

ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР

На правах рукописи

СЕРГЕЕВ

Михаил Георгиевич

УДК 595.726

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ
ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ
АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ СССР

03.00.09 - Энтомология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург

1991

Работа выполнена в лаборатории экологии насекомых Биологического института СО АН СССР и на кафедре общей биологии Новосибирского ордена Трудового Красного Знамени государственного университета.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
А.Ф.Емельянов,
доктор биологических наук
Л.М.Копанева,
доктор биологических наук, профессор
А.А.Стекольников

Ведущая организация: Московский педагогический
государственный университет
им. В.И.Ленина

Защита диссертации состоится "24" января 1992 г.
в 13⁰⁰ на заседании Специализированного совета ДОО2.63.02
по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора
наук при Зоологическом институте АН СССР по адресу: 199034,
Санкт-Петербург, Университетская наб., д.1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института АН СССР

Автореферат разослан "___" _____ 1991 г.

Ученый секретарь
Специализированного совета,
кандидат биологических наук

Н.А.Петрова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Прямокрылые насекомые являются одной из важнейших групп фитофагов в естественных и антропогенных ландшафтах. В травянистых экосистемах Голарктики они могут потреблять до одной десятой части зеленой фитомассы, а иногда и более (Серкова, 1961; Стебаев, 1968, и др.). Значение прямокрылых состоит и в том, что они, во-первых, объединением листьев активизируют рост растений (Clfert, Mikerji, 1983), а во-вторых, способствуют разрушению и быстрейшему возвращению фитомассы в биогеохимический круговорот (Стебаев, 1968). Следует иметь в виду и коэволюцию травоядных прямокрылых и трав, протекавшую, как предполагается, на протяжении кайнозоя (Owen, Siebert, 1981) и приведшую к формированию у этих насекомых соответствующих морфолого-анатомических адаптаций (Казакова, 1988) и пищевой избирательности (Шеницына, 1987).

Известно, что прямокрылые принадлежат к важнейшим вредителям сельского хозяйства (Уваров, 1969; Цыпленков, 1970; Старостин, Курдюков, 1983). В Голарктике повреждения ими посевов, сенокосов и пастбищ регистрируются постоянно в течение многих десятилетий (Порчинский, 1884; Morrill, 1983, и др.). При этом применение инсектицидов обеспечивает лишь кратковременную защиту урожая (Siebert, 1968). В первую очередь это объясняется резкими подъемами численности прямокрылых в местобитаниях, не подвергшихся истребительным мероприятиям, а также широкими расселительными возможностями этих насекомых (Уваров, 1969). Небезразличны прямокрылые и к характеру хозяйственного освоения того или иного региона (Uvarov, 1960; Копанева, 1989). Вместе с тем внимание к этой группе животных было явно недостаточным. Это подтверждается тем, что вспышки последних лет в Якутии, Амурской области, Средней Азии и Казахстане, а также в Африке (Lestienne, 1986, и др.), были в известной степени неожиданными. К сожалению, в большинстве случаев на вопрос: когда начнется вспышка? — мы ответить не можем. Хотя некоторая основа для ответа уже есть (см. Копанева, 1989), проблема явно требует многолетних исследований. Но

на другие вопросы: где и в каких условиях вероятна вспышка, какие виды и на каком уровне численности могут быть встречены в том или ином ландшафтном выделе, по каким путям они могут расселяться в антропогенных ландшафтах? — мы часто можем дать ответ уже сейчас.

Это стало возможным благодаря накоплению обширных материалов, собранных по программе исследования биогеографии и экологии прямокрылых (Бей-Биенко, 1956). Наибольший вклад в ее осуществление был внесен школами Правдина (в основном в Средней Азии) и Стебаева (преимущественно в Сибири). Однако до сих пор не создана целостная ортоптеролого-зоогеографическая картина для азиатской части СССР. Монографии Правдина (1978), Правдина и Мищенко (1980) касаются только Средней Азии. В первой из них распространение характеризуется в пределах крупных геоботанических областей, а распределение многовидовых сообществ привязывается в основном к формациям растительности природных зон и высотных поясов. Во второй книге характеризуется преимущественно распространение родов прямокрылых. Особенности населения в антропогенных ландшафтах ни в том, ни в другом случае почти не рассматриваются. Поэтому очевидно, что опубликованных данных и заключений для ответа на заданные вопросы далеко недостаточно.

Цель и задачи исследования. Главная цель работы — установление основных закономерностей распространения и ландшафтного распределения прямокрылых насекомых азиатской части СССР в связи с прошлым, настоящим и будущим этого региона.

Для достижения этой цели необходимо решить следующие задачи:

1. Выявить особенности географического распределения таксонов и их центров разнообразия и разработать схему фаунистического районирования азиатской части СССР.

2. Установить закономерности зонально-ландшафтного распределения популяционных группировок. Выделить регионы сосредоточения видов с высокой численностью. Намечать пути вероятного расселения в естественных и антропогенных ландшафтах. Показать особенности размещения популяционных группировок внутри различных фаунистических регионов.

3. Выявить основные зонально-ландшафтные типы сообществ прямокрылых в связи с фаунистической спецификой регионов и с различным характером деятельности человека.

4. Предложить актуалистическую реконструкцию истории фаун и основных типов сообществ и наметить возможную картину их будущих изменений.

Новизна работы заключается в том, что впервые предложена подробная схема фаунистического районирования азиатской части СССР на основании анализа распределения границ видовых ареалов прямокрылых. Выделенные районы в целом соответствуют распределению градиентов природных условий, в первую очередь зональному. В то же время самостоятельность регионов в значительной степени обусловлена фауногенезом: чем самобытнее фауна, тем самостоятельнее и своеобразнее регион и тем более высокого ранга в системе он заслуживает.

Выделены группы регионов по размещению популяционных группировок: степная — где прямокрылые обладают высокой численностью (в том числе за счет многообразных периферийных очагов высокой плотности), но их видовое разнообразие сравнительно невелико; неморальная и пустынная — где видов много, однако каждый из них в среднем малочислен. Показана роль физико-географических рубежей и ландшафтной организации территории в дифференциации популяционных систем прямокрылых.

Впервые выявлены закономерности распределения биомассы прямокрылых. Выяснено, что ее максимальные значения лежат в полосе от восточно-казахстанских полупустынь к степям Тувы и лесостепям Забайкалья. Показано, что на протяжении каждой природной зоны ландшафтное распределение биомассы, как правило, сохраняется неизменным или почти неизменным. Продемонстрирована роль фаунистической специфики региона в формировании сообществ прямокрылых. Установлены закономерности смены населения этих насекомых в ходе основных типов дигрессионных и демулационных сукцессий в ландшафтах природных зон азиатской части СССР.

На основе принципа актуализма выделены главные этапы становления и развития фаун и сообществ прямокрылых. Оценена роль ведущих фауногенетических центров в заселении разных типов ландшафтов, в том числе антропогенных. Показаны перспективы их

развития в связи с изменениями окружающей среды, прогнозируемыми климатологами и географами.

Теоретическая значимость. В работе формулируются принципы регионального подхода к исследованию закономерностей формирования фаун и сообществ. Подчеркивается роль географической среды как одного из ведущих факторов этого процесса. Показывается близость значения физико-географических рубежей в создании картины распространения и ландшафтного распределения как видов, так и их сообществ, а также популяционных группировок. Устанавливается роль конкретных фаун как лимитирующего фактора сукцессионных изменений (в том числе восстановительных) населения прямокрылых. Выделяются различные типы организации популяционных группировок в связи с ландшафтными особенностями регионов. Показывается их роль в формировании фаун и сообществ. Демонстрируется несовпадение распределения запаса зеленой фитомассы и зоомассы прямокрылых, что, по-видимому, отражает необходимость сочетания в экосистемах разных групп грызущих фитофагов. Разработаны принципы и осуществлена реконструкция истории становления фаун и, отчасти, населения прямокрылых в пределах азиатской части СССР на основе анализа современного географического распространения и ландшафтного распределения видов. Предложенная система подходов в целом может быть использована для характеристики распределения как других групп животных, так и для других регионов.

Практическая значимость. Полученные результаты могут быть использованы для экстраполяции на малоизученные районы азиатской части СССР и сопредельных территорий, в том числе для составления списков таксонов, прогноза характера распределения видов и населения прямокрылых по естественным и антропогенным ландшафтам, а также для оценки роли этих насекомых как в разных типах последних, так и в ходе дигрессионных и демулационных сукцессий. Предлагаемая реконструкция генезиса фаун и сообществ прямокрылых в сочетании с оценками перспектив изменения окружающей среды может быть использована для приблизительного временного прогноза деятельности этих насекомых в пределах исследованной территории.

Апробация. Результаты работы обсуждались на Всесоюзном совещании по актуальным проблемам экологии (Свердловск, 1982),

VI и VII Совещаниях энтомологов Сибири (Новосибирск, 1985, 1989), VIII Всесоюзной зоогеографической конференции (Ленинград, 1985), Всесоюзном совещании по экологии популяций (Новосибирск, 1988), I Всесоюзной школе-конференции по прикладной экологии (Звенигород, 1988), X Съезде ВЭО (Ленинград, 1989), I Всесоюзном ортоптерологическом симпозиуме (Новосибирск, 1989), Философской (методологической) конференции по проблемам экологии и эволюционной теории (Новосибирск, 1987), семинаре лаборатории систематики насекомых Зоологического института АН СССР (Ленинград, 1991), а также на отчетных сессиях и межлабораторных семинарах Биологического института СО АН СССР.

По теме диссертации опубликовано 36 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и заключения, а также списка цитированной литературы и приложения. Основной текст (включая 5 таблиц и 66 рисунков) занимает 336 с. Список литературы на 48 с. включает 494 названия (413 отечественных и 81 иностранное). В приложении помещены данные по воздушно-сухой массе доминирующих видов, таблица распределения видов по основным фаунистическим регионам, списки видов с однотипным размещением популяционных группировок, таблицы состава сообществ основных ландшафтов, перечень видов и картосхемы распространения фауногенетических комплексов. Общий объем диссертации - 544 с.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава I. МЕТОДЫ ПОЛЕВЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МАТЕРИАЛОВ

Эколого-зоогеографический характер исследования требует, во-первых, широкого использования качественных и количественных данных, во-вторых, стремления к их воспроизводимости и сопоставимости, в-третьих, закономерного размещения участков сборов и учетов. Соблюдение этих требований позволяет получить результаты, пригодные для экстра- и интерполяций на разных уровнях обобщения, в том числе картографических.

Масштабные уровни исследования пространственных группировок. На всех уровнях использовался метод градиентных ландшафтно-экологических профилей (Кожанчиков, 1961; Стебаев, 1976, и

др.). Каждый профиль включал набор дискретных ключевых участков, репрезентативный по отношению к природным условиям соответствующей территории (с учетом эколого-географической специфики группы).

В работе использованы результаты, полученные на трех уровнях исследования (Сергеев, 1986, 1989а): 1) зонально-секторном – макроградиентные профили пересекают либо ряд природных зон в пределах одного сектора, либо ряд секторов внутри одной зоны; 2) региональном – мезоградиентные профили I ранга протягиваются от главного водораздела до долины основной реки; 3) бассейновом – мезоградиентные профили 2 ранга пересекают бассейны небольших рек. Внутри ключевых участков последних (обычно ландшафтных урочищ) обследовались основные фациальные варианты. Кроме того, изучались главные типы нарушенных экосистем, в первую очередь агро- и урбоценозы.

Методы количественных учетов. Для количественной характеристики населения прямокрылых использовалось сочетание стандартных учетов на время (Gause, 1930; Бей-Биенко, 1932; Кашкаров, 1933; Лопаткин, 1977; Сергеев, 1986, и др.) и на трансектах (25 площадок по 1 м^2) (Кашкаров, 1933; Riegert, 1968, и др.). Выполненные нами эксперименты показывают целесообразность такого сочетания, особенно при обследовании обширных географических регионов. Учеты проводились, как правило, в периоды, когда разнообразие прямокрылых максимально (обычно июль-начало августа). На ряде участков исследования велись в течение двух или более лет, а также несколько раз на протяжении теплого сезона.

Объем проанализированного материала. Использованы материалы, собранные автором в 1976–1989 гг. на юге Сибири, Дальнего Востока, в Средней Азии и Казахстане, а также на Северном Кавказе. Обработаны ранее не проанализированные в аспекте стоящих перед работой задач данные кафедры общей биологии НГУ (1972–1981 гг.), а также материалы, собранные по нашей просьбе на севере Сибири (1983–1986 гг.). Всего проанализировано 193 тыс. экз. 338 видов прямокрылых, собранных в ходе 2800 учетов на время и сборов, а также материалы 1500 учетов на трансектах. Просмотрены коллекции Зоологического института АН СССР и ВИЗР (С.-Петербург), Зоологического музея МГУ и ряда других учреждений. Всего 15 тыс. экз. примерно 600 видов.

Определение биомассы прямокрылых проводилось по косвенным показателям (Чернов, 1975). По данным учетов на время и на трансектах устанавливалось соотношение плотностей разных видов. В лаборатории определялась воздушно-сухая масса доминирующих форм. Затем рассчитывалась биомасса на единице площади. Доля изымаемой прямокрылыми наземной фитомассы оценивалась с учетом того, что саранчовые потребляют в течение своей жизни фитомассу примерно в 20 раз больше их имагинального веса (Рубцов, 1932; также Hewitt, Onsager, 1982, и др.).

Глава 2. ФАУНИСТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ СССР НА ОСНОВАНИИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ АРЕАЛОВ ПРЯМОКРЫЛЫХ И ИХ ГРАНИЦ

Районирование в биогеографии традиционно рассматривается как концентрированное выражение закономерностей распространения того или иного таксона. В последние годы дискуссии и его целях и способах в какой-то степени обострились в связи с оживлением интереса к пространственным аспектам эволюции и организации живой материи, а также в связи с развитием кризисных явлений в биогеографии (Симпсон, 1983; Thornton, 1983, и др.).

2.1. Регионализм и современные проблемы биогеографии

В исследовании закономерностей пространственной организации биосферы региональный подход может быть противопоставлен типологическому. Его суть состоит в выявлении индивидуальных целостных участков земной поверхности (Прокаев, 1967; Гвоздецкий, 1979), расположенных на ней закономерно и обладающих определенными границами. Процесс их выделения – районирование (Алаев, 1983). Как правило, может быть построена их иерархическая система. Суть типологического подхода – в выявлении участков, занятых сходно организованными либо идентичными группировками, ландшафтами или даже регионами. Обычно такие участки не являются целостными и уникальными. Фактически единство типологических выделов обусловлено сходством их строения, а региональных – привязанность к определенным частям земной поверхности.

Региональный подход исторически связан с представлениями Геттнера о географическом детерминизме. Выделение регионов создает основу как для пространственного прогноза (Киселев, 1985),

так и для выявления перспектив их развития, определяемых путем установления закономерностей пространственной организации эволюционного процесса (Вавилов, 1987, и др.).

Очевидно требование целостности региона. Выделение эксклавов в общем непоследовательно. Каждый из них является специфической характеристикой того участка земной поверхности, в пределах которого он расположен. Необходимо упорядочение определения, обоснования и оценки границ регионов, т.е. делимитации (Семенов-Тянь-Шанский В.П., 1925; Тептнер, 1936; Ретем, 1988, и др.). Представляется целесообразным начинать анализ с распространения видов и других таксонов, затем устанавливать их связь с выявленной ранее дифференциацией биосферы, и только после этого проводить экстраполяции. Отметим, что проницаемость границ часто отражается в их расплывчатости. Специфично построение иерархической системы регионов. Несмотря на общность с процедурой классификации (Розова, 1986), есть существенное ограничение — требование соседства выделов.

Итогом последовательного применения регионального подхода должна быть картина современного распространения живых организмов, выражающаяся в закономерном размещении видов и других таксонов как концов фило-, фауно- и филоценогенетических ветвей, как бы распластанных по поверхности Земли (см. Стасcraft, 1982; Мейен, 1986). Эта картина может быть представлена как результат решения диалектического противоречия между фиксированием (границы — изолирующие барьеры) и миграциями (границы — частично проницаемые мембраны).

2.2. Общее распространение видов и надвидовых таксонов

На уровне семейств ситуация тривиальна. На изучаемой территории одно из них (*Tettigoniidae*) достигает северной границы лесной зоны, а два (*Pterigidae*, *Acrididae*) заходят и в тундры. Большинство остальных почти не выходит за северные пределы степной и лесостепной зон, а на Дальнем Востоке — за северную границу неморальной зоны. Три семейства (*Pharidophoridae*, *Prophalangopsidae*, *Mimnermidae*) распространены очень локально. *Eumastacidae* известны только в горах Средней Азии.

Большинство триб также связано в основном с субтропическими, тропическими и экваториальными регионами. Отчетливо выделяются таксоны, ограниченные преимущественно аридными и субарид-

ными областями Центральной Азии (*Deracanthini*, *Bryodemini*), Западной Азии (*Uvaroviini*, *Diexini*, *Iranellini*), в том числе ее горами (*Conophymatini*), Древним Средиземьем вообще (*Odonturini*, *Thrinchini*, *Dociostaurini* и др.). Триба *Drymadusini* распространена от Восточного Средиземноморья до Восточной Азии, встречаясь в Северной Америке. Сходно расселены *Gampsocleidini*. Дизъюнктивными ареалами обладают трибы *Onconotini* и *Hypermerphini*. Трибы *Chrysochraontini*, *Gomphocerini*, *Mecostethini* и *Podismini* ограничены в распространении главным образом Голарктикой.

Сходная картина прослеживается на уровне родов и видов. Очевидно нарастание разнообразия прямокрылых с севера Западной Сибири на юг и юго-восток, где в Средней Азии (особенно в горах) и на юге Дальнего Востока как видовое, так и родовое многообразие достигает максимума. На этих уровнях хорошо заметно возрастание по мере смещения с севера на юг дифференцирующей роли меридиональных рубежей (ср. Чернов, 1975).

Положение границ расселения большинства видов определяется современными условиями. Это хорошо отражается в совпадении на значительном протяжении границ ареалов с зональными, подзональными и межсекторными границами (Сергеев, 1986). Для равнинных видов в первую очередь сказывается дефицит тепла (при распространении с юга на север) и нарастание континентальности климата (при распространении с запада и с востока к центру континента). Отметим, что у широко распространенных видов, как правило, происходит смещение зонального расселения от одного сектора к другому (ср. Сушкин, 1925).

Таким образом, распространение прямокрылых в азиатской части СССР отражает южный термофильный характер группы, а также связь большинства ее палеарктических представителей с травянистыми ландшафтами.

2.3. Распределение центров разнообразия и очагов эндемизма

Почти все центры разнообразия триб и очаги родового эндемизма приурочены к четырем регионам: пустыням Средней Азии (*Drymadusini*, *Dociostaurini* и др.), аридным частям Центральной Азии (*Deracanthini*, *Bryodemini* и др.), неморальному югу Дальнего Востока (*Drymadusini*, *Podismini* и др.) и го-

рам Средней Азии (*Gomphomastacinae*, *Conophymatini* и др.). В последнем случае большинство эндемичных родов распространено довольно широко. Лишь три рода известны с одного хребта каждый.

Центры разнообразия родов и очаги видовой эндемизма распределены сходно. Однако степень дифференциации гораздо выше. Прослеживаются существенные барьеры в степной зоне. Южнее эта расчлененность нарастает. В горах, особенно среднеазиатских, много узкоэндемичных форм, не найденных за пределами того или иного хребта. Обращает внимание приуроченность основных очагов эндемизма к высоким окраинным хребтам, разделенных глубокими долинами: Гиссарскому, Зеравшанскому, Туркестанскому, Копетдагу, Джунгарскому Алатау. Отметим, что центры разнообразия и очаги эндемизма совпадают не всегда. Особенно это относится к равнинным или (и) северным частям региона.

Таким образом, распределение центров разнообразия и очагов эндемизма в основных чертах совпадает с общим распределением прямокрылых: многообразие и насыщенность возрастают к юго-западу и к юго-востоку азиатской части СССР. Отчетливо прослеживается нарастание с севера на юг дискретирующего значения меридиональных географических рубежей, связанных с нарастанием континентальности климата и соответствующими орографическими преградами.

2.4. Фаунистическое районирование азиатской части СССР: основные подходы и результаты

Зоогеографическое районирование традиционно основывается на анализе распространения видов, при этом выделяются фаунистические регионы разного ранга. Каждый из них заселен своей фауной, т.е. совокупностью видов, занимающих определенную территорию, которая отделяется от территории соседней фауны того же ранга границами видových ареалов. Ее ранг определяется количеством таких границ (Шафер, 1956; Тахтаджян, 1978, и др.). Фауной наименьшего ранга (элементарной) будет та территория, которую не пересекает граница ареала ни одного вида. Фактически элементарная фауна при районировании может рассматриваться как операционная таксономическая единица (Куприянова, 1977).

При таком подходе формируется вполне конкретное и определенное в историко-географическом и биологическом плане представление о фауне как объединении ареалов и их частей (Матвеев,

1969; Holm, Scholtz, 1985; Заренков, 1988, и др.). В то же время появляется возможность связать по сути дела форму каждого фаунистического региона с его внутренним содержанием — заселяющими его частями популяционных систем видов (Юрцев, 1982, 1988).

При районировании необходимо идти от выявления территориальной организации фаун к установлению характера их внутреннего содержания и генезиса. Если опираться на распределение центров разнообразия, типов фауны и фауногенетических комплексов (Штегман, 1936; Мекаев, 1987, и др.), то обычно нельзя строго определить процедуру делимитации, что ограничивает возможности экстраполяции. Кроме того, не вся территория может быть разделена. Отметим также, что анализ распространения родов (Крыжановский, 1965) обладает меньшей разрешающей способностью в связи с обширностью большинства родовых ареалов прямокрылых.

Границы видовых ареалов обычно образуют пучки (синператы), отражающие в разной степени важные пределы, или рубежи, распространения (Кузнецов, 1936; Разумовский, 1969; Семенов, 1988, и др.). Как правило, фауны разделены не одним эколо-географическим рубежом, а совокупностью ряда их отрезков. В первую очередь анализировалось положение границ ареалов на карте и выявлялись сгущения их пучков у рубежей. Для равнинных видов такие рубежи могут рассматриваться как линейные и соответствующие перестройкам общеевразийских градиентов природных условий (см. Прокаев, 1967; Исаченко, 1971; Емельянов, 1974, и др.), а в горах — особенностям орографии.

Введем представления о мощности синператы вдоль каждого рубежа (его отрезка), выразив ее через число соответствующих границ ареалов (Тупикова, 1982; Стебаев, Сергеев, 1983), и об эффективности рубежа по отношению к расселению видов. Последнюю можно выразить через отношение числа видов, не пересекающих данный рубеж, к общему числу видов, встречающихся по обе стороны рубежа. Для ранжирования границ между фаунами целесообразно выделять цепочки контактирующих отрезков рубежей с наибольшей средней эффективностью; начиная с наиболее значимой цепочки идти к наименее значимой. Таким способом можно построить пространственную схему иерархии фаун. Достоинство этого и близ-

ких (Неронов, 1976) методов в том, что они позволяют учитывать и анализировать распространение не только эндемиков, но и широко распространенных видов.

В горных системах необходимо учитывать трехмерность строения ареалов (Городков, 1985). Анализ распределения прямкрылых на 30 горно-равнинных профилях (Сергеев, 1988д) позволил выделить три основных типа границ между горными и равнинными фаунами: 1 - наиболее значим геоморфологический стык между горами и равнинами (внешний пояс гор Средней Азии и Средиземноморья), 2 - четко выраженной границы нет (северные склоны Джунгарского Алатау, Таласского, Киргизского хребтов и хребта Петра I, южный склон Алайского хребта), 3 - наиболее значим рубеж, отделяющий вершины гор (юг Сибири).

Вместе с тем использования данных только по эффективности и мощности недостаточно, так как значение ряда выделов (например, Крайнего Севера и островов) будет завышено. Поэтому целесообразна корректировка с учетом площади региона, степени и характера эндемизма.

Фауны, выделяющиеся по распределению границ ареалов, представляют собой основу для районирования и являются индивидуальными территориальными единицами, соответствуя биогеографически обособленным территориям (Матвеев, 1969). Основываясь на принципах и подходах, изложенных выше, можно предложить схему фаунистического районирования азиатской части СССР (рис. 1), полностью лежащей в пределах Палеарктической области.

I. Арктическая подобласть характеризуется резко обособленной фауной прямкрылых, обычно не заходящих севернее южных тундр (Чернов, 1979). Окруда: а - Кольско-Ямальский, б - Таймырско-Чукотский (Таймырский и Чукотско-Камчатский районы).

II. Евросибирская подобласть обладает более богатой фауной, включающей более 60 видов прямкрылых. Эндемиков мало. В настоящее время можно выделить только районы: Сосьвинский, Обский, Среднесибирский, Приохотский, Нижнеамурский, Шантарский и Северосахалинский.

III. Палеарктоарктическая подобласть была обозначена А.П.Семеновым-Тян-Шанским (1935). Ее северные и западные пределы образованы скоплениями границ ареалов более чем 60 видов. Среди них много эндемиков. Представлены сверчки и жгулжучечики, а

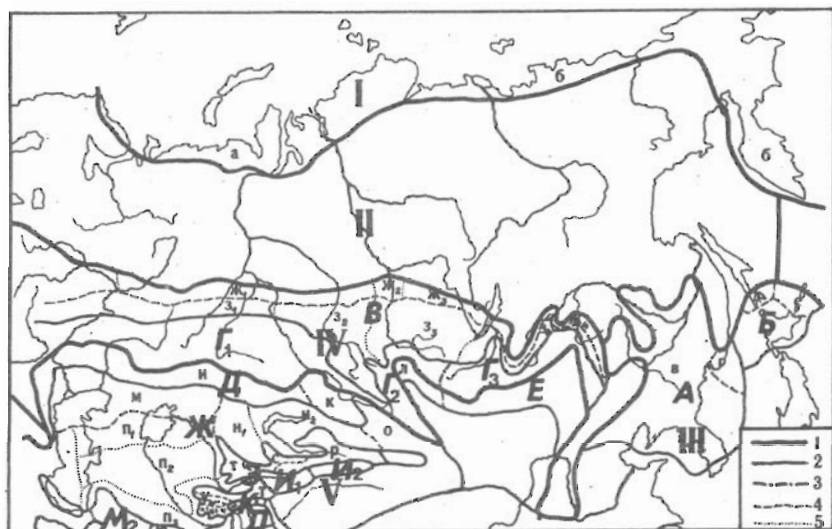


Рис. 1. Фаунистическое районирование азиатской части СССР на основании распространения прямокрылых.

I-5 - границы регионов (I - подобластей, 2 - провинций, 3 - подпровинций, 4 - округов, 5 - подокругов /только на равнинах/). Названия регионов см. в тексте.

также преимущественно тропические *Luscelini*, *Elimaeini*, *Oxynini* и др.

А. Приамурская провинция характеризуется значительной долей прямокрылых, распространенных в основном в бореальном поясе. Эндемичны более 70 видов и роды *Paratlanticus* Fae, *Uvarovites* Serg. Tarb., *Nigrogryllus* Gor., *Anapodisma* Nov.-Zap. и др. Округа: в - Среднеамурский (Зейско-Буреинский, Приамурский и Приханкайский районы), г - Тернейский.

Б. Сахалинско-Хоккайдская провинция обладает обедненной фауной. Отсюда известно не более 40 видов прямокрылых. Округа: д - Южно-Сахалинский, е - Курильский (Кунаширский, Шикотанский и Итурупский районы).

IV. Скифская подобласть была выделена в близком объеме Емельяновым (1974). В ее пределах встречается не менее 200 видов прямокрылых. Большинство из них тяготеет к степным ландшафтам. Эндемиков мало. По распределению границ ареалов выде-

ляются две зонально вытянутые провинции.

В. Русско-Сибирская провинция обладает сравнительно богатой фауной, включающей более 100 видов. Эндемичен монотипный *Sophorhina Dov.-Zar.* и 2 вида. Округа: ж - Окско-Байкальский с Камско-Обским (Камский, Тюменский, Томский районы), Красноярским, Ангарским и Читинским подскругами, з - Днепровско-Аргунский с Зауральским (Башкирский и Ишимский районы), Барабинско-Алтайским (Барабинский и Алтайский районы), Ачинско-Балаганским (Ачинский и Балаганский районы) и Забайкальским подокругами.

Г. Сарматская провинция характеризуется довольно многочисленными эндемиками и субэндемиками, в том числе родового ранга: *Onconotus F.d.W.*, *Miramiola Uv.*

Г₁. Понто-Казахстанская подпровинция отличается значительным проникновением пустынных форм, таких как *Ramburiella turcomana*. Районы: Южно-Уральский, Тенгизский, Северосарыаркинский, Прииртышский, Кулундинский и Калбинский.

Г₂. Алтайско-Саянская подпровинция характеризуется присутствием многих кузнечиков из подсемейства *Deracanthinae* и саранчовых трибы *Bryodemini*. Представлены и восточнопалеарктические прямокрылые. Районы: Чуйский и Саянский.

Г₃. Даурская подпровинция заходит в азиатскую часть СССР лишь в Забайкалье. В ее фауне доля восточно-палеарктических форм наиболее велика.

У. Сахаро-Гобийская полоблать резко отличается от предыдущих по преобладанию саранчовых из подсемейства *Thrinchinae*, триб *Calliptamini*, *Dociostaurini*, *Sphingonotini*.

В азональных местообитаниях найдены представители в основном тропических *Furgomorhini*, *Tropidopolini*, *Phlaeobini*, *Eupreproscemidini* и др. Горным районам присущи субэндемичные подсемейство *Gomphomastacinae* и триба *Conophymatini*. Полоблать характеризуется эндемичными трибами саранчовых: *Diexini*, *Egnatini*, *Iranellini*, *Uvarovini* и др. Многочисленны эндемичные роды (*Glyphonotus Redt.*, *Alticolana Zéun.*, *Ferganusa Uv.*, *Stenolemophilus Gcr.*, *Conoblemmus Adel.*, *Diexis Zub.*, *Mizonosara Uv.* и др.).

Д. Казахстанская провинция обладает фауной, включающей как степных, так и пустынных прямокрылых. Эндемичные виды приурочены

ны в основном к Восточному Казахстану. Округа: и - Централь-
но-Казахстанский (Иргизский, Индерский, Мугоджарский, Тургай-
ский, Улутауский и Южно-Сарыаркинский районы), к - Зайсанский.

Е. Монгольская провинция на территорию СССР заходит только
в районе оз. Убсунур. Несколько субэндемичных видов. Округ: л -
Хиргис-Хараусурский.

Ж. Туранская провинция характеризуется присутствием энде-
мичных и субэндемичных родов: *Bifonacridella* Adel., *Pezohippus*
B.-Bien., *Stenonemobius* Gor., *Conoblemmus* Adel., *Amphoxenus* B.-B.
Хорошо представлены преимущественно древнесредиземноморские
трибы *Dociostaurini*, *Sphingonotini*, *Oedipodini*. Округа: м -
Прикаспийский (Мангышлакский, Североаральский, Баршакумский и
Арыскумский районы), н - Прибалхашский с Бетпақдалинским и Илч-
йским подокругами, о - Улунгурский, п - Южно-Туранский с Араль-
ским (Устюртский, Барсакельмесский, Жанадарьинский, Сырдарьин-
ский, Нижнесарысуйский районы), Амударьинским (Каракумский, Хи-
винский, Султангуиздагский, Кызылкумский, Чардаринский, Арыс-
ский и Прикаратауский районы) и Туркмено-Таджикским (Туркмен-
ский, Келифский, Термезский, Айдаркульский, Кафирниганский и
Маргеланский районы) подокругами.

З. Гиссаро-Тяньшаньская провинция обладает фауной, вклю-
чающей как горные, так и многие равнинные и равнинно-низогор-
ные виды. Эндемичные и субэндемичные роды: *Ferganusa* Uv., *Fer-*
ganacris Sergeev et Bugrov, *Pezomethis* Uv. Много эндемичных ви-
дов. Округа: р - Джунгарско-Тяньшаньский с Джунгарским, Восточ-
но-Тяньшаньским и Иссыккульским подокругами, с - Северо-Тянь-
шаньский с Заилийским и Киргизским подокругами, т - Яксартский
с Таласским, Западно-Тяньшаньским (Каратауский, Каржантауский,
Угамский, Покемский, Чандалашский, Чаткальский и Кураминацкий
районы), Сусамырским, Ферганским, Алайским и Туркестанским под-
округами, у - Зеравшанский (Западно-Зеравшанский и Восточно-
Зеравшанский районы), ф - Гиссарский, х - Кугитангакий, ц -
Бабатагский (Туунтауский, Южно-Бабатагский, Северобабатагский,
Актауский районы), ч - Южно-Таджикский с Каратегинским (Акша-
ский и Файзабадский районы) и Хозратишохским подокругами.

И. Внутреннетяньшаньская провинция отличается резко обед-
ненной фауной (см. также Наумович, Павлюченко, 1987).

И₁. Центрально-Тяньшаньская подпровинция наиболее бедна прямокрыльми. Эндемики пока не выявлены.

И₂. Нарынская подпровинция обладает более богатой фауной, в состав которой входит несколько эндемиков (*Chorthippus kirghizicus* и др.).

К. Припамирская провинция занимает как бы промежуточное положение между Гиссаро-Тяньшаньской и Памирской провинциями. Округа: ш - Дарвазский, щ - Сурхобский, э - Заалайский.

Л. Памирская провинция бедна прямокрыльми. На ее территории найдено не более 50 видов (Столяров, 1973). Представлены эндемики, в т.ч. из пустынного рода *Eremippus* Uv.

Л₁. Восточно-Памирская подпровинция характеризуется отсутствием многих широко распространенных прямокрылых. Эндемичен *Conophyma reinigi* (Rme).

Л₂. Западно-Памирская подпровинция обладает более богатой и разнообразной фауной, в состав которой входит несколько эндемиков.

М. Туркмено-Иранская провинция заходит на территорию СССР только северным краем. Эндемичны роды *Oreomastax* V.-Blen. и *Squamiana* Zeun., а также несколько видов. Хорошо представлены пустынные формы.

М₁. Пригиндукушская подпровинция охватывает сравнительно невысокие хребты, примыкающие к Гиндукушу с севера, запада и юго-запада. Эндемичен род *Microdymadusa* V.-Blen. В азиатскую часть СССР заходит Западно-Афганский округ (ю) с Сафедкохским подокругом (ю₁).

М₂. Туркмено-Хорасанская подпровинция занимает западную часть провинции. Эндемичен *Squamiana* Zeun. и несколько видов. Проникают закавказские прямокрыльми.

Отличия предлагаемой схемы от ранее предлагавшихся связаны, во-первых, с использованием при ее построении распределения равнозначных границ ареалов видов, а во-вторых, с экологической спецификой группы.

Схема характеризуется хорошо выраженной зональной протяженностью регионов разного ранга. С севера на юг прослеживается нарастание значимости меридиональных рубежей и соответствующее увеличение числа родов и видов прямокрылых и уменьшение

площади ареалов и фаунистических выделов на равнинах и в горах (Сергеев, 1986, 1988а; ср. Чернов, 1975). Однако в горах не наблюдается фактического соответствия иерархии границ фаунистических регионов и иерархии границ между природными зонами и подзонами. Регионам высокого ранга, как правило, свойственны центры таксономического разнообразия и очаги эндемизма. Это может быть использовано для уточнения иерархии регионов.

Глава 3. ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ГРУППИРОВОК ПРЯМОКРЫЛЫХ

Выявление закономерностей распределения популяционных группировок должно приблизить нас к пониманию внутренней организации фаун (см. Юрцев, 1982, 1988). Это позволяет, во-первых, охарактеризовать с популяционной точки зрения ранее выделенные эколого-географические рубежи, служащие пределами и преградами распространения видов, во-вторых, выявить рубежи, которые по внешним границам ареалов не намечаются либо прослеживаются слабо, а в-третьих, оценить взаимосвязи между разнообразием видов и разнообразием среды. Кроме того, возможна оценка численности изучаемой группы в разных регионах и ландшафтах (Формозов, 1951; Гиляров, 1954; Сергеев, 1988г).

3.1. Общие представления о распределении популяционных группировок внутри ареала вида

Традиционный путь анализа пространственного распределения популяционных группировок внутри видовых ареалов в двумерном географическом пространстве (Тупикова, 1969, и др.) для многих животных, в т.ч. и для прямокрылых, недостаточен. Необходим учет вертикальной составляющей (Городков, 1985). В основу трехмерного подхода может быть положено представление о смене местообитаний (Бей-Биенко, 1930, 1966; Стебаев, Сергеев, 1982), позволяющее показать на плоскости карты и вертикальное распределение популяционных группировок.

Анализ размещения поселений вида по природным регионам и ландшафтам дает возможность выделить их совокупности, объединяющие популяции с близким отношением к ландшафтным выделам. Это плакорные, долинные и склоново-долинные поселения (рис. 2). В горах к ним можно добавить высокогорные группировки.

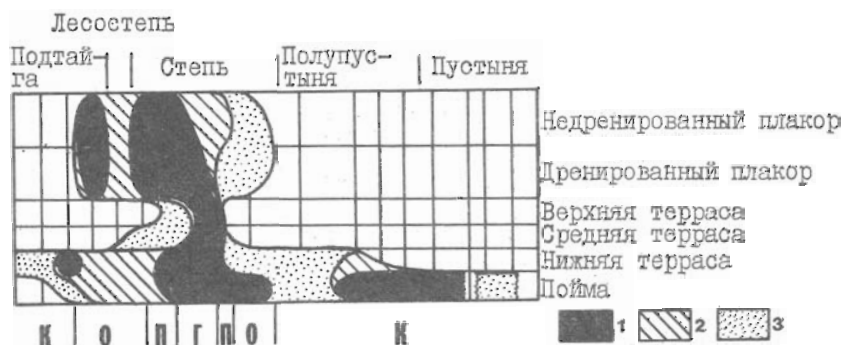


Рис. 2. Распределение поселений *Chorthippus albomarginatus* на трансзональном разрезе через его ареал (по Стебаеву, Сергееву, 1982).

Части ареала: Г - главная, П - переходная, О - основная, К - краевая. I-3 - уровни численности (I - высокий, 2 - средний, 3 - низкий).

Эти совокупности образуют в каждом конкретном случае ограниченное число сочетаний. На равнинах можно выделить 4 их основных типа, каждому из которых соответствует определенная часть ареала (Стебаев, Сергеев, 1982): I - главная, в пределах которой вид расселен на высоком уровне численности во всех доступных ему ландшафтных выделах; 2 - переходная, связанная с началом расчленения популяционных группировок на плакорные и долинные; 3 - основная, где поселения регистрируются на водоразделах и в долинах, а иногда только на первых, причем плотность особей может быть весьма большой; 4 - краевая, характеризующаяся приуроченностью популяций к поймам и нижним террасам, поселения обычно локальны, но численность особей может быть очень большой (периферийные очаги высокой численности). В горах добавляется высокогорно-долинная часть, где в высокогорьях и на северных склонах развиты островные, а в долинах - линейные и линейно-островные популяции. Естественно, что не у всех изученных видов выявлен полный набор частей.

3.2. Зонально-ландшафтные популяционные системы

На самом мелкомасштабном уровне важно оценить отношение прямокрылых к основным формам дифференциации географического пространства, особенно зональности. В первую очередь существ-

венно положение оптимума ареала, которому обычно соответствует позиция главной части (см. Бей-Биенко, 1930; Стебаев, Сергеев, 1982, и др.). По его положению на равнинах азиатской части СССР выделяется 9 групп прямкрылых: I – лесная (15 видов) с разреженными и малочисленными популяциями; 2 – южно-лесная (69 видов) с аналогичными поселениями; 3 – лесостепная (12 видов), включающая прямкрылых с более обширными, но еще сравнительно малочисленными популяционными группировками; 4 – степная (43 вида), объединяющая формы с хорошо выраженным расселением по всему спектру травянистых ландшафтов и часто с очень высокими численностями; 5 – полупустынная (22 вида) с менее обильными группировками; 6 – северопустынная (55 видов) с локальными поселениями и со средней численностью особей; 7 – южно-пустынная (41 вид), объединяющая очень локальные и малочисленные виды; 8 – сероземно-пустынные (15 видов), включающая прямкрылых с популяциями, протягивающимися в основном по полосе подгорных равнин и эродированных низкогорий; 9 – аридная долинная (32 вида) с плотными поселениями в речных долинах. В горах к ним добавляется еще 5 групп: 10 – низкогорная (23 вида), объединяющая прямкрылых с линейно вытянутыми популяционными группировками и с небольшой численностью; 11 – горно-подгорная (5 видов) со сравнительно широко расселенными прямкрылыми; 12 – горно-котловинная (8 видов), включающая формы, обычно не заходящие в низкогорья, но встречающиеся в высоко поднятых котловинах; 13 – горно-долинная (4 вида), объединяющая прямкрылых, тяготеющих к северным склонам и речным террасам; 14 – высокогорная (62 вида) со значительно локализованными поселениями и нередко с высокой численностью.

Таким образом, в разграничении частей популяционных систем прямкрылых из широтных рубежей наиболее существен стик степной и полупустынной зон, на котором особенно значителен сдвиг поселений в долины. Весьма важны и границы между полупустынями и северными пустынями, между северными и южными пустынями.

3.3. Региональные популяционные системы

На этом уровне необходимо выявить отличия от общего зонального распределения, показать как достигается сосущество-

вание видов разного происхождения и разного экологического облика, выяснить возможные пути расселения в антропогенных ландшафтах. Особенно интересно проследить на популяционном уровне те границы, которые не выявляются при фаунистическом анализе.

В Евросибирской подобласти большинство популяций распределено локально. Во всех ландшафтах степень изоляции поселений, видимо, довольно высока. Особо разрежено население местных эндемиков и субэндемиков. В Палеарктарктике на фоне большого видового разнообразия различия в организации популяционных систем в значительной степени смазаны (Стебаев, Муравьева, Сергеев, 1988). Высокая локализация популяций большинства видов определяется ландшафтными особенностями региона. Вместе с тем здесь богаты представлены местообитания, пригодные для расселения прямокрылых. Скифская подобласть в ее равнинной части характеризуется тем, что местные травянистые ландшафты всех типов заселяются в первую очередь степными прямокрылыми; виды, тяготеющие к другим зонам обычны для локальных местообитаний. Много каналов потенциального расселения видов, в том числе антропогенных (Стебаев, Насырова, 1982; Сергеев, 1984, 1986). В горной части региона ярко выражены различия, связанные с тектонической дифференциацией и нарастанием континентальности. Сахаро-Гобийская подобласть в равнинной части характеризуется полным преобладанием пустынных форм, а также тем, что сосуществование многих видов обеспечивается разделением и слабым перекрыванием поселений разных видов. Это отражается в их небольшой численности. Роль стыка гор и равнин оказывается существенной и в расчленении популяционных группировок.

Очевидно, что каждый фаунистический регион обладает специфичным распределением популяций. При этом особенности последнего отражают как способность видов к заселению ландшафтов каждого региона, так и потенциальную емкость последних. Развитие у многих степных видов главной части ареала в Скифской подобласти является, с одной стороны, препятствием для формирования, а с другой, ограничивает возможности расселения сюда иных видов. Существенно, что различия популяционных группировок внутри регионов позволяют выделить и внутрорегиона-

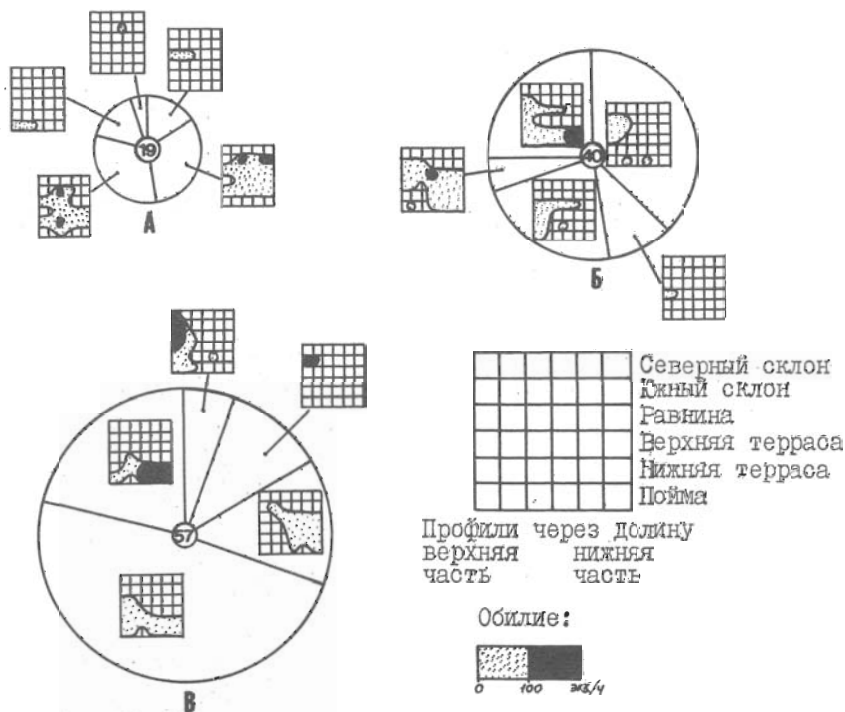


Рис. 3. Распределение видов по группам с однотипным размещением поселений в ландшафтах бассейнов небольших рек Скифской (А), Палеаркхарктической (Б) и Сахаро-Гобийской (В) под-областей. В центрах диаграмм - число выявленных видов.

льные границы.

3.4. Бассейновые популяционные системы

Исследование на таком уровне существенно для понимания причин, обуславливающих характер каждой конкретной фауны. Анализируя распределение популяций на профилях, пересекающих бассейн небольшой реки (рис. 3), можно установить пространственные взаимоотношения между поселениями видов.

В различной фаунистической и ландшафтной обстановке существование видов обеспечивается разными путями. В Палеаркхарктике популяционные группировки сильно локализованы (см. рис.

З, Б). Сходна ситуация в Сахаро-Гобийской подобласти, но бо́льшая часть прямкрылых расселена шире и тяготеет к террасам и поймам. В равнинных лесостепях (рис. 3, А) и горных степях Скифской подобласти, а также в северной части гор Средней Азии, богато представлены виды с почти эвриландшафтным расселением. Они дифференцируются по особенностям размещения максимумов численности. Фактически здесь поселения перекрываются друг с другом. При климатических флуктуациях местные виды как бы меняются местами (Куркин, Стебаев, 1959; Куркин, 1979). В степях юга Западной Сибири и Казахстана поселения основной части прямкрылых тяготеют к равнинам. Взаимосвязь популяционных группировок каждого вида сочетается с высокой численностью. Сходным образом достигается сосуществование в горах юга Средней Азии, где основным местом обитания являются северные склоны.

Итак, физико-географическая дифференциация проявляется в разделении не только фаун, но и популяционных группировок прямкрылых. Прослеживается определенное соответствие значения природных рубежей в расчленении фаун и поселений. Распределение последних позволяет очертить и более мелкие регионы. Существенно, что такие регионы должны иметь и оригинальные сообщества прямкрылых, в том числе в антропогенных ландшафтах.

Для объяснения сосуществования разных видов в одном фаунистическом регионе, как правило, оказывается достаточно анализа распределения поселений. С этой точки зрения каждый регион специфичен. Преобладание в Палеарктической, Сахаро-Гобийской, а также Евросибирской, подобластях локально расселенных видов (своеобразная мозаика) сочетается с широким распространением по антропогенным ландшафтам прямкрылых, тяготеющих к иным районам. На севере Скифской подобласти местные прямкрылые селятся почти во всех травянистых ландшафтах на высоких уровнях численности. Они же проникают в нарушенные местообитания.

Глава 4. ОСНОВНЫЕ ТИПЫ СООБЩЕСТВ ПРЯМКРЫЛЫХ И ИХ ИЗМЕНЕНИЯ В РЕЗУЛЬТАТЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

Сообщества складываются в каждом ландшафтном выделе из

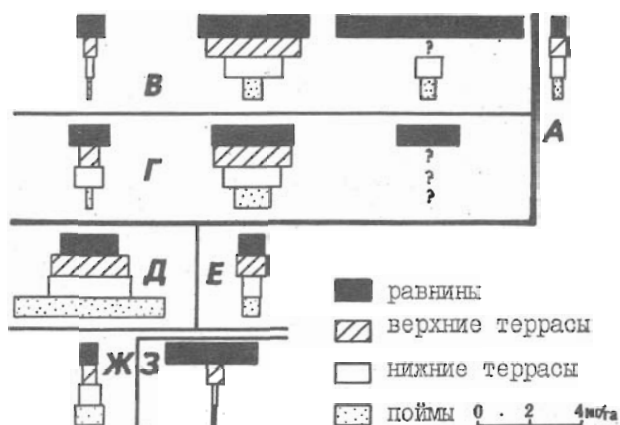


Рис. 4. Регионально-ландшафтное распределение воздушно-сухой биомассы прямокрылых. А, В-З - провинции (см. гл.2).

представленных в нем поселений разных видов. Характер этих сообществ (в первую очередь численность и биомасса) определяет роль группы в каждой конкретной экосистеме. Исходя из цели работы существенно также, из каких видов складываются сообщества в разных фаунистических регионах. Рассмотрим только основные их типы, приуроченные к зональным и азональным, а также нарушенным, местообитаниям.

4.1. Сообщества Арктической подобласти

Местные сообщества, судя по всему, малочисленны. Обилие и состав прямокрылых могут сильно флуктуировать.

4.2. Сообщества Евросибирской подобласти

В травянистых местообитаниях роль прямокрылых значительнее, особенно на верхних террасах (Сергеев, 1989б). В местных сообществах господствуют полизональные транспалеаркты. Лишь на северо-востоке и востоке существенна доля эндемиков и субэндемиков. Проникновение в агроценозы заметно в Центральной Якутии, где на пастбищах с умеренным выпасом и залежах резко поднимается численность саранчовых.

4.3. Сообщества Палеархеоарктической подобласти

Местные сообщества весьма разнообразны. Они обычно включают довольно много видов на среднем и низком уровне обилия. Биомасса мала (рис. 4, А). Часто велика роль эндемиков и субэндемиков. Но нарушенные местообитания обычно заселяются полизональными транспалеарктами. На пастбищах концентрируются восточно-палеарктические формы (*Tetrix jaronica* и др.). Важ-

но, что в результате деятельности человека возникают новые связи между разобщенными поселениями.

4.4. Сообщества Скифской подобласти

По разнообразию сообщества сходны с предыдущими. Набор доминантов больше. Высоко их обилие. Очень значительна биомасса (см. рис. 4, В, Г). Преобладают прямокрылые, тяготеющие к степной и лесостепной зонам. Но эндемиков почти нет. Местные доминанты интенсивно проникают почти во все пригодные для их существования агро- и урбоценозы. Особенно это относится к югу подобласти, где на пастбищах наблюдается резкое повышение обилия, а на полях и залежах сохраняется средний уровень численности.

4.5. Сообщества Сахаро-Гобийской подобласти

В полупустынных регионах биомасса наиболее велика (рис. 4, Д, Е), к югу она падает. Сообщества прямокрылых крайне разнообразны. Для плакорных и склоновых (в горах) ландшафтов большинства провинций характерно доминирование форм, тяготеющих к этим регионам. С севера на юг нарастает значение видов со сравнительно небольшими ареалами и разобщенными популяциями. Это отражается в падении общей численности и возрастании разнообразия сообществ. Долинные группировки более однородны. Население местных антропогенных ландшафтов значительно отличается, в частности, по преобладанию форм, не свойственных зональным ландшафтам. Орошаемые поля заселяются в основном пойменными прямокрылыми. Эндемики и субэндемики в агро- и урбоценозы почти не проникают. В результате сообщества прямокрылых антропогенных ландшафтов более близки друг к другу, чем естественные. Здесь редко наблюдается подъем численности в умеренно нарушенных местообитаниях.

Итак, наиболее значительна биомасса прямокрылых во внутрисконтинентальных районах азиатской части СССР. Очевидно, биоценотическая роль этих насекомых здесь весьма велика. Прослеживается достаточно четкая региональная специфика сообществ прямокрылых как в естественных, так и в антропогенных ландшафтах. Она хорошо отражает местные фаунистические особенности и характер размещения популяционных группировок. Это определяет и различие проблем, стоящих перед противосаранчовыми

службами. В Евросибирской и Скифской подобластях необходимо уделять внимание слежению за динамикой численности доминирующих видов. В Палеарктике и Древнем Средиземье важно наблюдение за локальными очагами формирования всплеск массового размножения и за возможными путями миграций прямикрылых.

Глава 5. ОСНОВНЫЕ ИСТОРИЧЕСКИЕ ЭТАПЫ СТАНОВЛЕНИЯ ФАУНЫ И СООБЩЕСТВ ПРЯМОКРЫЛЫХ

Бедность палеонтологических материалов по прямикрылым неогена и антропогена (Шаров, 1968, и др.) заставляет прибегать к актуалистическим реконструкциям, основанным на современном распространении и распределении видов и сообществ и на палеогеографических представлениях (Синицын, 1980; Зубаков, Борзенкова, 1983, и др.).

5.1. Принципы актуалистической реконструкции истории фаун и сообществ

В связи с тем, что для нас наиболее важен последний период становления фаун, при реконструкциях целесообразно опираться на распределение поселений вида внутри его ареала. Это, по мнению многих авторов (Сушкин, 1925; Панфилов, 1960; Красилов, 1977, и др.), дает представление о типе ландшафта, в котором вид предположительно сформировался. Можно считать, что современное распространение и ландшафтное распределение видов отражает в первую очередь плиоцен-плейстоценовый этап их эволюции.

В один фауногенетический комплекс объединяются виды, главные части ареалов которых приходятся на одну природную зону. Современное распределение по секторам континентальности позволяет разделить каждый зональный комплекс на несколько. Для малоизвестных видов учитывалось, что близкородственные формы, как правило, проявляют сходные эколого-эволюционные тенденции (Вальтер, 1982). Выделенные 24 комплекса сопоставимы с некоторыми "типами фауны" (Бей-Бяненко, 1948 и др.). В целом можно представить себе три основных направления, или ствола (Uvarov, 1938), их развития: аридный, гумидный и среднеазиатский горный.

Реконструкция истории сообществ сопряжена с виде большими

сложностями. Среди минимальных условий вероятного формирования того или иного их типа можно выделить: 1) необходимость формирования соответствующих ландшафтных выделов и 2) необходимость существования видов, из которых эти сообщества сложены. Это означает, что мы можем обсуждать историю немногих основных (преимущественно зональных) типов сообществ.

5.2. Основные этапы становления фаун и сообществ

При актуалистических реконструкциях важно, во-первых, выявить автохтонное ядро (или ядра) каждой фауны (см. Камелин, 1990) и определить период его возможного становления, а во-вторых, вычленив те временные промежутки, когда в состав фауны могли войти представители тех или иных фауногенетических комплексов.

В Палеархеарктической и Сахаро-Гобийской подобластях основные фаунистические ядра могли сформироваться еще в миоцене. Более поздние влияния прослеживаются менее четко, в основном в пограничных выделах. Но если основной тенденцией развития фауны палеархеарктического типа на протяжении неогена и антропогена было сокращение занимаемой ею площади и смещение северных границ на юго-восток, то аридные регионы с присущими им фаунами в общем расширились и дифференцировались.

В горах Средней Азии (особенно в Гиссар-Тяньшаньской провинции) выявляется более сложная картина. Первый этап формирования фаунистического ядра (начало миоцена) был связан с фауной лесов гималайского типа, второй (конец миоцена-плиоцен) — с проникновением примокрылых, связанных с аридными регионами, и третий (конец плиоцена) — с расселением степных и лесостепных представителей *Gomphocerini*.

Фауна примокрылых Скифской подобласти, судя по всему, начала складываться в миоцене. Ее ядро характеризуется относительной стабильностью, связанной с широким ландшафтным расселением и участием во всех этапах сукцессий соответствующих видов. Фауны Евросибирской и особенно Арической подобластей сложились, видимо, недавно, не ранее конца плиоцена и плейстоцена. Основной фон здесь образуют широко распространенные примокрылые, вероятно, расселявшиеся по перигляциальным степям.

В конце плиоцена в южной половине региона сформировались

условия для появления всех сообществ современного типа. На севере азиатской части СССР они сложились не ранее плейстоцена.

Прогнозируемые в ближайшие десятилетия климатические перемены и деятельность человека могут привести к изменениям в расселении прямокрылых, особенно в степных, лесостепных и полупустынных регионах. Что касается более отдаленных перспектив, то в связи с предполагаемым сдвигом природных зон (Будыко, 1980) делается вероятным исчезновение одних видов (особенно степных) и резкое расширение ареалов других (например, неморальных). В результате возможны всплески массового размножения ранее малочисленных видов.

ВЫВОДЫ

1. Распространение прямокрылых насекомых по территории азиатской части СССР отражает южный, термофильный характер этой группы, а также связь большинства ее палеарктических представителей с травянистыми ландшафтами. Характер размещения границ ареалов хорошо объясняется современными природными условиями, в частности, распределением зональных и подзональных границ и границ между природными секторами. С севера на юг четко прослеживается нарастание дифференцирующей роли последних.

2. Очаги эндемизма прямокрылых, как правило, приурочены к территориям, где выявлены центры разнообразия. Немногочисленные очаги вне этих центров обычно связаны с изолированными участками земной поверхности. В общем многообразие и таксономическая насыщенность центров разнообразия и очагов эндемизма нарастают к юго-западу и к юго-востоку азиатской части СССР.

3. Анализ ареалов 609 видов прямокрылых в сопоставлении с закономерностями дифференциации физико-географической среды позволяет очертить фауны как территориально определенные совокупности видов, провести границы между ними и оценить их значимость (мощность и эффективность). Это дает возможность построить иерархическую систему фаунистических регионов.

4. Предлагаемый подход позволяет выявить особенности происхождения границы между горными и равнинными фаунами. Для прямокрылых она обычно совпадает со стыком подгорных равнин и горных склонов. Значение этого сочленения падает от Средней Азии

к северо-западу, северу и северо-востоку.

5. Разработанная на основе распространения прямокрылых подробная схема фаунистического районирования азиатской части СССР отличается, во-первых, хорошо выраженной зональной протяженностью большинства равнинных выделов, во-вторых, расчлененностью внешних и внутренних частей гор Средней Азии, а в-третьих, отсутствием сходства последних с собственно центрально-азиатскими регионами. Характерная черта горных среднеазиатских выделов — несовпадение иерархии границ между ними и между природными зонами и подзонами.

6. Зонально-ландшафтное распределение популяционных группировок прямокрылых в пределах азиатской части СССР может быть описано в виде большой схемы зональной смены местообитаний. Оптимальна для них степная зона, южнее и севернее усиливается дифференциация между плакорными и долинными популяциями. Для тайги и неморальной зоны типична приуроченность поселений прямокрылых к суходольным лугам, а для аридных регионов — к долинным ландшафтам.

7. Анализ ландшафтного распределения популяционных группировок прямокрылых на разных масштабных уровнях показывает значение для их обособления физико-географической дифференциации. Прослеживается определенное совпадение роли природных рубежей (в первую очередь зональных и орографических, а также границ между горами и равнинами) в ограничении распространения видов и в расчленении их поселений. Особенно существенна граница степей и полупустынь, на которой происходит заметный сдвиг популяций в долины. Вместе с тем особенности распределения популяционных группировок позволяют очертить регионы (участки), неразграничивающиеся или плохо разграничивающиеся по размещению границ ареалов. Эти участки обладают своеобразными сочетаниями видовых поселений и своим набором прямокрылых с локальными оптимумами ареалов.

8. Исследование ландшафтного распределения популяций внутри регионов разного ранга позволяет понять, как достигается сосуществование в их пределах разных видов прямокрылых. В Палеарктической и Сахаро-Гобийской подобластях преобладают виды с локально распределенными и разобщенными поселениями с низки-

ми уровнями численности. В Палеархеарктике такие прямокрылые приурочены в основном к опушкам. В Сахаро-Гобийской подобласти — к долинным и горным ландшафтам. Фактически картина распределения видов носит мозаичный характер. На севере Скифской подобласти большинство прямокрылых широко расселено по всем травянистым ландшафтам. Их поселения как бы налегают друг на друга. Дифференциация популяционных систем видов достигается за счет смещения максимальной численности внутри регионов и ландшафтов. Юг Скифской подобласти, а также самый север и большая часть гор Сахаро-Гобийской подобласти, характеризуются промежуточной ситуацией.

9. Биомасса прямокрылых наиболее велика в полосе, протягивающейся по самым континентальным регионам азиатской части СССР — от Центральной Якутии к лесостепному Забайкалью, степям Тувы, Юго-Восточному Алтаю и полупустыням Восточного Казахстана. В пределах этой полосы максимум отмечен в полупустынях. В связи со сравнительно небольшим запасом потенциально потребляемой фитомассы значение прямокрылых здесь наиболее велико. Во все стороны от этой полосы биомасса этих насекомых уменьшается.

10. В пределах каждой природной зоны биомасса прямокрылых распределена по ландшафтам однотипно. Тайга и неморальная зона характеризуются сосредоточением наибольшей массы на речных террасах. Южнее, в лесостепях и степях, максимальные значения этого показателя наблюдаются на плакорах и подгорных равнинах. В полупустынях и пустынях они регистрируются в поймах.

11. Природные сообщества прямокрылых обладают отчетливой региональной спецификой, связанной с фаунистическими особенностями региона. В Евросибирской и, судя по всему, в Арктической подобластях важное место в сообществах занимают широко распространенные виды, оптимальные области расселения которых лежат в лесостепях и степях. Эндемики немногочисленны и локальны. Южнее в сообществах господствуют прямокрылые, тяготеющие к данному региону. В ряде случаев (Палеархеарктика и некоторые горные среднеазиатские провинции) — их эндемики и субэндемики. Вместе с тем в Палеархеарктической и Сахаро-Гобийской подобластях значительное место в сообществах занимают широко распро-

страненные виды, обладающие здесь очагами экстремально высокой численности.

12. Прослеживается четкая региональная специфика в формировании сообществ прямкрылых в антропогенных ландшафтах. В Скифской подобласти в них преобладают виды, имеющие здесь хорошо развитые популяционные группировки на высоком уровне численности. В ходе демулационной сукцессии нарастает видовое разнообразие за счет форм, расселенных сравнительно локально. Антропогенные ландшафты Палеархеоарктической и Сахаро-Гобийской подобластей заселяются в основном прямкрылыми, тяготеющими здесь к азональным ландшафтам и обладающими очагами экстремально высокой численности. В ходе восстановительной сукцессии такие виды постепенно замещаются формами, типичными для естественных ландшафтов. В Монгольской провинции, в отличие от других регионов Сахаро-Гобийской подобласти, не наблюдается стадия мезофилизации в постэксарационной сукцессии.

13. В Евросибирской, Палеархеоарктической и Скифской подобластях численность прямкрылых в незначительно нарушенных местообитаниях обычно резко нарастает, видовое разнообразие сопоставимо с естественным. В Сахаро-Гобийской подобласти численность и разнообразие закономерно падают по мере увеличения антропогенной нагрузки.

14. Сопоставление актуалистических данных по распространению видов, распределению их популяционных группировок и сообществ с палеогеографическими реконструкциями позволяет оценить основные этапы и направления фауно- и филоценогенеза. Фаунистические ядра Палеархеоарктической и Сахаро-Гобийской подобластей, видимо, начали складываться еще в миоцене; более поздние влияния заметны в основном в пограничных выделах. Основные тенденции развития этих фаун в пространстве на протяжении неогена и антропогена были в общем противоположны: первая отступала на восток, а вторая расширялась. В отличие от равнинных регионов в горах Средней Азии реконструируется многостадийная картина формирования фаунистического ядра.

Фаунистическое ядро Скифской подобласти, очевидно, начало складываться в конце миоцена. Оно в целом характеризуется обильностью, обеспечивающейся широким ландшафтным расселением

и участием во всех сукцессионных процессах входящих в него видов. Фауны северных подобластей, вероятно, начали формироваться не ранее конца плиоцена. Их основа — широко распространенные виды, тяготеющие к лесостепям и степям. К концу плиоцена существовали условия для появления большинства сообществ современного типа, по крайней мере, в южной половине азиатской части СССР.

Выявленные тенденции развития фаун и сообществ прямокрылых позволяют оценить их перспективы в связи с прогнозируемыми изменениями окружающей среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Последовательное применение регионального подхода в биогеографии позволяет сформировать целостное представление о фауне. Каждая из них определена как географически, так и биологически. С географической точки зрения фауна занимает какую-либо территорию и обладает границами, характер которых в значительной степени определяется закономерностями дифференциации физико-географической среды. Последняя обуславливает и внутреннюю расчлененность каждой фауны. С точки зрения биолога фауна предстает совокупностью поселений видов, объединенных, по крайней мере, территориально. При этом она может быть интерпретирована не просто как исторически сложившееся сочетание таксонов, а как определенным образом организованная совокупность популяционных группировок, закономерно и специфично распределенных по ландшафтам. Эти группировки образуют соответствующие сообщества, в т.ч. на разных этапах сукцессионных процессов. В историческом плане фауны могут быть представлены как концы фило-, фауно- и филоценогенетических ветвей, как бы распластанных по поверхности Земли.

Полученные результаты создают основу для экстраполяции на неизученные районы данных по видовому составу, ландшафтному распределению популяционных группировок и сообществ прямокрылых. Один из возможных подходов — это выявление закономерностей размещения очагов высокой численности и биомассы. Другой — оценка проницаемости физико-географических рубежей. Подобный подход дает возможность получить представление о потен-

циальном расселении особей видов и их групп по системе регионов, ландшафтов и их выделов, в том числе нарушенных. Установленные закономерности сукцессионных изменений сообществ прямокрылых в основных фаунистических регионах позволяют оценить и некоторые аспекты их временных изменений, в частности, в ходе депрессионных и демутационных процессов.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Стебаев И.В., Сергеев М.Г. Внутренняя ландшафтно-популяционная структура ареала на примере саранчовых // Ж.общ.биол. - 1982. - Т.43, №3. - С.399-410.
2. Сергеев М.Г., Ли А.И. Новые сведения по экологии и зоогеографии прямокрылых (Orthoptera) о-ва Кунашир // Полезные и вредные насекомые Сибири. - Новосибирск: Наука, 1982. - С.46-52.
3. Стебаев И.В., Сергеев М.Г. Районирование фауны Orthoptera Сибири на основании сопряженности границ видовых ареалов // Зоол.ж. - 1983. - Т.62, №6. - С.869-877.
4. Попова Л.И., Сергеев М.Г. Изменение сообществ прямокрылых насекомых Верхнего и Среднего Приамурья в связи с хозяйственной деятельностью человека // Охрана живой природы. - М., 1983. - С.170-172.
5. Сергеев М.Г. Особенности сообществ и популяционных структур прямокрылых насекомых (Insecta, Orthoptera) в условиях города диффузного типа (на примере Новосибирского Академгородка) // Изв.СО АН СССР, сер.биол.наук. - 1984. - №13/2. - С.122-125.
6. Сергеев М.Г. К познанию среднеазиатских саранчовых рода *Sopophuma* Zub. (Orthoptera, Acrididae) // Энтомол.обозр. - 1984. - Т.64, №4. - С.733-736.
7. Насырова С.Р., Дубатовоз В.В., Сергеев М.Г. Основные направления антропогенной трансформации фаун и сообществ прямокрылых и булавоусых чешуекрылых насекомых в степях и лесостепях Западной Сибири // Уш Всес.зоогеограф.конф. Тез. докл. - М., 1984. - С.115-116.
8. Сергеев М.Г. Фауногенетические комплексы прямокрылых насекомых Северной и Центральной Азии // Там же, - С.239-240.
9. Стебаев И.В., Бугров А.Г., Высоцкая Л.В., Казакова И.Г.,

- Пшеницына Л.Б., Сергеев М.Г., Соболев Н.Н. История населения прямокрылых насекомых травянистых экосистем юга Сибири и сопредельных территорий// Там же.- С.249-250.
10. Сергеев М.Г. Новые места нахождения прямокрылых (*Orthoptera*) в Сибири и их возможное зоогеографическое значение. Сообщение 2// Членистоногие Сибири и Дальнего Востока.- Новосибирск: Наука, 1985.- С.47-50.
11. Сергеев М.Г., Сергеева Г.И. Закономерности зонального распределения прямокрылых (*Orthoptera*) Сибири, Дальнего Востока и Восточного Казахстана// Там же.- С.51-67.
12. Соболев Н.Н., Сергеев М.Г. Популяционная динамика саранчовых (*Orthoptera, Acridoidea*) в агроценозах Северного Казахстана// Антропогенные воздействия на сообщества насекомых.- Новосибирск: Наука, 1985.- С.96-104.
13. Сергеев М.Г. Формирование сообществ прямокрылых насекомых на газонах города диффузного типа (на примере Новосибирского Академгородка)// Там же.- С.105-112.
14. Сергеев М.Г., Бугров А.Г. Прямокрылые насекомые в агроценозах Юго-Западного Таджикистана// Там же.- С.134-138.
15. Сергеев М.Г. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии.- Новосибирск: Наука, 1986.- 237 с.
16. Сергеев М.Г. Новый вид саранчовых рода *Solophuma* (*Orthoptera, Acrididae*) из Таджикистана// Вестн.зоол.- 1986.- №6.- С.68-70.
17. Сергеев М.Г. Закономерности формирования сообществ прямокрылых насекомых в урбоценозах// Ж.общ.биол.- Т.48, №2.- С.230-237.
18. Сергеев М.Г. Изменение состава и численности саранчовых в пустынных агроценозах Юго-Западного Таджикистана// Пробл. осв.пустынь.- 1987.- №2.- С.72-75.
19. Сергеев М.Г. Закономерности распространения *Orthoptera* в горах Средней Азии// Зоол.ж.- 1988.- Т.67, №4.- С.530-538.
20. Сергеев М.Г. Многовидовые сообщества *Orthoptera* основных ландшафтов Северного Алтая и опыт их классификации // Ландшафтная экология насекомых.- Новосибирск: Наука, 1988.- С.15-26.

21. Сергеев М.Г., Бугров А.Г., Казакова И.Г., Соболев Н.Н. Регуляция динамики популяций саранчовых в агроландшафтах с помощью инсектицидных аэрозолей// Там же.- С.63-69.
22. Стебаев И.В., Муравьева В.М., Сергеев М.Г. Специфика экологических стандартов прямокрылых (*Orthoptera*) в ландшафтах травянистой растительности на Дальнем Востоке// Энтомол.обозр.- 1988.- Т.67, №2.- С.241-250.
23. Сергеев М.Г., Бугров А.Г. Кузнечики подсемейства *Deracanthinae* (*Orthoptera, Bradyporidae*) фауны Сибири// Таксономия животных Сибири.- Новосибирск: Наука, 1988.- С.46-53.
24. Сергеев М.Г., Бугров А.Г. Новый вид саранчовых рода *Mesaspippus* Serg.Tarb. (*Orthoptera, Acrididae*) из Восточного Казахстана// Изв.СО АН СССР, сер.биол.наук.- 1988.- №14/2.- С.56-58.
25. Сергеев М.Г., Бугров А.Г. Новые и малоизвестные прямокрылые (*Orthoptera*) из Западной Киргизии// Зоол.ж.- 1988.- Т.67, №9.- С.1416-1420.
26. Сергеев М.Г. Пространственно-временная структура популяций саранчовых в антропогенных ландшафтах// Экология популяций. Ч.1. Тез.докл.Всес.совещ.- М., 1988.- С.74-76.
27. Сергеев М.Г. О границах между горными и равнинными фаунами прямокрылых насекомых (*Orthoptera*)// Зоол.ж.- 1988.- Т.67, №10.- С.1483-1488.
28. Сергеев М.Г. Эволюция прямокрылых насекомых в связи со становлением травянистых экосистем Палеарктики// Проблемы макроэволюции.- М.: Наука, 1988.- С.130.
29. Сергеев М.Г. Масштабные уровни исследований пространственных группировок насекомых в связи с созданием кадастра// Всес.совещ.по проблеме кадастра и учета животного мира.- Уфа: Баш.изд-во, 1989.- Ч.1.- С.148-149.
30. Сергеев М.Г. Зонально-ландшафтное распределение зоомассы прямокрылых насекомых в Среднем регионе СССР// Геогр. и природ.ресурсы.- 1989.- №2.- С.89-93.
31. Сергеев М.Г. Новые места нахождения прямокрылых (*Orthoptera*) в Сибири и их возможное зоогеографическое значение. Сообщение 3// Редкие гельминты, клещи и насекомые.-

Новосибирск: Наука, 1990.- С.51-54.

32. Сергеев М.Г. Секторное распределение зоомассы прямокрылых в лесостепной, степной и полупустынной зонах// Изв.СО АН СССР, сер.бисл.наук.- 1990.- №3.- С.85-89.
33. Равкин Ю.С., Цибулин С.М., Ливанов С.Г., Казакова И.Г., Вартапетов Л.Г., Малков Н.П., Малков Ю.П., Богомолова И.Н., Пофмуратова Т.В., Швецов Ю.Г., Брунов В.В., Сергеев М.Г. и др. Оценка ущерба населению наземных животных от строительства Катунской и Чемальской ГЭС// Катунский проект: Проблемы экспертизы.- Новосибирск, 1990.- С.88-91.
34. Сергеев М.Г., Казакова И.Г. Роль заповедников СССР в сохранении и поддержании генофонда прямокрылых насекомых// Заповедники СССР - их настоящее и будущее. Тез.докл.Всес. конф. Ч.3. Зоологические исследования.- Новгород, 1990.- С.135-137.
35. Сергеев М.Г. Фенетическая структура популяционных группировок изменчивого конька в условиях диффузного города// Фенетика природных популяций. Матер. IV Всес. совещ.- М., 1990.- С.258-259.
36. Сергеев М.Г., Казакова И.Г. Фенетическая изменчивость и ландшафтно-популяционная структура ареала короткокрылого конька// Там же.- С.259-260.

