

**ЗООЛОГИЧЕСКИЙ  
ЖУРНАЛ**

Том LXVII

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

10

УДК 595.726 : 591.9(4-013)

**О ГРАНИЦАХ МЕЖДУ ГОРНЫМИ И РАВНИННЫМИ ФАУНАМИ ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (ORTHOPTERA)**

*М. Г. СЕРГЕЕВ*

Обосновывается количественный подход к оценке значимости границ между горными и равнинными фаунами прямокрылых. Выделено три основных типа горно-равнинных профилей по характеру высотного распространения видов. Установлены закономерности распространения этих типов. Уточняются предложенные ранее схемы районирования.

Отношения между горными (в том числе горно-котловинными) и равнинными фаунами (и флорами) широко обсуждаются в биогеографической литературе. Однако в большинстве случаев дискуссионна степень их самостоятельности в прошлом и настоящем. Вопрос о том, где проходит граница между ними (хотя бы и размытая), как правило, не ставится вообще либо же его решение никак не обосновывается. Между тем ответ на этот вопрос весьма важен в связи с развитием представлений о фауне как индивидуальной территориальной единице (Авинов, 1913; Чернов, 1984 и др.). Кроме того, его решение в каждом конкретном случае необходимо и для реконструкции фауногенеза. Ситуация выглядит тем более парадоксальной, что трехмерности организации природной среды в последнее время уделяется особое внимание не только в физической географии (Прокаев, 1967 и др.), но и в биогеографии (Городков, 1985).

Какие решения предлагались раньше? Северцов, (1873, цит. по Северцову, 1953) считал горные и равнинные фауны Средней Азии очень близкими и по сути дела четкую границу между ними не проводил. В подавляющем большинстве последующих исследований вопрос о границах горных и равнинных фаун (и вообще о границах) специально не ставился. В этом случае фаунистические границы, как правило, соответствуют физико-географическим рубежам (Емельянов, 1974 и др.). Проведение таких границ обосновывается в немногих работах. Так, Крыжановский (1965) относит предгорья и низкогорья Средней Азии к равнинным фаунистическим выделам, Шенброт (1984) проводит границу по линии сочленения гор и равнин.

Во всех подобных работах ощущается необходимость количественной оценки высотных границ распространения видов, связанных с трехмерным строением ареалов (Городков, 1985). Наглядный тому пример — противоречивая (даже если учесть специфику таксона) оценка нижней границы Палеарктики в Гималаях. Так, в ботанической географии эта граница проводится в среднем по горизонталям 1000 м на севере и 1300 м на юге (Тахтаджян, 1978). Крыжановский (1980) предлагает провести ее на высоте 1500—2000 м, а Авинов (1913) считал, что на севере эта граница проходит на уровне около 2500 м, а на юге достигает изогипсы 3600 м. В немногих исследованиях, в которых такая оценка представлена (Щеткин, 1984, 1985), к сожалению, нет сопоставления с равнинными фаунами. Кроме того, методологически неверно ставится вопрос об объединении в один регион одноименных (но изолированных)

поясов разных хребтов: регионы, полученные в результате районирования, должны быть целостными (Алаев, 1983 и др.).

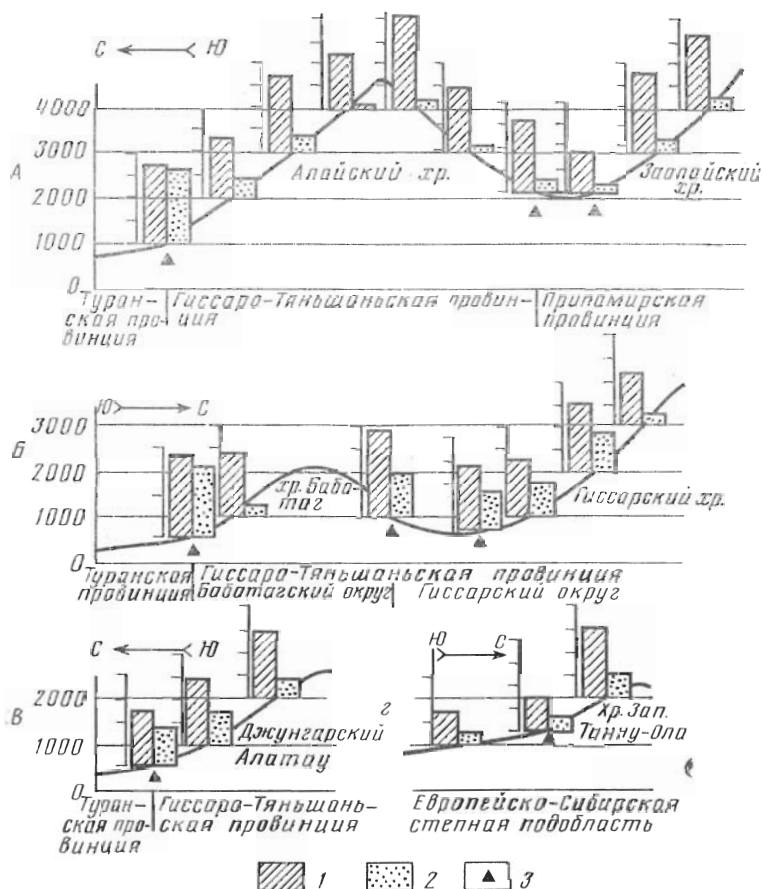
В настоящей работе ставится двоякая цель: во-первых, предложить возможный подход к определению границы между горными и равнинными фаунами и, во-вторых, показать значимость горно-равнинных физико-географических рубежей для прямокрылых. В работе использованы материалы по прямокрылым, собранные нами в 1976—1986 гг. в горах Средней Азии, Казахстана, юга Сибири и Дальнего Востока. Учтены сборы экспедиций кафедры общей биологии Новосибирского университета. Проанализированы имеющиеся литературные данные, в которых есть сведения о высотном распределении прямокрылых на конкретных горно-равнинных профилях (Бей-Биевко, 1927, 1949; Мищенко, 1949, 1951; Давлетшина, 1949; Проценко, 1951; Правдин, 1962, 1964; Бекузин, 1962; Столяров, 1966; Цыпленков, 1969; Копанева, 1972; Середина, 1977; Claridge, Singhao, 1978; Струбинский, 1980 и др.).

Для анализа использован сформулированный нами ранее (Стебаев, Сергеев, 1983; Сергеев, 1986) подход к количественной оценке фаунистических границ. В данной работе целесообразно оценить фаунистическую значимость физико-географических рубежей между горами и равнинами [точнее — между горными склонами и подгорными равнинами (Мурзаев, 1966)] и рубежей, проходящих по горизонталям 1000, 2000, 3000 и 4000 м, на конкретном макросклоне хребта. Такой значительно огрубленный подход объясняется тем, что, во-первых, не всегда можно установить более дробные высотные подразделения, во-вторых, так удобнее сопоставлять удаленные друг от друга горно-равнинные профили, часто сильно отличающиеся по характеру высотной поясности, и, в-третьих, границы высотных поясов (особенно в горах Средней Азии) из-за экспозиционного, барьерного и субстратного эффектов крайне размыты. Существенно и то, что не только к границе между горными склонами и подгорными равнинами, но и к этим горизонталям (например, 2000 м) часто приурочены своеобразные зоны сгущения жизни, связанные с перераспределением стока (Стебаев, 1976).

На конкретном профиле для каждого выделенного рубежа оценивались его фаунистическая мощность и эффективность. Первая величина равна числу не пересекающих рубеж высотных составляющих границ ареалов (ср. Миронов, 1986), вторая является отношением первой к общему числу видов, зарегистрированных у этого рубежа (Сергеев, 1986). При этом мы как бы сдвигали высотные границы ареалов к ближайшим горизонталям. Естественно, что учитывалось распределение видов во всех типах местообитаний от пойм до водоразделов (см. Толмачев, 1986).

Анализ 27 горно-равнинных профилей по характеру распределения высотных границ ареалов прямокрылых позволил выделить три основных их типа:

1. Первый характерен для большинства высоко поднятых над окрестными равнинами гор Средней Азии и Средиземноморья (рисунок, А, левая часть; Б). Таковы, например, северные склоны Алайского и Туркестанского хребтов, западные склоны Ферганского хребта и Французских Альп. Этому типу свойственны высокая фаунистическая эффективность и мощность рубежей между равнинами и горами. На всех профилях найдено много видов, родов и даже триб (*Diexini*, *Dericorythini*), не проникающих в горы. Немало и видов широко распространенных в низкогорьях, но не выходящих на равнины (таковы многие саранчовые рода *Mizolopaca* Uv.). Вторым относительно мощным пучком границ ареалов приурочен к среднегорьям (2000—3000 м) (ср. Pascual, 1978). Здесь находятся высотные пределы распространения как многих видов, тяготеющих к равнинам (особенно из родов *Calliptamus* Aud.-Serv., *Docicstaurus* Fieb., *Eremippus* Uv., *Sphingonotus* Fieb.), так и бореомонтан-



Распределение высотных составляющих границ ареалов прямых в некоторых горных системах: 1 — эффективность рубежа, 2 — мощность рубежа, 3 — горно-равнинный рубеж. Длина масштабной линейки для эффективности — 100%, для мощности — 100 м. По оси ординат — абсолютная высота, м

ных форм [*Aeropus sibiricus* L., *Stauroderus scalaris* (F. d. W.) и др.]. Кроме того, большими высотами, как правило, ограничены и эндемики. В горах Средней Азии это в первую очередь представители родов *Cenophyta* Zub., *Chorthippus* Fieb. и *Platycleis* Fieb.

Любопытная ситуация выявилась на сложном профиле от гребня Гиссарского хребта до слияния Вахша и Пянджа (рисунок, Б). Здесь обращает на себя внимание резкая фаунистическая отчлененность низкорослых массивов Юго-Западного Таджикистана (например, хребта Бабатаг) как от равнин, так и от Гиссарского хребта и явная близость к последнему довольно высоко поднятой и обособленной Гиссарской долины. Это совпадает с предложенной нами схемой районирования гор Средней Азии на основе анализа распределения границ ареалов прямых на плоскости карты (Сергеев, 1988).

В рамках первого типа наблюдаются и модификации. Так, к западу и к северу уменьшаются различия между фаунистической значимостью рубежей. Это можно объяснить постепенным выравниванием условий вдоль высотных профилей за счет уменьшения континентальности и увеличения роли низких зимних температур. Кроме того, в северо-западном направлении уменьшается и значимость горно-равнинных рубежей. Осо-

бенно это относится к низкогорным массивам (Баянаул, Султануиздар). Здесь, как правило, нет эндемиков, но обычно представлены виды, не встречающиеся на окружающих эти массивы равнинах [*Euthystira brachyptera* (Ocsk.) и т. п.].

2. Следующий тип установлен для северных склонов Джунгарского Алатау, Таласского, Киргизского хребтов и хребта Петра I, а также для южного склона Алайского хребта. В этом случае характерно отсутствие четко выраженных максимумов эффективности и мощности рубежей (рисунок, А, центральная часть; В). Особенно показательна сравнительно невысокая значимость горноравнинных рубежей. В целом этот тип свойствен северным и внутренним частям гор Средней Азии. Поэтому естественно, что именно в нем находят свое выражение упомянутые выше тенденции. Здесь до более низких высот опускаются бореомонтанные и эндемичные виды [*Ae. sibiricus*, *Bicolorana bicolor* (Phil.)]; различные *Conophyma* Zub., *Chorthippus* Fieb., *Gomphomastax* Br.-W. Почти полностью отсутствуют формы, специфичные для низкогорий. Кроме того, здесь меньше видов, не выходящих за пределы равнин. Наряду с немногими саранчовыми из триб *Dericorythini* и *Euprepochemidini*, к таковым принадлежат *Kazakia tarbinskyi* B.-Bien., *Mesasippus amtophilus* B.-Bien. и некоторые другие.

3. Последний тип свойствен почти исключительно горам юга Сибири и Дальнего Востока. Наиболее значим здесь рубеж, отделяющий вершины гор (рисунок, А, правая часть; Г). Сюда не проникают многие широко распространенные виды, в частности, почти все кузнечики, прыгунчики, саранчовые триб *Aegyptherini* и *Oedipodini*. За пределы высокогорий обычно не выходят *Podismopsis altaica* Zub., *Zubovskya koeppleri* (Zub.) (Алтай и Саяны), *Chorthippus vicinus* L. Mistsh. (Заалайский хребет). Существенно, что и в ранее предложенной нами схеме фаунистического районирования эти горные регионы отделены от равнин границами низших рангов. Сходная ситуация, по-видимому, наблюдается и в горах внесредиземноморской Европы (Uvarov, 1928).

Таким образом, анализ распределения высотных составляющих границ ареалов прямокрылых позволяет обосновать прохождение зоогеографических (фаунистических) рубежей в горных местностях. Из вышесказанного ясно, что основной барьер между равнинными и горными фаунами в Средней Азии проходит по сочленению горных склонов и подгорных равнин. Подобная картина, судя по всему, наблюдается и в Средиземноморье. В то же время на юге Сибири и Дальнего Востока значимость этого сочленения минимальна. Выявленные особенности в целом не нарушают схему, выполненную на основе двумерного картирования ареалов прямокрылых (Сергеев, 1986, 1988). Однако в ряде случаев эту схему можно существенно уточнить. В первую очередь это относится к границе между полупустынным и пустынным регионами Центрального и Восточного Казахстана, совпадающей с сочленением Тарбагатай и Казахского мелкосопочника с прилегающими равнинами. Видимо, ее ранг выше межокружной. Возможно и установление положения межгорных котловин и долин. Так, долина Сурхоба-Кызылсу в фаунистическом отношении ближе к северным склонам хребтов Петра I и Заалайского, а Гиссарская долина — к южному склону Гиссарского хребта. Более ясным теперь представляется и положение небольших, но четко отграниченных горных массивов, в том числе низкогорных останцов и вершин высоких гор. Если учесть почти регулярное отсутствие на каждом конкретном участке местных эндемиков, то эти массивы могут заслуживать выделения в отдельные фаунистические регионы лишь самого низкого ранга. В общем же их присутствие определяет лицо тех крупных регионов, в которые они входят.

В целом, несмотря на то, что пока нельзя выявить соответствие фаунистической значимости горно-равнинных рубежей и их тектонического и геоморфологического характера (см. Максимов, 1985), из вышеизложенного очевидно связь распространения прямокрылых по горно-равнинным профилям с общим характером физико-географического устройства территории, в первую очередь с ее климатическими особенностями. Это, с одной стороны, открывает возможность экстраполяции выявленных закономерностей, а с другой, подчеркивает необходимость проведения подобных исследований в других регионах.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Авинов А. Н., 1913(1915). К вопросу о более дробных зоогеографических подразделениях палеарктических частей Британской Индии на основании распространения и группировки *Lepidoptera Rhopalosaga* (дневных бабочек)//Изв. Российск. геогр. о-ва, 49, 4—6, 523—563.
- Алаев Э. Б., 1983. Социально-экономическая география. М.: Мысль, 1—350.
- Бей-Биенко Г. Я., 1927. Очерк фауны прямокрылых северной части Акмолинской губернии//Русск. энтомол. обозр., 21, 1—2, 96—106.—1949. Некоторые особенности фауны прямокрылых насекомых (*Orthoptera*) хребта Кетмень в северо-восточном Тянь-Шане//Докл. АН СССР, 64, 2, 265—268.
- Беккузин А. А., 1962. Фауна саранчовых хребта Султан-Уиздаг и его окружения//Вестн. Каракалпакск. филвала АН УзбССР, 1, 84—91.
- Городков К. Б., 1985. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. 1//Энтомол. обозр., 64, 2, 295—310.
- Давлетшина А. Г. 1949. Некоторые данные о сообществах саранчовых арчевой зоны северного склона Туркестанского хребта//Докл. АН УзбССР, 6, 25—29.
- Емельянов А. Ф., 1974. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов//Энтомол. обозр., 53, 3, 497—552.
- Копанева Л. М., 1972. Прямокрылые (*Orthoptera*) и близкие к ним отряды насекомых заповедника Аку-Джабагы в Западном Тянь-Шане//Там же, 51, 4, 776—785.
- Крыжановский О. Л., 1965. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. М.—Л.: Наука, 1—419.—1980. Об объеме и зоогеографическом расчленении Палеотропического доминиона//Современные проблемы зоогеографии. М.: Наука, 61—81.
- Максимов Е. В., 1985. Загадка озера Иссык-Куль. Л.: изд. ЛГУ, 1—182.
- Миронов А. Н., 1986. Вертикальное распространение морских ежей//Зоол. ж., 65, 9, 1341—1349.
- Мищенко Л. Л., 1949. Кожистокрылые (*Dermatoptera*), таракановые (*Blattodea*), богомолы (*Mantodea*), привиденные (*Phasmatoidea*) и прыгающие прямокрылые *Saltatoria* (*Orthoptera* s. str.) Гиссарской долины (Таджикская ССР)//Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 8, 4, 735—749.—1951. К фауне ухверток, тараканов, богомол, палочников и прямокрылых южного склона Гиссарского хребта//Ущелье Кондара. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 198—205.
- Мурзаев Э. М., 1966. Природа Синьцзяна и формирование пустынь Центральной Азии. М.: Наука, 1—382.
- Правдин Ф. Н., 1962. Ортоптероидные насекомые (*Orthopteroidea*) Туркестанского хребта//Зоол. ж., 41, 5, 693—705.—1964. Закономерности вертикального распределения ортоптероидных насекомых (*Orthopteroidea*) в адриатической части Балканского полуострова//Энтомол. обозр., 43, 2, 258—267.
- Прокаев В. И., 1967. Основы методики физико-географического районирования. Л.: Наука, 1—167.
- Проценко А. И., 1951. Вертикальная поясность в распределении прямокрылых насекомых (*Orthoptera*) на северных склонах Киргизского Ала-Тая//Докл. АН СССР, 77, 5, 929—932.
- Северцов Н. А., 1953. Вертикальное и горизонтальное распределение туркестанских животных. М.: Изд-во АН СССР, 1—270.
- Сергеев М. Г., 1986. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск: Наука, 1—237.—1988. Закономерности распространения *Orthoptera* в горах Средней Азии//Зоол. ж., 67, 4, 530—538.
- Середина Е. Л., 1977. О высокогорной фауне ортоптероидных насекомых (*Orthopteroidea*) Гиссарского хребта//Изв. АН ТаджССР, отд. биол. наук, 2, 15—21.
- Стебаев И. В., 1976. Пространственная структура животного населения и биогеоценозов в стовоко-геохимических сериях ландшафтов//Зоол. ж., 55, 2, 191—204.
- Стебаев И. В., Сергеев М. Г., 1983. Районирование фауны *Orthoptera* Сибири на основании сопряженности границ видовых ареалов//Там же, 62, 6, 869—877.
- Столяров М. В., 1966. Видовой состав прямокрылых (*Orthoptera*) Кара-Калпаки и некоторые особенности их экологического распределения//Там же, 45, 7, 1017—1022.
- Струбинский М. С., 1980. Фауна и экология саранчовых (*Orthoptera*, *Acrididae*) Джунгарского Алатау в верхнем течении реки Лепсы//Энтомол. обозр., 59, 3, 544—549.

- Тохтаджян А. Л., 1978. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1—247.
- Томиачев А. И., 1986. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза, Новосибирск: Наука, 1—196.
- Чернов Ю. И., 1984. Флора и фауна, растительность и животное население//Ж. общ. биол., 45, 6, 732—748.
- Цыпленков Е. П., 1969. Саранчовые (Orthoptera, Acrididae) гор Уч-Каинды в Юго-Восточном Казахстане//Тр. КазНИИ защ. раст., 10, 70—72.
- Шенброт Г. И., 1984. Опыт совмещения классического и нумерического подходов к фауногенетическому районированию: анализ фауны грызунов Средней Азии//Тезисы докл. VIII Всес. зоогеогр. конф., М., 255—257.
- Щеткин Ю. Ю., 1984. Биogeографическое районирование горных территорий и высотные пояса в горах//Там же, 261—262.—1985. Анализ высотно-поясного распределения и биogeографическое районирование в горах (на примере булавоусых чешуекрылых в некоторых районах Памиро-Алая). Дел. в ВИНТИ № 1594—85), 1—18.
- Claridge M. F., Singhrao J. S., 1978. Diversity and altitudinal distribution of grasshoppers (Acridoidea) on a Mediterranean mountain/J. Biogeogr., 5, 3, 239—250.
- Pascual F., 1978. Estudio preliminar de Ortópteros de Sierra Nevada, IV: Distribución altitudinal//Bol. Asoc. esp. Entomol., 2, 49—63.
- Uvarov B. P., 1928. Orthoptera of the mountains of palaeartic region//Mem. Soc. Biogeogr., 2, 135—141.

Биологический институт СО АН СССР  
(Новосибирск)

Поступила в редакцию  
26 мая 1987 г.

## ON THE BOUNDARY BETWEEN THE MOUNTAIN AND PLAIN FAUNAS OF ORTHOPTERA (INSECTA)

M. G. SERGEEV

*Biological Institute, Siberian Division, USSR Academy of Sciences  
(Novosibirsk)*

### Summary

The paper proves quantitative approach to evaluation of significance of boundary between mountain and plain Orthoptera faunas. There are three basic types of mountain and plain profiles by the patterns of altitude distribution of species: the first one (mountain and plain boundary is the most significant — fig. A, B) is typical for the Central Asia and Mediterranean area, the second (altitude boundaries are approximately equal by the size — fig. B) is found in the northern mountains of the Central Asia and the third (the most significant is the near top boundary — fig. Γ) is characteristic for the mountains in South Siberia and Far East.