

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ

Том LXII

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

6

МОСКВА - 1983

УДК 595.72:591.9

**РАЙОНИРОВАНИЕ ФАУНЫ ОРТНОПТЕРА СИБИРИ
НА ОСНОВАНИИ СОПРЯЖЕННОСТИ ГРАНИЦ ВИДОВЫХ
АРЕАЛОВ**

И. В. СТЕБАЕВ, М. Г. СЕРГЕЕВ

В статье формируется понятие эффективности эколого-географических (зональных и меридиональных) рубежей как пределов распространения видов, предлагается процедура количественной оценки таких эффективно-стей и построения из отрезков эколого-географических рубежей эколого-зоологических рубежей разного ранга. На основании анализа средней эффективности строится иерархическая система эколого-зоологических рубежей. Эту систему можно использовать для типизации экологических стандартов видов и зоогеографического деления территории.

В общей задаче зоогеографии выделяется аспект географической зоологии, сущность которого — в познании географической специфики таксонов, во вскрытии общих закономерностей расположения границ ареалов (Гептнер, 1936; Крыжановский, 1976). Эти границы чаще всего очерчивают те пределы, за которыми вид исчерпывает возможности пространственной (Бей-Биенко, 1930; Копанева, 1963) и временной (Стебаев, 1957) смены местообитаний. Пределы распространения видов отражаются комплексами либо более или менее узкими пучками границ ареалов, названными Кузнецовым (1936) синператами. Степень их важности может определяться числом входящих в них видовых границ. Изучение таких пределов и было положено в основу географического исследования прямокрылых насекомых (Бей-Биенко, 1950; Стебаев, 1957а, 1980; Сергеев, 1980).

Конечно, эти пределы нередко определяются историческими причинами, но прежде чем переходить к ним, необходимо исчерпать возможности оценки корреляции зависимости распространения видов от градиентов современных экологических факторов. В континентальном масштабе подобные градиенты континуальны, но в них проявляется и закономерная дискретность, хорошо отраженная в виде эколого-географических рубежей, обычно лежащих в основе природного районирования. Такие рубежи создают в пределах больших территорий достаточно хорошую основу для дискретного подхода к задачам зоогеографии.

В Сибири и на сопредельных территориях отчетливо выделяются два типа эколого-географических рубежей: широтные и меридиональные. Широтные рубежи на равнинах соответствуют зональным и подзональным границам. На притихоокеанских территориях некоторые из этих рубежей частично приобретают направление, близкое к меридиональному.

Меридиональные рубежи являются мерами отсчета нарастающей континентальности климата с запада и востока к центру континента. Некоторые из таких рубежей, как, например, Уральский или западный край Среднесибирского плоскогорья, хорошо проявляются и в геологическом прошлом, т. е. имеют также большой палеогеографический и историко-фаунистический смысл. В каждой зоне меридиональные рубежи очерчи-

вают секторы, которые отражаются в растительном покрове Сибири (Крылов, 1919; Шумилова, 1962). В климатологии и физической географии для Евразии установлено до 10 самых крупных секторов (Яунпутинь, 1946; Алисов, 1947; Григорьев, 1970; Исаченко, 1979). В настоящей статье мы принимаем за основу только крупные меридиональные рубежи, выявляющиеся в вышеупомянутых работах. Границы меридиональных секторов обычно проводятся (особенно в Сибири) по орографическим структурам, а там, где последние исчезают, продолжают по границам бассейнов. Мы уточняем их еще и по картографическим отображениям почвенно-растительного покрова.

Принимаемые нами рубежи представляют собой различные географические границы, оцененные и отобранные с точки зрения особенностей экологии прямокрылых насекомых. По поводу этих рубежей на рис. 2 нужно заметить следующее: рубеж «а» разделяет на равнинах по краю Айтау бассейны рек Чу и Или, т. е. Муюнкум и пески Прибалхашья, а в горах — Северный Тянь-Шань от Внутреннего, т. е. связан с существенными климатическими границами; рубеж «б» отделяет своеобразную Зайсанскую впадину от Балхашско-Алакольской, а севернее по мелко-сопочнику — Центральный Казахстан от Прииртышья; рубеж «в» разделяет Прииртышье с Западным и Южным Алтаем и собственно Кулундинскую и Барабинскую низменности с остальными частями Алтая, севернее же — Среднеобскую низменность и Кондинскую, связанную с приуральскими возвышенностями; рубеж «г» на севере проходит по традиционной линии раздела Западной и Средней Сибири, а южнее, как бы ветвясь на «г» и «д», очерчивает горы юга Средней Сибири и прилегающие к ним плато; рубеж «е» по сути разделяет Пред- и Забайкалье; рубеж «ж» на юге отделяет от Средней и Восточной Сибири бассейны Тихого океана, испытывающие его непосредственное климатическое влияние, а севернее — край востока Сибири в целом от ее внутренних плато; рубеж «з» отделяет горно-таежный район юга Дальнего Востока от его низменных внутренних территорий. Рубежи, которые трудно провести точно, показаны прерывистой линией. Те рубежи, которые не прослеживаются через всю территорию с севера на юг и окончание которых точно определить трудно, обозначены у этих окончаний стрелками.

Цель настоящего сообщения состоит в количественной ортохтерологической оценке сети эколого-географических рубежей Сибири и сопредельных территорий как несколько огрубленных пределов распространения видов прямокрылых, в выяснении их общих хронологических особенностей и в выявлении таких цепочек отрезков этих рубежей, которые могут рассматриваться уже как эколого-зоологические рубежи разного ранга, и соответственно в построении первой аппроксимации иерархической системы таких рубежей.

Выполняя эту задачу, мы опирались на рассмотрение сети границ видовых ареалов на карте и выявляли ступени пучков таких границ у эколого-географических рубежей. При этом, естественно, граница ареала одного вида, например, широтная, могла на одном участке находиться в пучке с другими видами, а на другом (в том числе и меридиональном) с иными (рис. 1, а). Конечно, при таком подходе граница ареала одного вида может служить для зоологической оценки нескольких отрезков рубежей — как широтных, так и меридиональных.

С точки зрения оценки эколого-географических рубежей как пределов распространения ряда видов они рассматриваются с каждой из двух сторон в отдельности. Например, будучи весьма существенными преградами для проникновения видов на север или восток, те же рубежи или, точнее, их отрезки могут оказаться менее существенными для проникновения других видов на юг или запад.

Конечно, высотная поясность приводит к тому, что горные хребты, столь изобильные на рассматриваемой нами территории, играют роль

не столько границ, сколько далеко идущих узких каналов (или мостов) распространения экзотических для данного региона или, наоборот, узко эндемичных видов (Правдин, 1978). Однако в Сибири горных эндемиков среди прямокрылых очень мало, а другие виды, встречающиеся в горах, найдены и на межгорных равнинах, и поэтому применительно к прямокрылым Сибири высотная поясность при выявлении главных пределов распространения может практически не учитываться. Это избавляет от необходимости существенного огрубления конфигурации этих эколого-географических рубежей и дает возможность в первом приближении

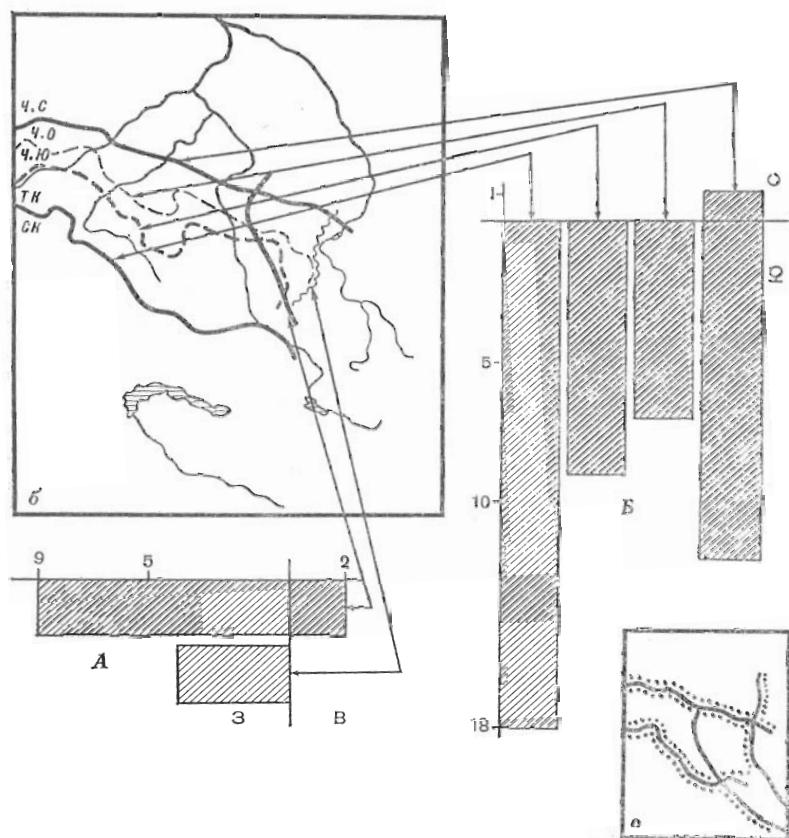


Рис. 1. Примеры взаиморасположения границ ареалов и эколого-географических рубежей (а) и количественная оценка последних на основании распространения саранчовых Западно-Сибирской равнины (б): А — виды, не пересекающие рубежи с запада (З) и с востока (В); Б — с юга (Ю) и с севера (С), пунктир — границы ареалов некоторых видов; ч. с — черноземы выщелоченные, ч. о — черноземы обыкновенные, ч. ю — черноземы южные, Тк — темно-каштановые и Ск — светло-каштановые почвы; цифры на столбцах — число видов

ограничиться градациями общеевразийских градиентов, конечно, с учетом высоты поверхностей.

Прямокрылые, а в особенности саранчовые, в своих адаптивных чертах отражают многие наиболее существенные признаки ландшафтов. По выражению Бей-Биенко (1950а), их жизненные формы являются «зеркалом ландшафта». Они очень ценны для индикации, типизации и районирования ценозов. Трофически они не жестко специализированы. Яйца большинства из них развиваются в почве, нимфы имагинизированы и так же, как имаго, могут встречаться в разных ярусах и микробиотопах одного биогеоценоза. В то же время большинство из прямокрылых требует немалого количества тепла, хотя бы в летний период. Это в основ-

ном — обитатели травянистых экосистем, в которых они играют существенную биогеоценотическую роль (Стебаев, 1968). Поэтому в рамках поставленной задачи прямокрылые ценны в основном для южных нелесных зон, а внутри лесных — почти исключительно для их травянистых ландшафтов.

В работе используются сведения о местах нахождения видов, полученные самими авторами в почти 100 географических точках названных территорий в течение 20 лет, накопленные в просмотренных нами коллекциях ЗИН АН СССР и ВНИИ защиты растений (Ленинград), Биологического института СО АН СССР (Новосибирск), а также почерпнутые из ряда работ исследователей фауны СССР, в первую очередь, Бей-Биенко (1930), Рубцова (1932) и Бережкова (1956). Кроме того, использовались обработанные авторами сборы, любезно предоставленные другими лицами, которым мы, пользуясь случаем, выражаем глубокую благодарность.

Границы видовых ареалов, проходящие непосредственно у самого эколого-географического рубежа, можно считать главными. Другие границы на данном участке могут в той или иной степени не достигать рубежа, при этом, конечно, отчетливо заходя на большом пространстве за предыдущий (более западный или южный и т. п.) рубеж. Такие границы можно считать дополнительными для характеристики рубежа. Огрубляя картину, мы мысленно как бы уплотняем пучок границ ареалов вдоль рубежа путем условного смещения дополнительных границ к главным. Естественно, что чем гуще сеть принимаемых рубежей, тем меньшим делается такое огрубление. На рис. 1, б можно видеть, что чем существеннее тот или иной рубеж, тем сильнее его воздействие на распространение видов. Значение рубежа для распространения видов можно оценить по числу границ ареалов, которые проходят вдоль этого рубежа, не пересекая его.

Конечно, в фаунистически бедном регионе все рубежи по числу связанных с ним границ будут маломощными. Поэтому для количественной зоологической оценки рубежей необходимо использовать относительные величины, связанные с общим числом видов, найденных возле данного эколого-географического рубежа. Эту относительную величину можно назвать барьерной эффективностью по отношению к расселению видов или просто эффективностью; ее можно выразить через отношение числа видов, не пересекающих данный рубеж, к общему числу видов, встречающихся в двух смежных «квадратах», разграниченных этим рубежом, независимо от того, находят ли они в этих «квадратах» предел своего распространения или нет. Эффективность можно оценить и для каждой стороны рубежа в отдельности. Естественно также, что эту величину следует вычислять для каждого отрезка рубежа, лежащего между двумя другими пересекающими его рубежами.

Сеть широтных и меридиональных эколого-географических рубежей, принимаемая нами, изображена на карте без показа их эффективности (рис. 2). На рис. 3 та же сеть пересекающихся рубежей изображена в виде безмасштабной схемы, причем на ней линиями разной толщины показаны значения эффективности.

На этой схеме отчетливо проявляются некоторые общие особенности значения эколого-географических рубежей как барьеров для расселения видов. Среди широтных или зональных (западно-восточных) эколого-географических рубежей (если пока абстрагироваться от различий в эффективности их северных и южных сторон) минимальной эффективностью обладает рубеж между лесостепью и подтайгой (рис. 2, 3, а), что может быть объяснено сходством и непосредственным контактом луговых степных биотопов, в которых как в лесостепи, так и в подтайге в основном и обитают прямокрылые. К югу, а особенно к северу от этой линии

эффективность зональных рубежей нарастает, причем главным образом за счет видов, не пересекающих эти рубежи с юга. Это свидетельствует о том, что главным лимитирующим фактором для большинства видов прямокрылых является недостаток тепла и о том, что среди них существуют две группы видов: 1) относительно толерантных к этому фактору и проникающих к северу от границы лесостепи и подтайги и 2) мало толерантных к этому фактору, находящих пределы распространения к югу от нее.

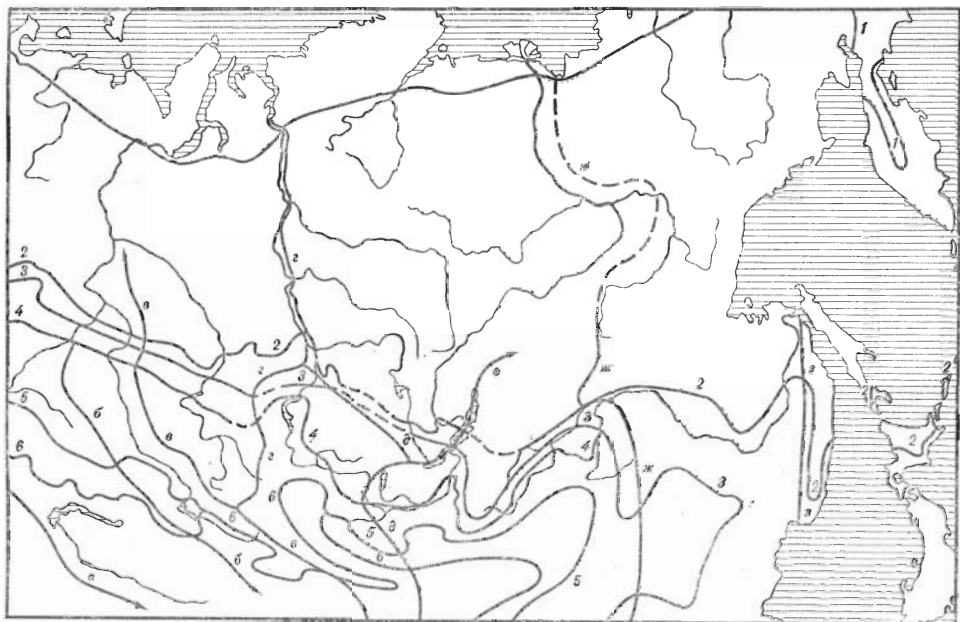


Рис. 2. Картограмма зональных и меридиональных эколого-географических рубежей Сибири и сопредельных территорий: 1—6 — зональные рубежи (1 — между тундрой и тайгой, 2 — между тайгой и лиственными лесами, 3 — между лесами и лесостепью, 4 — между лесостепью и степью, 5 — между степью и полупустыней, 6 — между полупустыней и пустыней); а—з — меридиональные рубежи (а — Чу-Илийский, б — Тарбагатайский, в — Прииртышско-Алтайский, г — Енисейско-Кузнецкий, д — Саянско-Хангайский, е — Байкальский, ж — Ленско-Хинганский, з — Сихотэ-Алиньский; см. также пояснения в тексте)

Для первой группы самым важным рубежом является южная граница тундр, взятых вместе с лесотундрами; для второй — северная граница пустынь; почти так же хорошо отграничена полупустынная зона, на своеобразии условий которой указывалось неоднократно (Димб, Келлер, 1907; Бей-Биенко, 1950а; Стебаев, 1957а). Эффективность каждого рубежа первой группы с запада на восток меняется мало, что, по-видимому, отражает нивелировку степени континентальности климата недостатком тепла, свойственным зоне в целом. В группе же южных рубежей эффективность оказывается наибольшей в их внутриконтинентальных отрезках; здесь континентальность климата проявляется очень сильно в форме сокращения длительности теплого периода, во время которого условия, однако, могут быть для прямокрылых достаточно благоприятными.

Эффективность меридиональных (северо-южных) рубежей нарастает с запада на восток, а вдоль каждого из них — с севера на юг. В первом случае — в основном за счет видов, не пересекающих эти рубежи с запада. Однако в самых восточных секторах более существенную роль играют виды, не пересекающие рубежи с востока. По-видимому, в этом проявляется лимитирующее действие недостатка влаги, увеличивающее-

ся по мере нарастания континентальности климата. Это сказывается на двух группах видов, связанных, по-видимому, по происхождению с приатлантическими и притихоокеанскими секторами с их мягкими климатическими условиями, причём представленные на исследуемой территории виды первой группы оказываются как бы более стойкими к континентальности климата. Нарастание эффективностей меридиональных рубежей с севера на юг проявляется южнее подтайги в самых восточных секторах и южнее лесостепи во внутриконтинентальных секторах, в обоих случаях главным образом за счет видов, ареалы которых не выходят за пределы Древнего Средиземноморья.

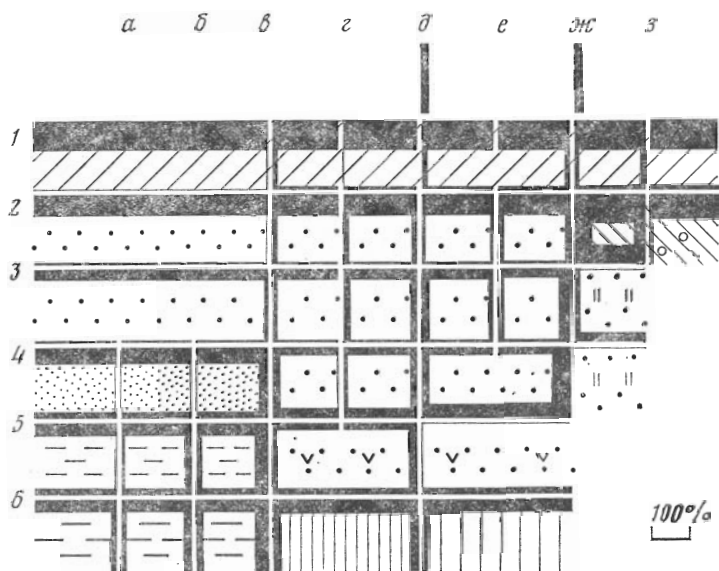


Рис. 3. Безмасштабная схема эффективностей эколого-географических рубежей: эффективность показана для каждой стороны рубежа на всех участках, толщина линии пропорциональна эффективности; разделяемые рубежами территории показаны однородными знаками; остальные обозначения как на рис. 2

В целом во всей сети эколого-географических рубежей выделяются два основных перекрещивания: одно — на границе тайги и южных лесов у выхода Большого Хингана к Амуру, второе — на границе степи и полупустыни в горах Монгольского и Русского Алтая.

Простая ранжировка эколого-географических рубежей по степени их эффективности без учета пространственной взаимосвязи их отрезков не может полностью обеспечить построение системы эколого-зоогеографических рубежей, так как соседние отрезки эколого-географических рубежей могут иметь существенно различные эффективности. В связи с этим целесообразно выделять цепочки контактирующих отрезков с наибольшей общей эффективностью. Для их выявления мы начинаем вести такую цепочку с самого эффективного отрезка (безразлично — зонального или меридионального) и проводим некую линию в обе стороны. При каждом пересечении с другим эколого-географическим рубежом избирается направление наиболее эффективного на этом пересечении рубежа, зонального или меридионального, независимо от того, с какого мы начинаем. Таким образом, линия эколого-зоологического рубежа в огрубленном виде может быть ломаной. Эта линия ведется вплоть до ее замыкания или до края исследуемой территории. Так выявляется линия наибольшего сопротивления потенциальному расселению видов. Затем то же самое повторяется, начиная с отрезка рубежа следующего, меньшего

уровня эффективности, не вошедшего, однако, в первую линию, и т. д. Так возникает иерархия эколого-зоологических рубежей.

Если учитывать только рубежи, эффективность которых выше 0,3, то на исследованной территории как эколого-зоологический рубеж первого порядка выделяется линия, разделяющая область тундры с лесотундрой и всю остальную территорию (рис. 3 и 4). Этот рубеж на всем протяжении образуют северные границы ареалов многих видов — *Otocestus haemorrhoidalis* (Charp.), *Chorthippus apricarius* (L.) и др. На внетундровой территории рубеж следующего ранга оконтуривает с юга всю тайгу

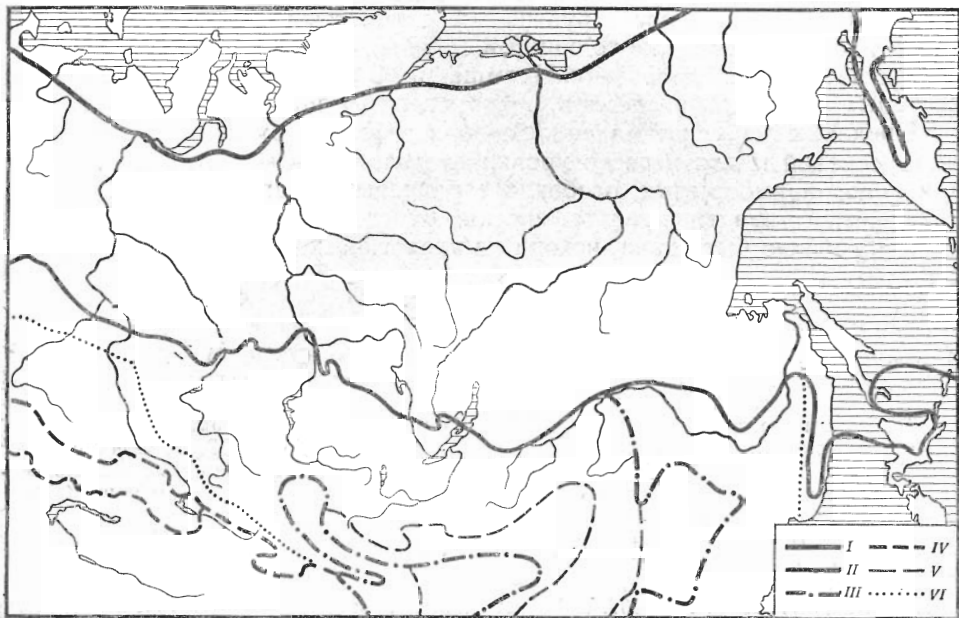


Рис. 4. Картограмма эколого-зоологических рубежей Сибири и сопредельных территорий: I—VI — рубежи I—VI рангов

(без подтайги) — *Chorthippus hammarstroemi* (Mir.)¹. Эколого-зоологических рубежей третьего ранга два: первый на территории СССР отделяет южнолесные районы Дальнего Востока с влажным муссонным климатом, за пределы которых к западу не выходит большое число видов, — *Gampsocleis ussuriensis* Adel., *Primnoa ussuriensis* (Serg. Tarb.) и др.; второй оконтуривает пустыни, главным образом Монголии, с резко выраженной аридностью и континентальностью и создается южными и восточными (*Bienkoxenus mongolicus* L. Mistsh., *Mongolotmethis gobiensis* B.-Bienko), а также западными (*Calliptamus turanicus* Serg. Tarb.) границами ареалов.

На территории южнолесных районов Дальнего Востока СССР рубежом наименьшего из принятых нами значений выделяется лишь приморская часть, в основном за счет видов, не проникающих с запада. Такой же по рангу внутренний рубеж разделяет и пустыни Монголии: на западную и восточную, более равнинную и несколько менее сухую части Гоби. На всей оставшейся после этих подразделений территории выделяются эколого-зоологические рубежи сразу четвертого ранга, отделяющие пустыни Юго-Восточного Казахстана с Джунгарией и полупустыни Казахстана с засушливым, но не экстроконтинентальным климатом. Эти эколого-зоологические рубежи в основном состоят из северных и восточ-

¹ Территория, оконтуренная этим эколого-зоологическим рубежом, как и другие территории, выделена на рис. 3 однородными знаками.

ных границ ряда видов (*Ramburiella foveolata* Serg. Tarb., *Sphingonotus halocnemi* Uv.). Два эколого-зоологических рубежа пятого ранга на остальной территории, включающей в себя степные и лесостепные пространства Северной Азии, а также полупустыни Монголии, отделяют, во-первых, южными границами видовых ареалов [*Tetrix simulans* (В.-Вьенко) и др.] полупустыни Монголии и, во-вторых, в основном восточными границами ареалов [*Gampsocleis glabra* (Hbst.)] степи и лесостепи Маньчжурии с относительно мягким муссонным климатом. На всей оставшейся территории от Ишима до Большого Хингана, преимущественно степной и в значительной части гористой, при принятом нами нижнем уровне эффективности рубежей фиксируется только один эколого-зоологический рубеж, проходящий в основном по северной границе степей, а затем по водоразделу Иртыша и Оби. Этот рубеж создается северными границами ареалов [*Myrmeleotettix antennatus* (Fieb.) и др.].

Предложенная система эколого-зоологических рубежей может служить основой и для первого уровня типизации экологических стандартов видов прямокрылых, особенно саранчовых, и для оценки общегеографического значения географических рубежей в тех пределах, в которых она может быть дана, исходя из экологической специфики этих насекомых.

ЛИТЕРАТУРА

- Алисов Б. П., 1947. Климатические области и районы СССР. М.: ОГИЗ, 1—209.
- Бей-Вьенко Г. Я., 1930. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчовых (Orthoptera, Acrididae) в Западно-Сибирской и Зайсанской низменностях.— Тр. по защ. раст., сер. энтомол., 1, 1, 51—90.— 1950. Прямокрылые — Orthoptera и кожистокрылые — Dermaptera.— В кн.: Животный мир СССР, 3. Зона степей. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 379—423.— 1950а. Фауна прямокрылых насекомых (Orthoptera) пустынь Средней Азии и задачи ее изучения.— В кн.: Пустыни СССР и их освоение, 1. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 130—140.
- Березжков Р. П., 1956. Саранчовые Западной Сибири. Томск: Изд-во Томск. ун-та.
- Гейтнер В. Г., 1936. Общая зоогеография. М.—Л.: Биомедгиз, 1—548.
- Григорьев А. А., 1970. Типы географической среды. Избр. теор. работы. М., Мысль.
- Димо М. А., Келлер Б. А., 1907. В области полупустыни. Изд-во Саратовск. губ. земства, 1—215.
- Исаченко А. Г., 1979. География сегодня. М.: Просвещение, 1—142.
- Копанева Л. М., 1963. Прямокрылые насекомые (Orthoptera) бассейна Верхней Теберды (Главный Кавказский хребет) и закономерности их распределения по местобитаниям. Автореф. канд. дисс.: 1—18, Л.
- Крыжановский О. Л., 1976. К вопросу о предмете зоогеографии и методах зоогеографических исследований.— Ж. общ. биол., 37, 5, 762—768.
- Крылов П. Н., 1919. Очерк растительности Сибири. Томск.
- Кузнецов Б. А., 1936. О некоторых закономерностях распространения млекопитающих по европейской части СССР.— Зоол. ж., 15, 1, 96—127.
- Правдин Ф. Н., 1978. Экологическая география насекомых Средней Азии. Ортоптероиды. М.: Наука, 1—272.
- Рубцов И. А., 1932. Местобитания и условия массового размножения саранчовых Приангарья.— Тр. по защ. раст., сер. 1, 3, 33—130.
- Сергеев М. Г., 1980. Районирование фауны прямокрылых и булавоусых чешуекрылых насекомых южных частей Западной и Средней Сибири, а также сопредельного Казахстана.— Вопр. экол. (Новосибирск), 6, 18—30.
- Стебаев И. В., 1957. Особенности экологии насекомых в районе контакта степей и пустынь на примере прямокрылых Северо-Западного Прикаспия.— Ж. общ. биол., 18, 2, 137—152.— 1957а. Фауна прямокрылых насекомых (Orthoptera и Mantodea) Северо-Западного Прикаспия.— Энт. мол. обозр., 36, 2, 386—400.— 1968. Характеристика надпочвенного и напочвенного зоомикробиологических комплексов степных ландшафтов Западной и Средней Сибири.— Зосл. ж., 47, 5, 661—675.— 1980. Физико-географические рубежи распространения прямокрылых и булавоусых чешуекрылых насекомых в сопредельных частях Сибири и Казахстана.— Вопр. экол. (Новосибирск), 6, 3—17.
- Шумилова Л. В., 1962. Ботаническая география Сибири, Томск, 1—439.
- Ялунпутинь А. И., 1946. К вопросу о географическом районировании.— Изв. Всес. геогр. о-ва, 78, 1, 91—108.

REGIONALIZATION OF THE FAUNA OF ORTHOPTERA OF SIBERIA ON THE BASIS OF CONJUGATION OF BORDERS OF THE SPECIES RANGES

I. V. STEBAEV, M. G. SERGEEV

State University of Novosibirsk and Biological Institute, Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences (Novosibirsk)

S u m m a r y

The effectivity of zonal and meridional ecological-geographical borders of species distribution is considered. It is characterized by the percentage of species which do not cross these borders. The effectivity is in proportion with the degree of difference of ecological-geographical conditions. The hierarachical system of ecological-zoological borders is constructed as a combination of species of west-eastern and north-southern ecological-geographical borders. This system can serve as a basis for typization of ecological species standards, as well as for zoogeographical subdivision of the territory.