

ЖУРНАЛ
ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

Том 53

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

3

УДК 531.5 + 595.727:591.526 + 591.152

© 1992 г. И.Г. КАЗАКОВА, М.Г. СЕРГЕЕВ

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ПОПУЛЯЦИОННОЙ СИСТЕМЫ ВИДА У КОРОТКОКРЫЛОГО КОНЬКА
CHORTHIPPUS PARALLELUS ZETT (INSECTA: ORTHOPTERA)

Выяснение закономерностей пространственной организации популяционных систем видов является одним из традиционных направлений популяционной биологии, основы которого были заложены А.С. Серебровским, Ф.Р. Добржанским и Н.В. Тимофеевым-Ресовским. Однако обычно, говоря об этой организации, имеют в виду ее двумерное отображение в плоскости карты, или в лучшем случае включают в рассмотрение также вертикальную поясность. На определенном этапе исследования, а также для крупных организмов такое упрощение методически оправдано, но для большинства животных и растений без учета вертикального распределения их поселений полноценный пространственный прогноз деятельности в экосистемах невозможен.

Хотя проблема трехмерной организации ареала охарактеризована К.Б. Городковым (1985), однако основное внимание в этой работе уделяется высотной поясности, связанной главным образом с изменениями термических условий. Между тем даже на равнинах распределение поселений вида определяется ландшафтной организацией территории, находящей свое выражение в так называемых стоковых сериях — катенах, т.е. в рядах ландшафтов или их выделов, объединяющихся процессом гравитационного переноса веществ (Стебаев, 1979, Джеррард, 1984).

Связь пространственной организации поселений вида с ландшафтной структурой была описана И.В. Стебаевым (1974; Стебаев, Сергеев, 1982). Однако подобные связи выявлялись лишь на уровне количественного распределения особей. Характер же взаимоотношений между частями популяционной системы мог быть оценен только гипотетически. Во многих случаях, особенно в тех, когда вид населяет зону или тип ландшафта непрерывно, невозможно было и дальнейшее расчленение этой системы.

Подобная дифференциация связана в первую очередь с исследованием процессов, обеспечивающих относительную изоляцию отдельных группировок вида. Однако непосредственное изучение особенностей миграционного процесса и возможности скрещивания между особями из различных поселений очень сложно проводить в больших масштабах в связи с их трудоемкостью. Это заставляет искать другие пути оценки степени связи между различными частями популяционной системы. Одним из наиболее реальных подходов к этой проблеме является фенетический анализ (Яблоков, Ларина, 1985), оценивающий степень генетической изоляции группировок особей на основе анализа их сходства по набору фенотипических признаков (частотных признаков).

Цель нашей работы — показать закономерности дифференциации населения вида в системе природных зон и ландшафтов на основе синтеза эколого-ландшафтного и фенетического подходов.

В качестве модельного объекта, на наш взгляд, необходимо было выбрать вид, отвечающий по крайней мере четырем критериям: 1) наличие обширного ареала, в пределах которого численность в целом должна быть достаточна велика; 2) четкое распределение поселений в системе природных зон, ландшафтов и выделов; 3) малый миграционный потенциал; 4) наличие хорошо выраженных фенетических признаков. К числу таких видов принадлежит короткокрылый конек *Ch. parallelus*, на примере которого выполнено наше исследование. Этот вид типичен и обилен во многих луговых и лугово-степных ландшафтах умеренной Палеарктики. Кроме того, наблюдаемые миграции короткокрылого конька носят главным образом внутривидовой характер (Köhler, Brodhun, 1987); известно, что макроптерные формы этого вида летать не могут (Ritchie et al., 1987).

Зонально-ландшафтное распределение вида внутри ареала исследовалось с помощью количественных учетов на ландшафтных профилях от водоразделов до пойм (Стебаев, Козловская, 1979; Сергеев, 1986). Для азиатской части СССР, а также для Дагестана и Кабардино-Балкарии использовались оригинальные материалы, собранные экспедициями кафедры общей биологии Новосибирского государственного университета и лаборатории экологии насекомых Биологического института СО АН СССР в 1972—1989 гг. Для других частей ареала были учтены немногочисленные литературные данные (Алейникова, 1950; Köhler, 1988; Defaut, 1978, и др.).

Для фенетического анализа было использовано 126 выборок (около 4500 особей) из различных частей ареала. 75 из них получены во время количественных учетов и привязаны к конкретным ландшафтным выделам. Остальные описаны по коллекционным материалам Зоологического института АН СССР (Санкт-Петербург), как правило, не имеющим конкретной ландшафтной привязки.

Для *Ch. parallelus* нами было выделено пять фенотипов, в основном хорошо различающихся, рисуночно-окрасочных: окраска верхней части переднеспинки и окраска ее боковых лопастей (по три варианта для каждого), наличие черных полос на переднеспинке, белых полос на надкрыльях, брахиптерность/макроптерность. Определение сходства выборок по частотам фенотипически дискретных вариантов полиморфных признаков было проведено по методу Л.А. Животовского (1979). Для каждого признака определялся показатель сходства выборок по полиморфным признакам:

$$r = \sum_{i=1}^m \sqrt{p_i q_i}$$

где m — общее число вариантов признака, p_i — частота i -го варианта в первой выборке, q_i — частота i -го варианта во второй выборке. Значимость отличия r от единицы дается критерием идентичности I :

$$I = 8N_1N_2/N_1 + N_2,$$

где N_1 и N_2 — объемы первой и второй выборок.

Суммарный показатель сходства (R) и критерий идентичности для пяти признаков (I_s) определялся по Л.А. Животовскому (1982) и А.В. Яблокову (1987):

$$R = (r_1 + r_2 + r_3 + r_4 + r_5)/5,$$

$$I_s = I_1 + I_2 + I_3 + I_4 + I_5.$$

Кроме того, для каждой выборки определялся общий по всем пяти признакам индекс разнообразия Шеннона:

$$H = -\sum p_i \ln p_i.$$

Значения показателя сходства R (вверху)
и критерия идентичности I_s (внизу) выборок из двух регионов за разные годы

	Теберда		Горный Алтай		
	1915	1967	1897	1976	1988
Теберда					
1915	—	0,970	0,836	0,843	0,806
1967	7,8	—	0,803	0,895	0,835
Горный Алтай					
1897	<u>63,7</u>	<u>36,9</u>	—	0,962	0,991
1976	<u>69,5</u>	<u>27,9</u>	9,0	—	0,958
1988	<u>54,5</u>	<u>32,7</u>	1,4	10,6	—

Примечание. Подчеркнуты статистически достоверные значения критерия (при уровне 0,001).

Сравнительный анализ проводился путем совмещения данных количественного распределения особей и картины фенетического сходства в ареале вида.

ОЦЕНКА ВРЕМЕННОЙ СТАБИЛЬНОСТИ ХАРАКТЕРИСТИК

Выборки имаго, взятые через большие временные промежутки внутри сравнительно однородных регионов, весьма сходны друг с другом и часто не имеют достоверных различий (табл. 1). Специальные исследования, проведенные нами (неопубликованные данные) в Центральном Алтае на ряде видов, показали, что частоты встречаемости различных вариантов полиморфных признаков могут подвергаться некоторым колебаниям, но в большинстве случаев остаются относительно стабильными. Это дает возможность использовать для сравнения данные, собранные в разное время (ср. Глотов и др., 1986).

Мы изучили распределение этих вариантов также у нимф различных возрастов в нескольких модельных биотопах. Общий характер распределения частот полиморфных признаков в каждой группировке сохраняется в течение сезона (рис. 1). Вместе с тем видно направленное изменение частот встречаемости различных вариантов с возрастом, причем в большинстве исследованных выборок общая направленность сдвигов сохраняется. Поэтому можно предполагать, что конечное соотношение частот вариантов признака у имаго обусловлено не только генетической структурой популяции, но также является результатом неслучайной элиминации определенных морф.

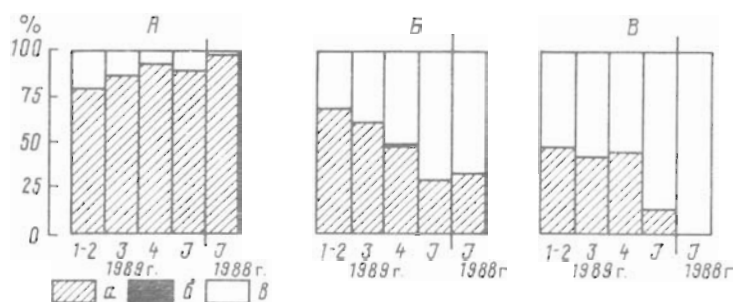


Рис. 1. Соотношение частот вариантов полиморфных признаков у разных возрастов нимф и имаго короткокрылого конька в пойменных лугах Центрального Алтая. Условные обозначения: А — цвет верхней части переднеспинки, В — цвет боковых лопасти переднеспинки, В — наличие черных продольных полос на переднеспинке; 1—2, 3, 4 — возраста нимф, I — имаго; а — коричневый, б — черный, в — зеленый цвета

Многолетняя динамика обилия короткокрылого ковыля
в основных местообитаниях новосибирского Академгородка
и его окрестностей

Местообитание	1981	1984	1985	1986	1987	1988	1989
Водораздел, основная поверхность	$\frac{66}{100}$	$\frac{48}{100}$	$\frac{75}{100}$	$\frac{45}{100}$	$\frac{44}{68}$	$\frac{60}{100}$	$\frac{84}{73}$
Водораздел, край	$\frac{18}{27}$	$\frac{24}{50}$	$\frac{70}{93}$	$\frac{12}{27}$	$\frac{65}{100}$	$\frac{6}{10}$	$\frac{115}{100}$
Нижняя терраса	$\frac{15}{23}$	$\frac{16}{33}$	$\frac{12}{16}$	$\frac{9}{20}$	$\frac{8}{12}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{24}{21}$
Залежь	$\frac{8}{12}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{12}{16}$	$\frac{4}{9}$	$\frac{32}{49}$	—	—
Парковый луг	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{6}{8}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{6}{5}$

Примечание. В числителе — обилие вида, экз/ч; в знаменателе — процент этой величины от максимума в этом году.

Для исследования стабильности уровней численности в различных местообитаниях в 1981, 1984—1989 гг. были проведены количественные учеты в ряде постоянных биотопов в окрестностях новосибирского Академгородка. Анализ многолетней динамики позволяет утверждать, что ландшафтное распределение вида по годам в целом меняется незначительно. В слабо нарушенных биотопах численность хоть и колеблется, но сохраняется примерно на одном уровне (табл. 2). В умеренно нарушенных биотопах в отдельные годы вид может не встречаться вообще, а в другие — его обилие резко возрастает. В целом, как видно из табл. 2, в исследованном регионе вид демонстрирует устойчивое тяготение к остепненным лугам плакоров.

Таким образом, несмотря на некоторое варьирование, мы считаем, что ландшафтное распределение и частоты вариантов полиморфных признаков являются относительно стабильными характеристиками, которые можно использовать для описания популяционной системы видов.

ХАРАКТЕР ИЗМЕНЕНИЯ ЧАСТОТ В ПРЕДЕЛАХ АРЕАЛА

Исследованные варианты фенетических признаков можно разделить на две группы — обычные и редкие. Первые встречаются в большинстве выборок, вторые — в небольшой их части. Частота обычных признаков может сильно варьировать в пределах ареала, частота редких признаков почти всегда мала (чаще всего не более 10%).

К первой группе принадлежат коричневый и зеленый варианты окраски верхней части переднеспинки и ее боковых лопастей, а также наличие черных продольных полос на верхней части переднеспинки. Для каждого из них может быть построена изофенетическая карта. Во всех случаях есть области, где признак встречается с повышенной частотой, и регионы, где он более редок. Например, зеленая окраска верха переднеспинки и особенно ее боковых лопастей наиболее часто встречается в выборках из европейской части СССР и в Восточном Казахстане, а также в некоторых кавказских популяциях. Доля особей с коричневой окраской нарастает от этих регионов к периферии ареала. Общих закономерностей, объясняющих эти картины, пока не обнаружено: такие ситуации обычно вызываются сложным комплексом факторов, анализ которых часто затруднен (Schennum, Willey, 1979).

К редким вариантам признаков исследованного вида можно отнести макротерность, наличие белых полос на надкрыльях, черную окраску верхней части

переднеспинки и ее боковых лопастей. В их проявлении наблюдается хорошо выраженная закономерность: популяции, в которых отмечены особи с данными признаками, располагаются в подавляющем большинстве случаев на периферии ареала, причем в южной его части, где популяционные группировки приурочены либо к долинам, либо к горным системам.

ЗОНАЛЬНО-РЕГИОНАЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ

Количественное размещение населения рассматриваемого вида в системе природных зон, регионов и ландшафтов (рис. 2; Стебаев, Сергеев, 1982) позволяет выделить внутри ареала несколько частей, каждая из которых характеризуется определенной спецификой. Так, самая северная часть ареала короткокрылого конька занята преимущественно разреженными популяционными группировками, приуроченными к суходольным лугам. Можно думать, что в условиях таежной зоны они изолированы друг от друга. Южнее, в лесостепной и особенно степной зонах, численность вида высока, и он встречается, как правило, во всех луговых и лугово-степных местообитаниях. В этих условиях можно предполагать интенсивный обмен генетическим материалом между различными частями популяционной системы. На юге ареала вид встречается почти исключительно в долинах рек и озер, в горах. Это означает, что контакты между популяционными группировками затруднены.

Судя по имеющимся данным, выделенные части ареала имеют значительную широтную протяженность, но характер ландшафтного распределения вида при этом существенно не меняется. Соответственно не выявляется и региональная дифференциация популяционной системы. Напротив, фенетический анализ позволяет четко установить границы между такими региональными подразделениями (рис. 3). Например, ясно выделяется комплекс популяционных группировок, приуроченных к степной, лесостепной и подтаежным частям бассейна рек Иртыш и Обь, группа популяций степной зоны Крыма, Западного и Центрального Предкавказья. Фенетический анализ подтверждает также изолированность якутских популяций.

Между некоторыми выборками, взятыми в пределах одной и той же либо соседних зон, отмечается очевидное сходство. Особенно это относится к лесостепной зоне и в меньшей степени — к степной, что представляется вполне естественным в связи с диффузным распределением в эвриландшафтной части ареала. Такому характеру распределения соответствует невысокий средний уровень индекса разнообразия Шеннона (0,278—0,299). Необходимо, однако, подчеркнуть, что в эвриландшафтной части ареала (в Прииртышье) он несколько превышает средние значения (0,320), понижаясь при смещении к переходной, а затем и к основной части (0,294 и 0,280 соответственно). Лишь в краевой части ареала (преимущественно в зоне полупустынь) наблюдается значительное повышение разнообразия ($H = 0,356$). Напротив, на Балканском полуострове и прилегающих к нему равнинных регионах, на юге таежной зоны Прииртышья и в Зайсанской котловине, т.е. в областях, лежащих у периферии ареала, отмечается наибольшее разнообразие ($H > 0,4$). Такая картина может быть объяснена как разобщенностью частей популяционной структуры на периферии ареала (Soulé, 1973), так и временной нестабильностью параметров среды в этих условиях (Левонтин, 1978).

В целом для равнинной части ареала наиболее значимой является граница между степной и полупустынной зонами, т.е. граница между широтными поясами, которая связана со значительной аридизацией. Этому соответствует, судя по ландшафтному распределению популяционных группировок, переход от диффузного и почти диффузного размещения конька к островному.

В горах южной части ареала (Большой Кавказ, Тянь-Шань, Алтай) экологическая

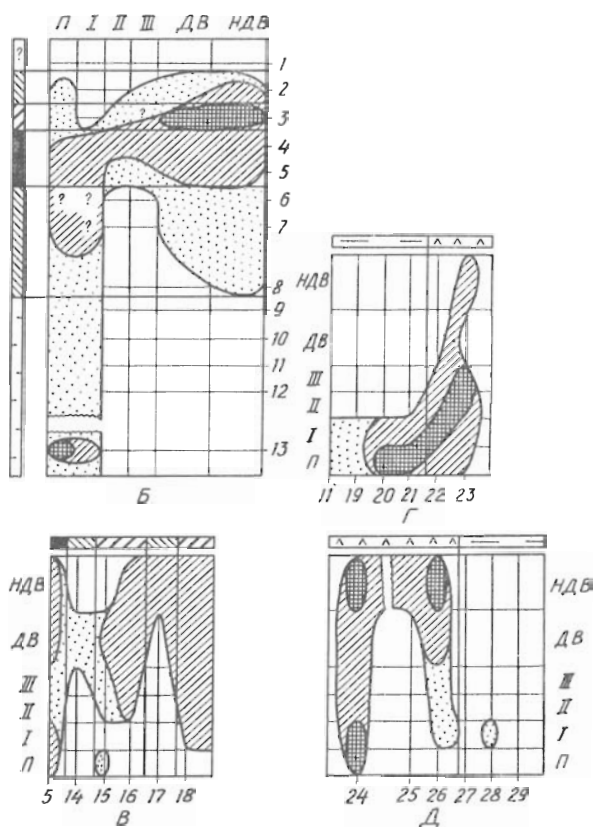
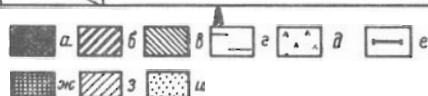
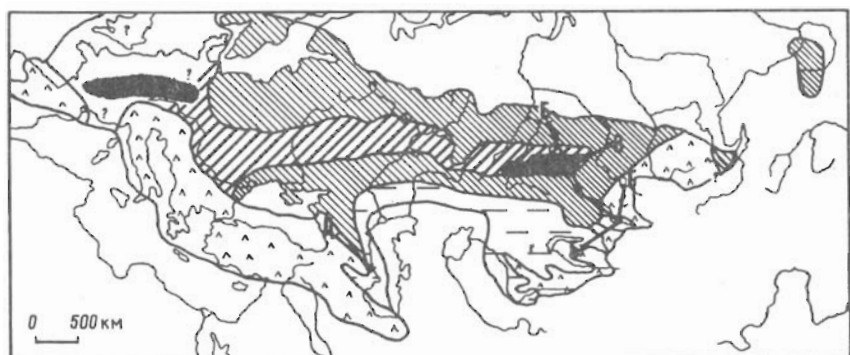


Рис. 2. Ландшафтно-популяционная структура населения короткокрылого конька на всем ареале (А) и на отдельных модельных разрезах через него (Б—Д). Условные обозначения: 1—29 — ландшафтные профили в различных зонах и регионах (1—2 — подтайга; 3, 15—18 — лесостепь; 4—7, 14 — степь; 8—11, 19—21, 28, 29 — полупустыня; 12, 13 — пустыня; 22, 23 — горы Алтая; 24 — горы Центрального Кавказа; 25—27 — горы Восточного Кавказа). П—НДВ — типы ландшафтов (П — поймы, I — нижние, II и III — верхние террасы, ДВ — дренированные и НДВ — недренированные водоразделы на равнинах и соответственно южные и северные склоны в горах). а—д — части ареала (а — главная, или зрительная, б — переходная, в — основная, г — краевая, д — горная); е — разрезы через ареал, ж—и — уровни численности (ж — более 100 экз/ч, з — от 20 до 99 экз/ч, и — менее 20 экз/ч)

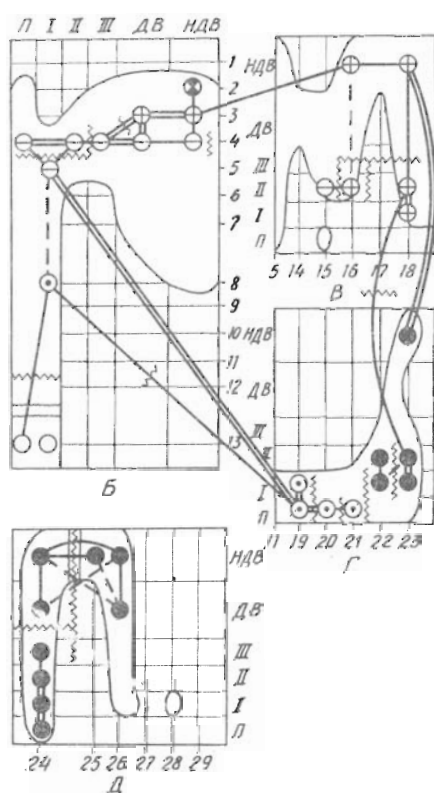
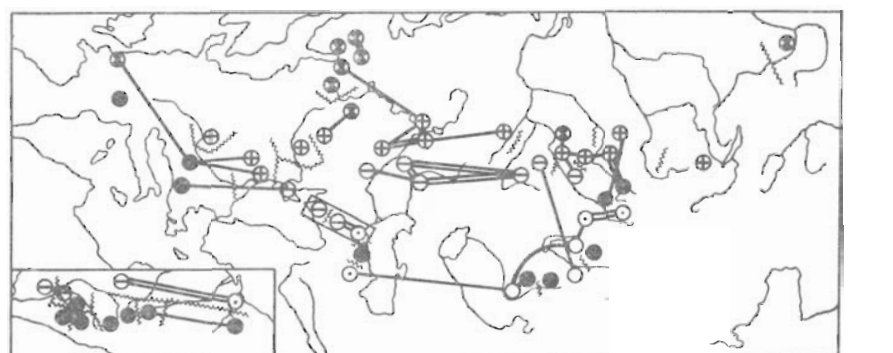


Рис. 3. Сходство популяционных группировок короткокрылого конька по частотам вариантов полиморфных признаков на всем ареале (А) и на разрезах через него (Б—Д). Условные обозначения: а—е — природные зоны и регионы (а — лес, б — лесостепь, в — степь, г — полупустыня, д — пустыня, е — горы); ж—и — показатель сходства выборок по полиморфным признакам (R) (ж — $R \geq 0,99$; з — $0,99 > R \geq 0,98$; и — $0,98 > R \geq 0,97$), к — выборки принадлежат к разным совокупностям ($P < 0,05$). Остальные обозначения, как к рис. 2

гический облик короткокрылого конька сохраняется, и наиболее плотные его группировки обнаруживаются в лугово-степных поясах. Это позволяет предполагать наличие связей между ними, по крайней мере в пределах макросклонов каждого хребта. Однако если на Алтае и Тянь-Шане фенетический анализ подтверждает (в рамках исследованного материала) это предположение, то на Большом Кавказе прослеживается довольно четкая дифференциация популяционной системы на части, приуроченные к бассейнам крупных рек (Белая, Теберда, Сулак, Баксан). Этому соответствует довольно высокий средний показатель разнообразия для Кавказа (0,295) и более низкий для Алтая и Тянь-Шаня (0,233).

Следует подчеркнуть, что исследованные нами типовые серии *Ch. p. aemulus* L. Mistsh. (Западный Кавказ, Хамышки) и *Ch. p. geminus* L. Mistsh. (Каржантау), сведенных в синонимы номинативного подвида (Reynolds, 1980), в фенетическом плане также существенно отличаются от выборок из соседних географических точек. Однако на таком уровне различаются и многие другие группировки (рис. 3).

ВЕРТИКАЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДА

Выше уже отмечалось, что популяционная структура рассматриваемого вида претерпевает значительные изменения в различных частях ареала. При этом наиболее заметно изменяется распределение вида по стоковой серии ландшафтов. По мере сокращения на катене числа пригодных для вида местообитаний, что связано, очевидно, с ухудшением общеклиматических условий, популяционная структура становится все более дезинтегрированной. Особенно резко это проявляется на примере исчезновения вида из сообществ прямокрылых средних и верхних террас южнее и севернее эвриландшафтной части ареала (рис. 2, Б). Судя по данным количественных учетов, разрывы начинают формироваться и между популяционными группировками внутри каждой ветви (плакорной и пойменной). Весьма значительными эти разрывы могут быть также в связи с засолением некоторых ландшафтов. Подобные явления наблюдаются, например, в Кулундинской степи (рис. 2, В, 14).

Фенетические данные позволяют по-новому взглянуть на эту картину. Так, не подтверждается предположение (Стебаев, Козловская, 1979) об интегрированности населения вида в эвриландшафтной части ареала. В этих условиях на катене четко различаются две группы выборок (рис. 3, Б, 4). Одна из них приурочена к водоразделам, а также к самым верхним террасам. Вторая — к поймам, нижним и средним террасам. Таким образом, дифференциация поселений короткокрылого конька на пойменную и водораздельную части прослеживается уже здесь.

Эти процессы, видимо, еще более выражены в других частях ареала, где степень изолированности долинных популяций весьма высока. Это отражается и в данных учетов численности, и в фенетическом сходстве группировок (рис. 2, 3).

Любопытно, что как на равнинах, так и в горах связность водораздельных популяций в целом представляется существенно большей, чем долинных. Такое сопоставление выглядит оправданным не только по отношению к долинным популяциям разных речных бассейнов, но и применительно к бассейну одной реки. Так, например, в пределах бассейна р. Колгуты, впадающей в оз. Зайсан, популяционные группировки, выявленные на протяжении ~30 км, четко дифференцируются по признакам фенотипа (рис. 3, Г). Особенно интересно, что популяции равнинно-низкогорной части бассейна демонстрируют сходство с населением долины Иртыша, тогда как среднегорная часть бассейна заселена группировками, напоминающими центрально-алтайские.

Интересен характер распределения индекса разнообразия по обследованным ландшафтными профилям (рис. 4). Обращает на себя внимание, что максимальные значения этого показателя смещаются в соответствии с известным правилом зональной смены местообитаний Г.Я. Бей-Биенко. Так, в лесной зоне выборки с 380

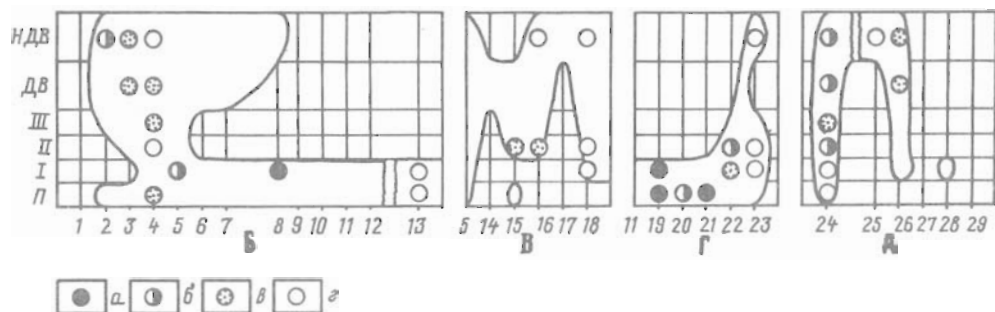


Рис. 4. Распределение значений индекса разнообразия Шеннона (H) на разрезах через ареал короткокрылого конька. Значения индексов: а — $H \geq 0,40$; б — $0,40 > H \geq 0,35$; в — $0,35 > H \geq 0,30$; г — $H < 0,30$. Остальные обозначения, как к рис. 2

наибольшим разнообразием исследованных вариантов полиморфных признаков приурочены к водоразделам, в лесостепной и на севере степной зон постепенно смещаются на террасы, а на юге степной зоны и в полупустынях обнаруживаются на нижних террасах и в поймах.

Весьма существенно, что подобные группировки, хотя и смещены к периферии ареала, тем не менее находятся на достаточном удалении от его пределов. На наш взгляд, это свидетельствует о том, что возрастание индекса популяционного разнообразия связано не только с увеличением степени изолированности, но и с сохранением определенной возможности обмена особями и соответственно генетической информацией.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сопоставление данных по ландшафтному распределению поселений и частотам вариантов полиморфных признаков, которые были получены в модельных регионах в течение ряда лет, показывает их сравнительную стабильность во времени, несмотря на то, что численность вида может колебаться довольно сильно. Это позволяет использовать такого рода показатели для характеристики популяционной системы.

В рамках исследованного материала прослеживается закономерная связь между характером распределения в пространстве популяций с различной частотой признака и его встречаемостью. Популяции с редкими признаками концентрируются на периферии ареала, в основном в южной его части. Группировки с повышенной частотой различных вариантов обычных признаков располагаются в самых разных частях ареала.

При анализе зонально-региональной дифференциации популяционной структуры ландшафтно-экологический и фенетический подходы дают взаимодополняющие результаты. Так, первый выявляет главным образом зональные границы между частями популяционной системы, тогда как второй — и межрегиональные рубежи. Внутри ареала короткокрылого конька, в частности, наиболее значимой является граница между степной и полупустынной зонами.

Учет высотной составляющей позволяет глубже проанализировать систему связей между популяционными группировками. При этом часто оказывается, что выборки, приуроченные к водоразделам, являются более однородными и в то же время значительно отличаются от долинных, причем последнее особенно характерно для южных частей ареала. Следует отметить, что подобные различия фенетический анализ выявляет даже при отсутствии в некоторых случаях перепадов численности между долинными и водораздельными группировками.

Авторы с глубокой благодарностью вспоминают постоянную поддержку в работе со стороны Л.Л.Мищенко. Мы искренне признательны Л.И. Подгорной за предоставленную возможность работы с коллекционными фондами Зоологического института АН СССР, Н.В. Готову за благожелательную критику рукописи и В.В. Соловьеву за содействие в компьютерной обработке данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алейникова М.М. Азиатская саранча в Татарской АССР // Изв. Каз. фил. АН СССР. Сер. биол и сельскохозяйств. наук. 1950. № 2. С. 209—258.
- Готов Н.В., Тараканов В.В., Гриценко Л.А., Рахман М.И. Анализ структуры внутривидовой изменчивости количественных признаков // Экология. 1986. № 3. С. 13—18.
- Городков К.Б. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и ее свойства. I // Энтомол. обозрение. 1985. Т. 64. № 2. С. 295—310.
- Джеррард А.Дж. Почвы и формы рельефа. Л.: Недра, 1984. 208 с.
- Животовский Л.И. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биологии. 1979. Т. 40. № 4. С. 582—602.
- Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38—44.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.
- Сергеев М.Г. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск: Наука, 1986. 237 с.
- Стебаев И.В. Биологический принцип смены местообитаний и общие особенности ландшафтного распределения саранчовых (*Orthoptera, Acrididae*) на примере горно-аридных районов Южной Сибири // Энтомол. обозрение. 1974. Т. 53. № 1. С. 2—23.
- Стебаев И.В. Животное население и биогенная пространственно-функциональная организация биогеоценоза // Зоол. журн. 1979. Т. 57. № 1. С. 5—16.
- Стебаев И.В., Козловская Е.Б. Ландшафтно-популяционная структура географического ареала белополосой кобылки (*Chorthippus albomarginatus* De G.) в сопредельных частях Западной Сибири и Казахстана // Вопросы экологии. Вып. 5. Новосибирск: Изд-во НГУ, 1979. С. 3—55.
- Стебаев И.В., Сергеев М.Г. Внутренняя ландшафтно-популяционная структура ареала на примере саранчовых // Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43. № 3. С. 399—410.
- Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.
- Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высш. шк., 1985. 157 с.
- Defaut B. Les populations d'Orthoptères du Marais de Loumet (Pyrénées Ariégeoises). Etude écologique et biocénétique // Vie et Milieu. Ser. C. 1978/1979. V. 28—29. № 2. P. 259—289.
- Köhler G. Persistenz und Genese von Heuschrecken-Assoziationen (Orthoptera: Acrididae) in zentral-europäischen Rasenökosystemen // Zool. Jb. Syst. 1988. № 115. S. 303—327.
- Köhler G., Brodhun H. Investigation on population dynamics in Central European grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) // Zool. Jb. Syst. 1987. № 114. P. 157—191.
- Reynolds W.J. A re-examination of the characters separating *Chorthippus montanus* and *Chorthippus parallelus* (Orthoptera: Acrididae) // J. Natur. Hist. 1980. V. 14. P. 283—303.
- Ritchie M.G., Butlin R.K., Hewitt G.M. Causation, fitness effects and morphology of macropterism in *Chorthippus parallelus* (Orthoptera: Acrididae) // Ecol. Entomol. 1987. V. 2. № 2. P. 209—218.
- Schennung W.E., Willey R.B. A geographical analysis of quantitative morphological variation in the grasshopper *Arphia conspersa* // Evolution. 1979. V. 33. № 1. P. 64—84.
- Soulé M. The epistatic cycle: a theory of marginal populations // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1973. V. 4. P. 165—187.

SPATIAL ORGANIZATION OF THE POPULATION SYSTEM
OF THE SHORT-HORNED GRASSHOPPER,
CHORTHIPPUS PARALLELUS ZETT.

I.G. KAZAKOVA, M.G. SERGEEV

*Biological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
ul. Frunze 11, 630091 Novosibirsk*

An idea of three-dimensional organization of a species populations system is elaborated. Temporal stability of dispersion of the short-horned grasshopper populations on catena and respective rates of frequency distribution of polymorphic traits are shown (tab. 1, 2; fig. 1). Populations with rare characters are concentrated on the periphery of the species are. In the meantime, phenotypic diversity of the traits under consideration is shown to increase in the populations far distant from the area boundaries (fig. 4). Differentiation of the populations system is related to significance of barriers between different landscape units. Within the region studied, a common pattern of differences between watershed and river vally populations is revealed, the first group being more uniform over the entire region and the second one being more variable (fig. 2, 3).