленточной (по Максимова, 1980). Внутри же этих ландшафтных подсистем цельность и интегрированность ландшафтных мерусов, особенно в водораздельной подсистеме, еще велики. Однако именно здесь на водоразделах уже появляются своеобразные локальные периферийные очаги высокой численности,

Рис. 1. Количественная схема ландшафтно-популяционной структуры населения *Chorthippus albomarginatus* (Deg.) на зональном разрезе через его географический ареал в сопредельных районах Сибири и Казахстана (А), общая для всех профилей ландшафтная структура мезоградентов условий (Б), расположение градиентных профилей и дополнительные точки наблюдения (В) и картографическое отображение ландшафтно-популяционной структуры вида на исследованной территории (Г). Условные обозначения: 1—15 — мезоградентные профили в различных зонах, показанные на рис. 1, В; 1—4 — подтайга, 5 — лесостепи, 6—10 — степи, 11—13 — полупустыни, 14, 15 — пустыни; П — НДСВ — типы ландшафтов на равнинах: П — пойма, I — первая надпойменная терраса, II, III — высокие террасы и склоны водоразделов, ДВ — дренажные и НДСВ — недренированные части водоразделов; Н — Л — типы ландшафтов на подгорных равнинах и в горах: Н — нижняя, С — средняя и В — верхняя части подгорных равнин, Г — склоны передовых хребтов, К — промежуточные котловины, Р — среднегорные плато, Л — склоны основных хребтов (П — ДВ — части долин, аналогичные таковым на равнинах). Ландшафтные популяционные подсистемы: Т — водораздельная, F — долинная, X — склоновая. Части общей ландшафтно-популяционной структуры вида: Н — главная, К₁, К₂ — переходная, С₁, С₂ — оживая, L₁, L₂ — краевая (везде северный (1) и южный (2) варианты), М₁ — долинно-равнинно-подгорно-горная и М₂ — долинно-равнинно-горная. А: а — в — уровни относительной численности вида (а — наиболее высокий, б — средний и в — наиболее низкий), г — возможные пути сообщения вдоль водотоков; Б: д — луговые травостой, е — злаковые степи, ж — леса; В: з — градиентные профили, и — дополнительные точки наблюдения; Г: к — главная, л и м — переходная (северный и южный варианты), н и о — основная (северная и южная), п и р — краевая (северная и южная), с — долинно-равнинно-подгорно-горная и т — долинно-равнинно-горная части общей ландшафтно-популяционной структуры вида; у — обнаруженные периферийные очаги высокой численности.

Примечание. В нижней части рис. А прерывистой линией показано расселение близкого к *Ch. albomarginatus* *Ch. angulatus* Serg. Tarb.

⁷ Под гипертермной частью всей структуры мы понимаем те ее части (части подсистем), в которых для данного вида существует избыток летнего тепла и недостаток влаги, а под гипотермной — которые для данного вида недостаточно теплы и избыточно влажны.

связанные с повышено дренированными микроландшафтами в гипотермной и повышено увлажненными в гипертермной ветвях. Не только у северных, но и у большей части южных видов лучше бывают выражены гипотермные ветви.

В этой части должен включаться дизруптивный отбор, действие которого может усиливаться различиями в фенологии водоразделов и долин с их длительными паводками. Биогеоценотическая роль и вредоносность вида заметно меняются во времени и в пространстве. Значение для саранчовых мелiorативных мероприятий, а также вырубки лесов и усиления выпаса на водоразделах может быть еще большим, чем в предыдущей части. Периферийные очаги саранчовых на водоразделах при выпасе могут быстро расширяться (Бей-Биенко, 1930).

4. *Краявая часть* выражена только в долинных ветвях схемы. У водяной крысы этой части ареала более всего соответствует ленточная в тундре (Максимов, 1980). В сторону гипо- и особенно гипертермии общая численность и интегрированность мерусов быстро уменьшаются. Максимумы смещаются в первом случае в сухие, а во втором — во влажные варианты. Именно здесь обнаруживаются долинные периферийные очаги. Очевидно, что в изолированных мерусах по-разному может направляться отбор и сказываться дрейф генов (Тимофеев-Ресовский с соавт., 1969), чему придавал большое значение Н. И. Вавилов (1927). На важное значение этих факторов для микроэволюции в ходе смены местообитаний указывал и Г. Я. Бей-Биенко (1959).

Численность вида саранчового здесь резко снижается, давая подъемы лишь местами за счет периферийных очагов. Только в них вид и может играть существенную биогеоценотическую роль и наносить вред. Такие очаги могут представлять большую опасность как резкорасширяющиеся в гипертермной ветви в случае подтопления долин выше плотин и в гипотермной ветви при уменьшении их обводненности ниже плотин (Копанева с соавт., 1980).

Вблизи гор, большинство которых в исследованном регионе расположено к югу от равнин, структура населения вида усложнена предгорной и высотно-поясной ландшафтной дифференциацией. Выделяются следующие части со своеобразными ландшафтно-популяционными подсистемами:

1) *Долинно-равнинно-подгорно-горная часть* каждого мезоксерофильного вида по основной равнине может достигать приподнятых наклонных подгорных равнин, лучше увлажненных за счет осадков, а в верхней части и за счет стока с гор (рис. 2, А). Здесь образуется еще одна очень большая по протяженности главная часть общей системы. Но часто в средней, менее увлажненной части подгорной равнины вид может отсутствовать — здесь намечается новый большой разрыв структуры. Естественно, что по подгорным равнинам вид может проникать к югу в глубь гипертермной для него области, образуя здесь своеобразные вытянутые популяционные подсистемы у самого подножия гор со своими периферийными очагами (Стебаев, 1974, 1976)⁸. Здесь запас вида и его вредоносность могут нарастать, как, например, у *Calliptamus italicus* (L.) в западных предгорьях Алтая (Стебаев, Козловская, 1980).

Подгорно-равнинные популяционные подсистемы могут непосредственно переходить в горные. Вверх по склонам хребтов население вида беднеет и начинает разбиваться на мерусы, изолированные по солнечным склонам. Еще дальше в глубь гор такие виды проникают по террасам рек, стекающих с гор, причем мерусы их здесь или сообщаются, или образуют четковидные серии.

У мезоигрофильных видов разрыв структуры в средней части подгорных равнин (и на основных равнинах, если они есть) может быть очень большим; тогда подгорная популяционная подсистема оказывается выраженной лишь серией периферийных очагов по висячим дельтам

⁸ Подобные подсистемы мыслимы и вдали от гор, у стыка высоких равнин с низкими: например, у подножий Ергеней и Устюрта.

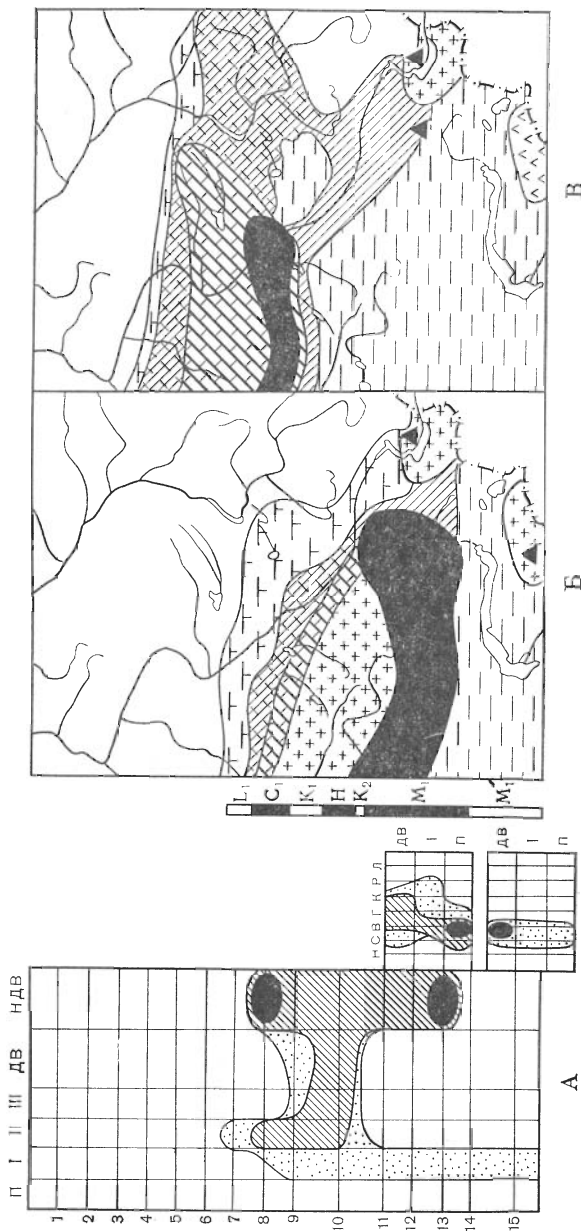


Рис. 2. Качественная схема ландшафтно-популяционной структуры населения *Opocestus retzeus* (Bris.) на зональном разрезе через его географический ареал в сопредельных частях Сибири и Казахстана (А), ее картографическое отображение (Б) и картографическое отображение на исследованной территории ландшафтно-популяционной структуры *Shoghiprirus parakeilus* (Zett.) (В). Условные обозначения те же, что и к рис. 1. *Примечание.* М₁ и М₁' — варианты долиново-равнинно-подгорно-горной части

рек у их выхода из гор, т. е. в условиях сочетания высокой увлажненности и высокой инсолированности. Сообщение с основными долинами часто возможно лишь в годы разлива. Сооружение веерных оросительных систем на подгорных равнинах, питаемых стоком с гор, может сделать такое сообщение постоянным и в результате кардинально изменить популяционную структуру и создать расширяющиеся очаги вредоносности саранчовых. Соблюдение ирригационных правил — главное в защите растений.

Такие подгорные популяционные подсистемы у многих видов саранчовых переходят в горные, проникая за передовые хребты по котловинообразным расширениям долин. Часто здесь образуются и периферийные очаги горной популяционной системы. Выше группа мерусов, аналогичная такой основной части популяционной структуры на равнинах, проявляется на среднегорных плато (рис. 1, А) (Стебаев, Козловская, 1979).

2) *Долинно-равнинно-горная часть* особенно характерна для мезофильных видов в глубине аридных областей (рис. 1, А). В этом случае поселения вида обнаруживаются только в горах и долинах озер и рек на основной равнине, полностью отсутствуя на подгорной равнине, в том числе и в долинах пересекающих ее рек. Таким образом, в этой части всей внутриареальной структуры наблюдается наибольшая изолированность ее подсистем. Она усиливается фенологической асинхронностью в горах и на равнине. Все это создает предпосылки для возникновения своеобразных направлений отбора и для проявления дрейфа генов в каждой из подсистем. Горные и равнинные популяции могут легко дивергировать, образуя подвиды (Стебаев, 1974), а в месте их разрыва могут возникать не только подвиды, но и близкие виды, например *Chorthippus albomarginatus* (Deg.) и *Ch. angulatus* Serg. Tarb. (Стебаев, Козловская, 1979).

В целом предгорно-горные популяционные подсистемы по своей структуре сходны с Н-образными схемами для равнин. Это проявляется на рис. 1, А и особенно 2, А (ср. Стебаев, 1974). Отметим, что здесь мостами распространения через зоны могут служить высотные пояса гар с их склонами разной экспозиции.

Легко представить себе только горные или только равнинно-долинные подсистемы. Однако, по-видимому, в большинстве случаев такая картина будет отражать недостаточно широкое для данного вида обследование территории, в которую не вошли вышеописанные части структуры его ареала. В результате при разных территориальных масштабах исследования в матрице может обнаруживаться ряд квазитипов такой структуры, представленных лишь разными частями Н-образной структуры с ее локальными периферийными очагами высокой численности.

Последние, как правило, складываются в местах контрастного и экологически оптимального⁹ сочетания общих и местных условий, например в микроландшафтах, сильно увлажненных за счет стока, но лежащих в засушливых и жарких районах, или, наоборот, в сухих микроландшафтах влажных районов.

На исследованных нами видах не только прямокрылых, но и других насекомых, в том числе и муравьев (Стебаев, 1974; Стебаев, Козловская, 1979, 1980; Резникова, 1980), достаточно хорошо прослеживается общая схема. Разница между ними сводится лишь к положению главной части структуры, к «длине» подсистем и к степени выраженности периферийных очагов. Это позволяет количественно выяснить степень популяционного эколого-географического сходства видов и строить их соответствующую классификацию (Стебаев, 1971; Брунов, 1978). Такой подход — база для картографического отображения ландшафтно-популяционной структуры вида.

⁹ Общего регионального оптимума на больших площадях не наблюдается.

Картографическая форма ландшафтно-популяционной структуры вида может быть получена путем ряда допущений. В порядке самого грубого приближения можно предполагать, что части ландшафтно-популяционной структуры, выявляющиеся на профильной матрице, расположенной внутри ареала вида, в пределах зон могут быть экстраполированы на все их протяжение до границ ареала (Стебаев, Козловская 1979).

Уточняя такую картину, нельзя забывать, что географические ареалы широко распространенных видов меняют свою ширину и положение по отношению к зонам в направлении к центру континента (Чернов, 1975; Коренберг, 1979). В силу этого целесообразно ограничивать экстраполяцию частей ландшафтно-популяционной структуры вида в пределах каждой зоны только границами одного ее меридионального сектора (Комаров, 1921; Исаченко, 1979). Так было сделано нами для северной части рассматриваемой территории, приходящейся на Западно-Сибирскую равнину, где широтная зональность практически идеальна (рис. 1, Г). На этом этапе картографического воплощения было достаточно использовать по одному опорному (в основном меридиональному) профилю в каждом секторе. Однако в некоторых секторах этого может быть и недостаточно, так как общая картина зональности в них часто нарушается из-за влияния гор. Так, на юго-востоке Западно-Сибирской равнины, вблизи Алтая, возникает своеобразный поворот природных зон: здесь сухие степи Кулунды охвачены более мезофильными степями не только с севера, но и с востока и даже с юго-востока. В подобных случаях необходимы дополнительные профили, пересекающие такие повороты. Например, расширение полосы, занимаемой *Ch. albomarginatus*, на Обь-Иртышском междуречье, по-видимому, связано именно с повышенным увлажнением в предгорной полосе Алтая и Салаира. Это, в частности, значит, что зона возможного повсеместного вреда со стороны этого вида здесь значительно расширяется (рис. 1, А).

Однако, как видно из рис. 1, Г, часто при приближении к границам сектора, в данном случае к Алтаю и Салаиру, но еще на равнинах происходит как бы «обрыв» частей ландшафтно-популяционной структуры, главным образом главной и переходной. Восточнее «обрыва» все части ландшафтно-популяционной структуры населения вида как у *Ch. albomarginatus* (рис. 1, Г, северо-восточный квадрант), так и у других видов (*Ch. parallelus* (Zett.), *Ch. apricarius* (L.)), сменяются краевой частью, т. е. здесь происходит резкая смена интегрированности ландшафтно-популяционной структуры вида, возникает разрыв между водораздельной и долинной подсистемами. Вредность вида здесь должна падать, однако возрастает и вероятность существования периферийных очагов высокой численности, из которых вид при изменении условий может распространяться. В отличие от этих видов у *Omocestus petraeus* (Bris.) (рис. 2, Б), а также у *Oedipoda saegulescens* (L.) «обрыв» главной и переходной частей структуры происходит еще более резко при приближении к Калбинскому хребту и Тарбагатаю.

Помимо отмечавшейся выше асимметрии частей ландшафтно-популяционной структуры вида относительно главной части на картах выявляются и нарушения порядка расположения частей. Так, у *Ch. albomarginatus* до низкотерьям Казахского мелкосопочника (рис. 1, Г, юго-западный квадрант) между двумя районами с краевой частью идет полоса основной части. Еще резче нарушения выражены у *O. petraeus* (рис. 2, Б). Бросается в глаза, что главная и переходная части ландшафтно-популяционной структуры разделены подгорно-горной частью. Она приходится на север и центр Казахского мелкосопочника, где данный вид отсутствует в долинах. Так возникает разрыв между двумя наиболее высоко интегрированными частями структуры. У этого же вида к югу от главной части происходит ее резкая замена краевой частью.

Это скорее всего связано с переходом от мелкосопочника к равнинам Балхашской котловины, при котором количество осадков падает скачком. Интересны также нарушения, связанные с хорошо дренированными песчаными массивами: так, мезофильный *Ch. parallelus* вместо зональной переходной части на таких массивах Кулунды имеет краевую часть структуры (рис. 2, В), наоборот, ксерофильный *C. italicus* имеет здесь же, по сути дела, изолированный остров главной части своей структуры.

Для третьего уровня уточнения ландшафтно-популяционной структуры географического ареала, на наш взгляд, будет удобным использовать части секторов по бассейнам рек — именно в них стоково-геохимические серии биогеоценозов (Стебаев, 1976) и биотопов, используемых нами здесь как градиенты, и образуют ту систему, которую Б. Б. Полюнов (1956) назвал геохимическим ландшафтом в рамках бассейна и которое вообще, видимо, целесообразно считать главной ячейкой биосферы (Исаков с соавт., 1980).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявление внутриареальной ландшафтно-популяционной структуры на основе профильных матриц и особенно карт создает предпосылки: 1) для понимания взаимодействия популяционных систем с целью изучения микроэволюционных процессов и пространственно-временного прогноза численности видов, особенно в случае долговременных антропогенных изменений среды, что важно для рационального использования мероприятий по ограничению вредоносной деятельности саранчовых и по охране природы; 2) для построения единой эколого-географической классификации видов, необходимой для понимания структуры и динамики многовидовых сообществ как частей биогеоценозов и их ландшафтных серий, что важно для тех же целей, прогнозов; 3) для реконструкции эволюционного прошлого в связи не только с общеклиматическими изменениями, но и с изменениями геоморфологической структуры ландшафтов, а также в связи с их антропогенными изменениями.

Для дальнейшего развития этого подхода необходимы: 1) анализ пространственно-временной динамики вида в пределах одного меруса с использованием этологических методов (Стебаев с соавт., 1978); 2) анализ изменений ландшафтно-популяционной структуры населения вида в условиях агроландшафтов (Насырова, 1981).

ЛИТЕРАТУРА

- Арнольди К. В. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций.— Зоол. ж., 1957, т. 36, № 11, с. 1609.
- Бей-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.
- Бей-Биенко Г. Я. Принцип смены стадий и проблема начальной дивергенции видов.— Ж. общ. биол., 1959, т. 20, № 5, с. 351.
- Бей-Биенко Г. Я. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип.— Ж. общ. биол., 1966, т. 27, № 1, с. 5.
- Бей-Биенко Г. Я. Общая энтомология. М.: Высшая школа, 1980.
- Броцкая В. А., Зенкевич Л. А. Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцева моря.— Уч. зап. МГУ, зоология, 1937, вып. 13, с. 203.
- Броцкая В. А., Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря.— Тр. ВНИРО, 1939, т. 4, с. 5.
- Брунов В. В. Опыт анализа фаунистических групп птиц тайги Палеарктики.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1978, т. 83, вып. 5, с. 5.
- Вавилов Н. И. Географические закономерности в распределении генов культурных растений.— Природа, 1927, № 10, с. 763.
- Варшаевский С. Н., Шилов М. Н. Опыт картирования поселений большой песчанки в Северном Приаралье.— В кн.: География населения наземных животных и методы его изучения, М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 113.
- Воронов А. Г. Общие вопросы биогеографии и ее основные направления на современном этапе.— В кн.: Итоги науки и техники. Биогеография, т. 1, М.: Изд-во ВИНТИ, 1976, с. 8.
- Гептнер В. Г. Общая зоогеография. М.— Л.: Биомедгиз, 1936.
- Гилларов М. С. Использование насекомых почвенного яруса в сухих частях ареалов.— Успехи совр. биол., 1951, т. 31, № 2, с. 161.
- Даналенко А. К. Картографический анализ структуры ареала птиц открытых ландшаф-

- тов (на примере черного жаворонка в Северном Казахстане и равнинной части Алтайского края).— В кн.: «Современные проблемы зоогеографии». М.: Наука, 1980, с. 180.
- Дубровский Ю. А., Кучерук В. В. Пространственная структура среднеазиатско-казахстанской части ареала большой песчанки *Rhombomys opimus*.— Зоол. ж., 1971, т. 50, № 2, с. 259.
- Зенкевич Л. А. О задачах, объекте и методе морской биогеографии.— Зоол. ж., 1947, т. 26, № 3, с. 201.
- Исаков Ю. А., Казанская Н. С., Панфилов Д. В. Классификация, география и антропогенная трансформация экосистем. М.: Наука, 1980.
- Исаченко А. Г. География сегодня. М.: Просвещение, 1979.
- Комаров В. Л. Меридиональная зональность организмов.— Дневник I Всеросс. съезда русских ботаников, ПГ., 1921.
- Копанева Л. М., Надворный В. Г., Стебаев И. В. Распределение насекомых в долинах рек в связи с комплексным подходом к охране энтомофауны и защите растений на примере Днепра и Иртыша.— В кн.: Исследования по энтомологии и акарологии на Украине. Тез. докл. II съезда Укр. энтомол. о-ва. Ужгород, 1—3 окт., 1980. Киев, Укр. энтомол. о-во АН УССР, 1980, с. 36.
- Коренберг Э. И. Биохорологическая структура вида (на примере таежного клеща). М.: Наука, 1975.
- Ляпунов А. А., Стебаев И. В. О биогеоценотическом уровне управления в рамках биосферы.— Проблемы кибернетики, 1964, № 2, с. 134.
- Максимов А. А. Размножение и изменения численности водяной крысы в различных ландшафтах Западной Сибири.— В кн.: Водяная крыса и борьба с ней в Западной Сибири, Новосибирск, 1959, с. 71.
- Максимов А. А. Ландшафтно-экологическая структура ареала.— В кн.: Проблемы зоогеографии и истории фауны, Новосибирск: Наука, 1980, с. 5.
- Мордкович В. Г. Порядок доминирования экологических групп мезогерпетобия в ходе сезонного развития сообществ Барабинской лесостепи.— Зоол. ж., 1973, т. 52, № 10, с. 1490.
- Насырова С. Р. Отличительные черты биотопического распределения и популяционной структуры некоторых видов саранчовых в условиях агроландшафтов степной зоны Прииртышского плато.— Вопросы экологии (Новосибирск), 1981, вып. 7, с. 97.
- Науумов Н. П. Типы поселений грызунов и их экологическое значение.— Зоол. ж., 1954, т. 33, № 2, с. 268.
- Науумов Н. П. Популяционная экология (очерк проблем и задач).— В кн.: Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных, М.: Изд-во МГУ, 1977, с. 3.
- Павловский Е. Н. Методы учета наружных паразитов-переносчиков возбудителей различных болезней домашних животных. М.— Л.: Сельхозгиз, 1931.
- Польнов Б. В. Учение о ландшафтах.— Избр. труды, М.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 394.
- Резникова Ж. И. Постоянство структуры многовидовых ассоциаций степных муравьев в разных природных зонах.— В кн.: Проблемы зоогеографии и истории фауны, Новосибирск: Наука, 1980, с. 116.
- Солнцев Н. А. Природный географический ландшафт и некоторые общие его закономерности.— Тр. II Всесоюз. географ. съезда, т. 1, 1948, с. 67.
- Стебаев И. В. Экологическое своеобразие и пространственная структура почвенно-зоологических комплексов каштановых и сопутствующих им почв гор юга Сибири. Дис. на соискание уч. ст. докт. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ, 1971.
- Стебаев И. В. Биологический принцип смены местообитаний и общие особенности ландшафтного распределения саранчовых (Orthoptera, Acrididae) на примере горно-аридных районов Южной Сибири.— Энтомол. обзор., 1974, т. 53, № 1, с. 3.
- Стебаев И. В. Пространственная структура животного населения и биогеоценозов в стоково-геохимических сериях ландшафтов.— Зоол. ж., 1976, т. 55, № 2, с. 191.
- Стебаев И. В., Козловская Е. Б. Ландшафтно-популяционная структура географического ареала белополосой кобылки (*Chorthippus albomarginatus* (De G.)) в сопредельных частях Западной Сибири и Казахстана.— Вопросы экологии (Новосибирск), 1979, вып. 5, с. 3.
- Стебаев И. В., Козловская Е. Б. Закономерности количественного распределения комплексов вредных степных и луговых саранчовых Прииртышья и Юго-Восточного Казахстана в связи с районированием их потенциальной вредоносной деятельности.— Вопросы экологии (Новосибирск), 1980, вып. 6, с. 31.
- Стебаев И. В., Соболев Н. Н., Лопаткин А. В. Анализ стадиальной верности и расселения популяционных групп саранчовых по микроландшафтам с помощью полевого эксперимента (в связи с вопросом о микроландшафтной ориентации насекомых и о пространственно-временной структуре их популяций, на примере *Dociostaurus brevicollis* и *Chorthippus albomarginatus* De G.) в колочной степи Западной Сибири.— Вопросы экологии (Новосибирск), 1978, вып. 4, с. 70.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969.
- Тушикова Н. В. Зоологическое картографирование. М.: Изд-во МГУ, 1969.
- Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977.
- Чельцов-Бегутов А. М. Зоогеографическое картографирование птиц и млекопитающих и его применение в комплексных региональных атласах. Автореф. дис. на соискание уч. ст. докт. биол. наук, М.: МГУ, 1973.

- Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975.
- Шварц С. С. Популяционная структура вида.— Зоол. ж., 1967, т. 46, № 10, с. 1456.
- Шенников А. П. Экология растений. М.: Советская наука, 1950.
- Шмальгаузен И. И. Регулирующие механизмы эволюции.— Зоол. ж., 1958, т. 37, № 6, с. 1291.
- Щеголев В. Н., Знаменский А. В., Бей-Биенко Г. Я. Насекомые, вредящие полевым культурам. М.-Л.: Сельхозгиз, 1934.
- Lohmann H. Die Cocolithophoridae. Eine Monographie der Cocolithen bildenden Flagellaten.— Arch. f. Protistenkunde, 1902, Bd. 1.
- Stebaev I. V. A change of habitats of insects of the mountain and areas in connection with zoological soil indication.— XIII Междунар. энтомол. конгресс, т. 1, М., 1971, с. 257.
- Stebaev I. V., Naplekova N. N., Volkovincer V. V. Epigäische Zoo-Mikrobioten-Komplexe mit Orthopteren und Tenebrioniden in Südöstlichen Altaj-Gebirge und ihre Beziehungen zu bodenbildenden Prozessen.— Pedobiol., 1968, Bd. 8, № 3, S. 345.

Новосибирский государственный
университет им. Ленинского комсомола,
Биологический институт СО АН
СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
5.VI.1981

THE INTERNAL LANDSCAPE-POPULATION STRUCTURE OF AREA, AS EXEMPLIFIED BY ACRIDIDAE

I. V. STEBAEV, M. G. SERGEEV

*Novosibirsk State University; Institute of Biology,
USSR Acad. Sci., Siberian Branch, Novosibirsk*

Summary

An ecological-geographic evaluation of species by means of determination of the outer boundaries of their ranges is necessary but not sufficient. On the basis of the experience of Soviet authors (Zenkevich, 1947; Bey-Bienko, 1966), methods of matrix (Fig. 1A) and cartographic evaluations of the landscape-population structure of a species inside its geographic area are proposed. Inside the geographic area one may distinguish landscape-geomorphological subsystems and regional parts consisting of characteristic combinations of these subsystems.