

Зонально-ландшафтное распределение популяционных группировок итальянского пруса *Calliptamus italicus* L. (Insecta, Orthoptera, Acrididae)

М. Г. СЕРГЕЕВ, И. А. ВАНЬКОВА

Кафедра общей биологии Новосибирского государственного университета
630090 Новосибирск, ул. Пирогова, 2

Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

АННОТАЦИЯ

Характеризуются закономерности зонально-ландшафтного распределения популяционных группировок итальянского пруса. Дается общее описание ареала и особенностей размещения популяций в его западной, центральной и восточной частях. Подробно описывается распределение популяционных группировок на модельном профиле от Барабинской лесостепи до пустынь Южного Таджикистана и гор Памиро-Алая. Демонстрируются различия в распределении итальянского пруса и нестадных видов саранчовых.

ВВЕДЕНИЕ

Итальянский прус (*Calliptamus italicus* (L.)) является одним из важнейших представителей саранчовых в южной части Палеарктики. Во многих ландшафтах плотность его популяций очень велика, часто он является доминантом или субдоминантом в сообществах насекомых-фитофагов. Нередко отмечается его вредоносность. Особенно это типично для вспышек массового размножения, которые довольно обычны для всей области распространения этого вида. Примечательно, что итальянский прус является как бы промежуточной формой между типично стадными и нестадными саранчовыми [1]. Для его стадной формы характерны миграции на относительно небольшие расстояния 100–200 км [2].

Эколого-географические особенности этого вида описаны во многих работах и для разных частей его ареала. Анализ основной части этих исследований дан Б. П. Уваровым [1], который подчеркнул недостаточность наших знаний об

итальянском прусе в периоды между вспышками. Заключение Б. П. Уварова сохраняет свою актуальность и до сих пор. За последние два десятилетия опубликовано более двадцати работ, посвященных этому виду, но почти все они ограничены периодами его массового размножения.

Очевидно, что без тщательного исследования эколого-географических особенностей итальянского пруса в периоды между вспышками массового размножения невозможен долговременный прогноз его биогеоценотической деятельности [1, 3], невозможна и корректная пространственная интер- и экстраполяция данных по распределению его популяций. Основная задача данной работы — охарактеризовать зонально-ландшафтное распределение популяционных группировок итальянского пруса в пределах ареала (главным образом для восточной его части) в периоды, не приходящиеся на вспышки массового размножения.

Общая характеристика материалов и методов дана в предыдущих публикациях [4, 5]. Исследование основано на анализе ранее опубликованных работ (в основном за последние 20 лет) и специально составленных карт ареалов, а также на количественных и качественных данных по распределению вида, собранных на закономерно расположенных учетных участках. Соблюдение этих требований позволяет получить результаты, пригодные для экстра- и интерполяций на разных уровнях обобщения.

Основной трансаналый профиль пересекает внутреннюю часть Евразии от западно-сибирских лесостепей до южных пустынь Таджикистана и Туркменистана (см. рисунок) [4, 6]. Фактически он состоит из локальных профилей протяженностью до нескольких сотен километ-

ров. Каждый из них, в свою очередь, складывается из трансект, пересекающих долины рек и озерные котловины от пойм до равнин или горных склопов (см. рисунок).

Как правило, на каждом участке профиля проводились количественные учеты. Обычно использовался метод учета на время [4, 7]: прямые отлавливались стандартным сачком (в нашем случае диаметром 40 см) в течение определенного промежутка времени с последующим пересчетом на 1 ч. В работе использованы материалы, собранные в 1976–1992 гг. на юге Сибири, в Средней Азии, Казахстане и на Северном Кавказе. Кроме того, проанализированы некоторые данные экспедиций кафедры общей биологии НГУ 1972–1984 гг.

Распространение

Ареал итальянского пруса в основном охватывает Средиземноморье и Древнее Средиземье. На севере этот вид достигает центральных районов Европы, где встречаются его очень разреженные популяции (южная половина Германии, почти вся Польша (кроме севера), юг Печерноземья до Татарстана), и лесостепной зоны Западной Сибири. На юге он довольно широко расселен по северному побережью Средиземного моря, в том числе на Пиренейском полуострове [8], а также на Ближнем Востоке (кроме юга). Отсутствует в Африке [9]. Также обычен в Иране и Афганистане, но не достигает их южных границ. В западной части ареала итальянский прус почти не

выходит к атлантическому побережью, на востоке – не переходит Обь и Монгольский Алтай. Указания о распространении этого вида в Забайкалье и Южной Сибири [9] были некритически воспроизведены в более поздних работах [1, 10]. Они должны быть проверены, и скорее всего окажется, что это – *S. barbarus* (Costa), действительно распространенный на юге Забайкалья и в Монголии [11]. По нашим и литературным данным [11 и др.], *S. italicus* доходит до Оби в Алтайском крае, а южнее не переходит Обь-Иртышский водораздел, смешиваясь сикарирующим *S. abbreviatus* Иконн.

Общие особенности зонально-ландшафтного распределения

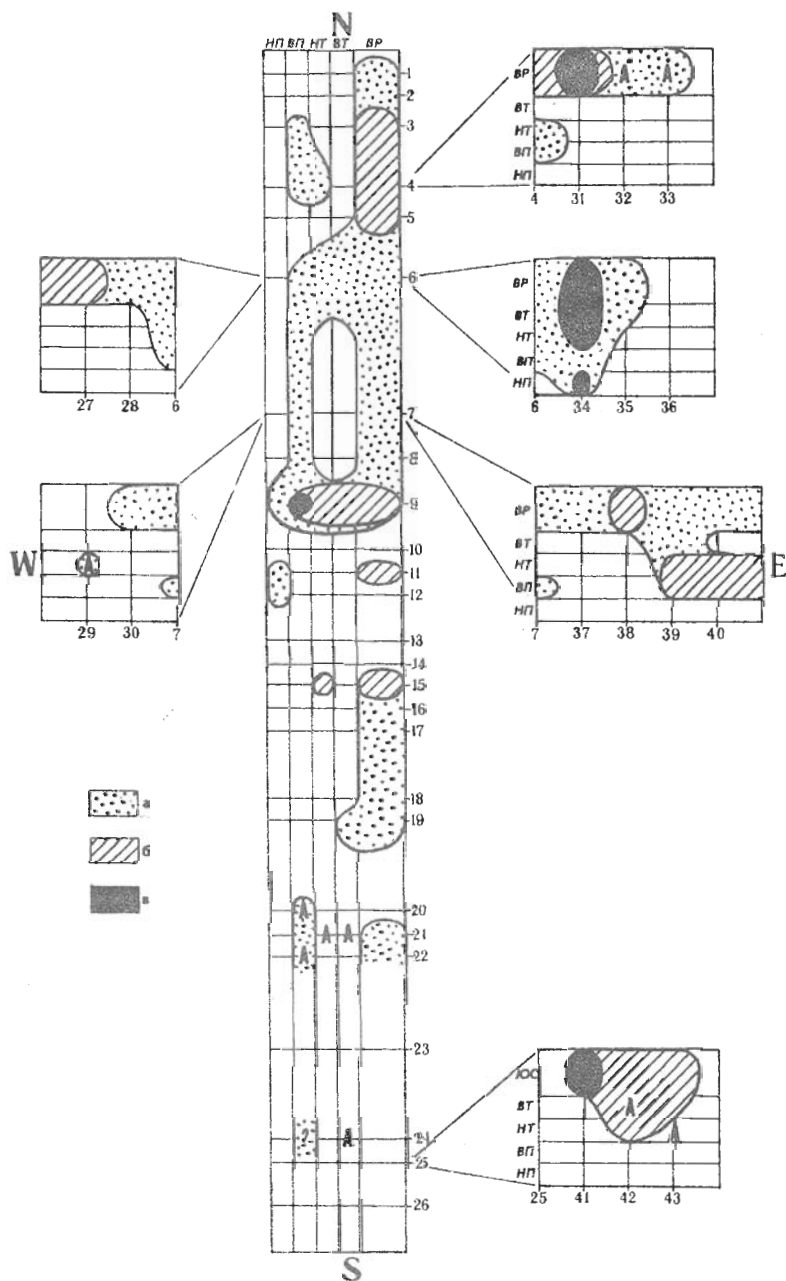
Ранее опубликованные работы позволяют утверждать, что для итальянского пруса оптимальны сухие степи и полупустыни [1], которым соответствует круг растений, предпочитаемых этим видом – ксероморфные двудольные, например полыни и кохия [1, 12], а также места, используемые для яйцекладки – участки почти голого грунта, часто несчанного [1]. В любом случае, судя по имеющимся данным, итальянский прус оказывает предпочтение ландшафтам с мозаичным ксероморфным травянистым покровом.

С эколого-географической точки зрения, область его распространения может быть разделена на три основные части: западную – западноевропейско-средиземноморскую, центральную –

восточноевропейско-ближневосточную и восточную – казахстанско-среднеазиатскую.

В западной части ареала, на севере, т. е. в широколиственно-лесной зоне Европы, итальянский прус обычно встречается изолированными популяциями, преимущественно на сухих перебитых склонах. Его местные поселения нередко характеризуются как исчезающие [13, 14].

На юге Европы (в ее средиземноморской части) плотность итальянского пруса в ненарушенных травянистых местообитаниях обычно невелика (до 1 экз./м²), но расселен он гораздо шире. Во Французских Альпах итальянский прус обнаружен только в нижнем поясе гор (до 1000 м над ур. м.) [15]. Здесь он довольно обычен и



Зонально-ландшафтное распределение итальянского прюса в восточной части его ареала (трансзональный и дополнительные профили)

НП — нижние и ВП — верхние поймы, НТ — нижние и ВТ — верхние террасы, ВР — водораздельная равнина, ЮС — южные склоны; А — расселение по агроногенным местообитаниям; N, W, E, S — стороны света; а-в — уровни обилия (а — 1-19, б — 20-99, в — 100 экз. и выше на 1 ч учета); 1-43 — трансекты: зональное положение: 1, 32, 33, 36 — лесостепи; 2-6, 27, 28, 30, 31, 34, 35 — степи; 7-9, 29, 37-39 — полупустыши; 10-19, 40 — северные пустыни; 20-26 — южные пустыни; 41-43 — Памиро-Алай.

Локализация: 1 — Барабинск, 2 — Карасук, 3 — Ивановка, 4 — Осмерьжск, 5 — Качиры, 6 — Ямышевское, 7 — Чарск, 8 — Жарма, 9 — Аягуз, 10 — Урджар, 11 — Благодарное, 12 — Эмель, 13 — Ргайты, 14 — Джаманты, 15 — Ленсы, 16 — Ак-Су, 17 — Уш-Тобе, 18 — Кона, 19 — Дегерес, 20 — Муунтак, 21 — Чимбай, 22 — Султануиздаг, 23 — Вуадиль, 24 — Шаартуз, 25 — Дусти, 26 — Анхабад, 27 — Тургай, 28 — Шидерты, 29 — Карагаида, 30 — Баян-Аул, 31 — Славгород, 32 — Хабары, 33 — Панкрушиха, 34 — Кулунда, 35 — Казулиха, 36 — Боровское, 37 — Тебеске, 38 — Курчум, 39 — Колгуты, 40 — Буран, 41 — Гарм, 42 — Талымбабад, 43 — Джайлан

встречается в сообществах со средиземноморскими и широко распространенными палеарктическими видами. На юге Франции этот вид связан в основном с двумя типами почв: известняковыми и красноземами [16]. Местные вспышки массового размножения отмечались в 1899–1902, 1921–1922, 1944–1948 и 1986–1987 гг. и были приурочены в основном к засушливым годам [17]. Для Италии описана связь пруса с деградировавшими ландшафтами; подобные местообитания благоприятны для локальных вспышек массового размножения, которые отмечались на севере Апеннинского полуострова в 1983–1985 гг. [18]. На западном побережье Балканского полуострова разреженные популяции *S. italicus* приурочены к прибрежной гариге [19]. На восточном побережье полуострова итальянский прус достигает больших абсолютных высот (1400–1800 м), но встречается также преимущественно в нарушенных стадиях [20, 21].

На севере центральной части ареала итальянский прус распространен спорадично. В Польше он обитает только в ксеротермных местообитаниях [22 и др.]. В Венгрии его популяционные группировки (иногда очень плотные) приурочены к засоленным участкам с разреженной растительностью [23], к умеренно выбитым пастбищам на песчаных почвах [24]. Здесь он также активно расселяется по степе [25]. В Верхнем Поволжье его поселения выявлены только на залежах [26]. В Центрально-Черноземном экзопеднике прус найден в единственном местообитании [27].

В Нижнем Поволжье *S. italicus* обычен почти во всех типах экосистем, как слабо нарушенных, так и антропогенных [28]. Не обнаружен он только на поливных сенокосах. В этом районе прус размножался в массе неоднократно в 20-е и 30-е годы нашего столетия. После затишья, связанного с изменением характера землепользования (в первую очередь из-за распахки оптимальных для пруса местообитаний), новые подъемы численности *S. italicus* отмечены в 1968–1969 гг. (местами до 250 экз./м²), в 1972 г. – до 100 экз./м², в 1978–1983 гг. – до 600 экз./м² [28]. Последняя вспышка массового размножения и образование стад итальянского пруса наблюдалась в 1992–1993 гг. Судя по всему, основными резерватами этого вида в Нижнем Поволжье являются полевники [28]. В 1987 г. в равнинных пустынях и полупустынях Дагестана нами он не был обнаружен.

В центральной части Большого Кавказа итальянский прус выявлен только в горных степях [29]. В восточной части Большого Кавказа прус

распространен гораздо шире, в том числе встречается в залесенных и кустарниковых местообитаниях [30, наши данные], но обычно численность его невелика. Южнее, в Северо-Западной Турции, в отдельные годы численность пруса на перевыбитых пастбищах очень велика – до 30–150 экз./м² [31].

В восточной части ареала лежат основные районы формирования вспышек массового размножения итальянского пруса [1, 32]. Однако даже во время вспышек он, как правило, предпочитает локальные местообитания с преобладанием полевнией, например залежи и перевыбитые пастбища [33–35]. Вместе с тем в Западном Казахстане прус тяготеет и к ландшафтам с песчаными почвами [35]. Для этого региона вспышки массового размножения отмечались в 1941–1946, 1954–1960, 1968–1969, 1992–1993 гг. Судя по данным К. А. Васильева [36], в Зауралье и Центральном Казахстане прус встречается на высоком уровне численности от лесостепной до полупустынной зоны. Амплитуда его местообитаний наиболее широка в степях, здесь плотность популяций максимальна. По тяготению пруса к полевникам проявляется весьма отчетливо: только личинки 5-го возраста и имаго начинают расселяться в другие типы местообитаний [37]. Сходная картина описана и для восточной части Казахстана [38]. По мнению С. Р. Насыровой, во время локальной вспышки пруса на юге Павлодарской области (1980 г.) основная масса его особей сосредоточивалась в разного рода экотонах [38] и на пастбищах [39]. Вместе с тем в Восточном Казахстане четко очерчен и другой район, в пределах которого численность пруса бывает, как правило, высока и где могут регистрироваться его вспышки. – это территория, занятая сосновыми борами на песчаных массивах [2, 40].

На юге Казахстана и Киргизии, в равнинных частях Узбекистана и Туркмении поселения итальянского пруса связаны в основном с речными долинами и оазисами [41, 42]. В пределах последних он может размножаться в массе и в результате нередко является серьезным вредителем хлопчатника и люцерны [42 и др.].

Итальянский прус широко расселен в горах Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Здесь он предпочитает различные типы ксерофитной растительности – от низкогорных полупустынь до каменистых южных склонов [43–45]. В отдельные годы в опустыненных среднегорных котловинах Внутреннего Тянь-Шаня формируется вспышка его массового размножения [44, 45]. В Западном

Копетдаге итальянский прус встречается в тугаях и в эфемерово-полынных пустынях [46], а в предгорьях Паропамиза (Бадхыз) — также в ферулятниковых и в зарослях долины на каменистых склонах [47]. В центральной части Копетда-

га он встречается только в ксеротермных местообитаниях верхних поясов гор. В горах Абдганистана итальянский прус предпочитает мезофитные местообитания [48].

Зонально-ландшафтное распределение итальянского пруса на модельном профиле

На основном трансзональном и дополнительных профилях итальянский прус отчетливо тяготеет к полупустыням Казахского мелкосопочника (см. рисунок, трансект 9). Почти всегда высокий уровень численности (данные 1975, 1976, 1986, 1991 гг.) и расселение во всех пригодных для его существования местообитаниях позволяют оценить этот район как оптимальный для пруса. Реально он охватывает и полупустынную часть Зайсацкой котловины (39). Фактически результаты нашего анализа подтверждают ранее опубликованные данные [3, 49, 50].

В северной части профиля прус в действительности распространен шире, чем это указывалось И. В. Стебаевым [49]. Здесь он расселен в лесостепной зоне, но обычно весьма локально — на веревыбитых равнинных пастбищах, численность его невелика (1, 32, 33). В степной зоне он встречается не только на равнинных водоразделах, но и на сухих фрагментах верхних пойм и нижних террас (3, 4, 7, 8), а также на каменистых южных склонах мелкосопочника (30). Примечательно, что в этой природной зоне выявляется своеобразный дополнительный оптимум распределения этого вида, приуроченный к сухим степям Кулунды (34, 6) [см. 3, 50]. Этот оптимум частично охватывает и район развития сухих сосновых боров Прииртышья, и именно с ним, судя по всему, часто связано начало всплеска массового размножения пруса на северо-востоке и востоке Казахстана [2, 40]. Фактически наличие у восточной границы ареала пруса двух оптимумов — основного и дополнительного соответствует той картине, которую для Западного Казахстана описал М. В. Столяров [35], выделявший здесь два очага массового размножения вида: степной и южно-уральский. Можно предполагать, что оба оптимума протягиваются в виде легкой западно-восточного простирания, но крайней мере через всю восточную часть ареала пруса.

В южной части профиля популяционные группировки итальянского пруса снова становятся более локальными. В северных пустынях они сохраняются на равнинных водоразделах (11,

15–19, 40). На самом севере пустынной зоны (11, 15) — обилие пруса может быть довольно большим, южнее же численность его популяций сокращается, а в более жарких южных пустынях прус на равнинах, в том числе подгорных, уже почти не встречается (23–26). Здесь его основные поселения приурочены к речным долинам и озерным котловинам (20–22), где прус часто встречается не только на полынных и в остепненных местообитаниях, но и на луговых участках. Для этой части его ареала характерно широкое расселение по орошаемым агроландшафтам, в том числе полям многолетних культур (люцерны), межам, обочинам каналов (20–22, 24). В ряде случаев это создает благоприятные возможности для установления новых связей между популяционными группировками, ранее изолированными в пространстве (21).

Своеобразие размещение итальянского пруса в горах Казахстана и Средней Азии. Если в горах Восточного и Юго-Восточного Казахстана можно проследить четкую пространственную связь между горными, предгорными и равнинными поселениями *C. italicus* [49], то в Западном Тянь-Шане, Памиро-Алае и Копетдаге обычно наблюдается ситуация, когда на сопредельных равнинах популяционные группировки пруса встречаются только в речных долинах, озерных котловинах и оазисах, а в горах отсутствуют; в самом нижнем поясе гор, выше они появляются в основном на сухих южных склонах, а в среднегорьях распределены с наиболее широкой (почти оптимальной) амплитудой (см. рисунок, 41–43). Интересно, что именно этой ситуации соответствует распространение в Памиро-Алае своеобразного горного короткокрылого подвида итальянского пруса — *Calliptamus italicus reductus*. Фактически подобный характер распределения еще раз подтверждает самостоятельность этого таксона. Более того, его изолированность и определенные морфологические особенности [11, 43] свидетельствуют о его значительном своеобразии и заставляют задуматься о повышении таксономического статуса.

Зонально-ландшафтное распределение популяционных группировок итальянского пруса в периоды между вспышками массового размножения как в пределах всего ареала, так и на лучше обследованных модельных профилях соответствует в целом известному правилу смены местобитаний: в северной части вид расселен по очень сухим степям, в центральной – тяготеет к относительно мезотермным и разнообразным местообитаниям степной и полупустынной зон, а на юге его поселения обычно локализованы либо в мезофитных степях речных долин, либо в горах.

Вместе с тем если сравнить распределение пруса на трансзональном профиле, пересекающем юг Западной Сибири, Казахстан и Среднюю Азию, с таковым для сравнительно хорошо изученных стадных видов – белопопозой кобылки [51] и короткокрылого конька [6], то совершенно очевидно, что картина этого распределения значительно отличается от стандартной [3]. В первую очередь это выражено в наличии дополнительного, степного, оптимума в распределении популяционных группировок итальянского пруса. Более того, можно предполагать, что область этого оптимума, как и в случае с основным оптимумом, вытянута по всему югу степной зоны – от Кудуды до Предкавказья [ср. 35]. Кроме того, ареал пруса включает и относительно небольшие горные участки, в пределах которых условия почти оптимальны для его существования. В ряде случаев у этого вида

прослеживаются и краевые очаги экстремально высокой численности. Но пока можно предполагать, что для пруса это скорее исключение, чем правило (особенно если сравнивать его с массовыми стадными видами [51 и др.]).

Важно то, что динамика популяций в пределах основного и дополнительного оптимумов должна значительно различаться. Подтверждением тому являются данные М. В. Стоярова [35]. В еще большей степени это относится к краевым очагам высокой численности и, по-видимому, даже к поселениям, занимающим разные ландшафтные выделы в пределах одного небольшого района (поймы и водораздельные равнины) [3]. Это означает то, что не только местные способы антропогенного использования ландшафта [1, 45], но и природные закономерности распределения пруса во многом определяют картину его пространственно-временного размещения. Фактически для обоснования прогноза биогеоэкологической деятельности итальянского пруса (то же, судя по всему, относится и к другим стадным саранчовым) необходима организация долгосрочных исследований в разных точках ареала с учетом разнообразия как естественных, так и антропогенных ландшафтов.

Проведенные исследования частично финансировались по грантам Государственного комитета по высшему образованию (Б-42-4) и Государственной научно-технической программы "Биологическое разнообразие" (1.19).

ЛИТЕРАТУРА

1. В. Р. Uvarov, Grasshoppers and Locusts, London, 1977, Vol. 2.
2. Л. Д. Бушин, Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Л., 1979, 1–24.
3. М. Г. Sergeev, New Strategies in Locust Control, Basel et al.: Birkhauser Publ., 1996 (in press).
4. М. Г. Сергеев, Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1986.
5. М. Г. Сергеев, *J. Ort. Res.*, 1992, 1, 14–24.
6. И. Г. Казакова, М. Г. Сергеев, *Журн. общ. биол.*, 1992, 53, 373–383.
7. G. F. Cause, *Ecology*, 1930, 11: 2, 307–325.
8. L. Herrera, R. Jordana, *Bol. Asoc. Esp. Entomol.*, 1977, 1, 17–21.
9. N. D. Jago, *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Entomol.*, 1963, 13: 9, 287–350.
10. Ф. Н. Правдин, Л. Л. Мищенко, *Формирование и эволюция экологических фаун насекомых в Средней Азии*, М., Наука, 1980.
11. Л. Л. Мищенко, Саранчовые (Catantopinae), М.-Л., Изд-во АН СССР, 1952.
12. Л. Б. Пшеницына, Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Новосибирск, 1987.
13. M. Wallaschek, *Articulata*, 1992, 7, 5–18.
14. K. Jurgens, G. Rehding, *Ibid.*, 1992, 7, 19–38.
15. J.-F. Voisin, *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, 1986, 15, 229–254.
16. A. Monard, *Phytoma*, 1989, 410, 5–9.
17. A. Louveaux, J.-Y. Peyrelongue, Y. Gillon, *C. R. Acad. Agr. Fr.*, 1988, 74: 8, 91–102.
18. G. De Giovanni, A. Pollini, V. Testi, B. Chiusa, R. Martinbianco, *Inf. Fitopatol.*, 1986, 36: 6, 17–24.
19. Ф. Н. Правдин, *Энтомологическое обозрение*, 1964, 43: 2, 258–267.
20. Г. П. Пешев, М. Джингова, *Изв. Зоол. ин-т с Музея*, 1974, 40, 17–46.
21. Г. П. Пешев, Е. Т. Андреева, Фауна на Югозападна България, 1988, 2, 99–114.
22. A. Liana, *Badania Fiziogr. Pol. Zuch.*, 1977, C30, 85–98.
23. I. Rasz, The Fauna of the Kiskunsag National Park, 1986, 1, 93–101.
24. B. Nagy, The Batorliget Nature Reserve – After Forty Years, 1990, 295–318.
25. B. Nagy, Proc. 4th European Congress of Entomology, 1992, 1, 351–363.
26. М. М. Алсыйикова, *Изв. Каз. фил. АН СССР, сер. биол. и с.-х. наук*, 1950, 2, 209–258.

27. В. С. Гусева, И. Г. Крицкая, *Учен. зап. МГУ*, 1970, 394, 64-73.
28. Н. Ф. Литвинова, В. С. Гусева, Л. И. Воронцова, *Зоол. журн.*, 1994, 73: 10, 16-25.
29. М. Е. Черняховский, Там же, 1994, 73: 2, 53-60.
30. М. Е. Черняховский, Н. Ф. Литвинова, В. С. Гусева, Л. И. Воронцова, Там же, 1994, 73: 2, 61-67.
31. А. Р. Акinci, *Turk. Bit. Kor. Derg.*, 1981, 5: 4, 231-234.
32. О. Ф. Федосимов, П. Г. Телепа, Защита зерновых культур от вредителей, болезней и сорняков в Северном Казахстане, *Алма-Ата*, 1982, 80-90.
33. И. А. Четыркина, *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 1952, 11, 133-141.
34. И. А. Четыркина, *Тр. Всесоюз. энтомол. об-ва*, 1958, 46, 5-67.
35. М. В. Столяров, Там же, 1974, 57, 98-111.
36. К. А. Васильев, Там же, 1965, 50, 129-145.
37. Н. П. Соболев, М. Г. Сергеев, Антропогенные воздействия на сообщества насекомых, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1985, 96-104.
38. С. Р. Насырова, *Тр. Ин-та зоологии АН КазССР*, 1990, 45, 93-103.
39. С. Р. Насырова, Борьба с насекомыми - вредителями кормовых культур и пастбищных растений, *Алма-Ата*, 1987, 72-86.
40. Г. С. Бугаев, *Вестн. с.-х. науки Казахстана*, 1977, 6, 37-40.
41. П. А. Лер, *Тр. КазИЗР*, 1962, 7, 3-56.
42. С. П. Лепешкин, Саранчовые Средней Азии, Москва-Ташкент, 1934, 9-81.
43. Е. Л. Федотова-Середина, Морфолого-экологические адаптации насекомых в наземных сообществах, М., Наука, 1982, 99-109.
44. О. П. Наумович, А. А. Павлюченко, Саранчовые экология и меры борьбы, Л., 1987, 38-51.
45. Л. М. Копанева, Г. И. Дорохова. Там же, 51-57.
46. М. Е. Черняховский, Растительность и животный мир Западного Конкетдага, Ашхабад, 1985, 262-271.
47. М. Е. Черняховский, Фауна и экология беспозвоночных животных, М., 1983, 150-171.
48. М. В. Столяров, *Биол. науки*, 1971, 6, 16-22.
49. И. В. Стебаев, Е. Б. Козловская, *Вопросы экологии*, 1980, 6, 31-51.
50. M. G. Sergeev, I. A. Vanjkova, Proc. VI Meeting on the Project "Species and its Productivity in the distribution area", St. Petersburg, 1993, 270-271.
51. И. В. Стебаев, М. Г. Сергеев, *Журн. общ. биологии*, 1982, 43: 3, 399-410.