

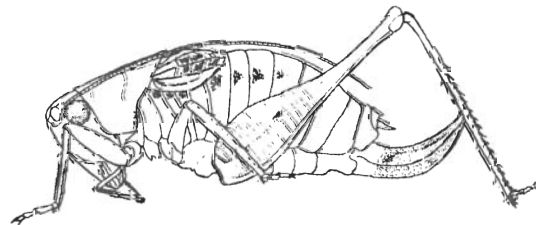
*Alley*

Евразийский  
Энтомологический  
Журнал

*Euroasian Entomological Journal*

Том 2. Вып. 3  
Vol. 2. No. 3

Сентябрь 2003  
September 2003



Новосибирск–Москва  
2003

## Зонально-ландшафтное распределение бескрылой кобылки — *Podisma pedestris* L. (Orthoptera, Acrididae)

### Zonal-landscape distribution of *Podisma pedestris* L. (Orthoptera, Acrididae)

М.Г.Сергеев, И.А.Ванькова  
M.G. Sergeev, I.A. Vanjkova

Кафедра общей биологии и экологии, Новосибирский государственный университет, ул. Пирогова 2, Новосибирск 630090 Россия. E-mail: mgs@fen.nsu.ru.

Лаборатория экологии насекомых, Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. Department of General Biology and Ecology, Novosibirsk State University, Pirogova str. 2, Novosibirsk 630090 Russia.

Laboratory of Insect Ecology, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Frunze str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

**Ключевые слова:** саранчовое, бескрылая кобылка, популяция, ареал, природная зона, ландшафт.

**Key words:** grasshopper, *Podisma pedestris*, population, range, life zone, landscape.

**Резюме.** Впервые описаны общие закономерности зонально-ландшафтного распределения и характеризуется ареал саранчового *Podisma pedestris* L. — единственного широко распространённого представителя рода. Показано тяготение вида к южной части лесной зоны и установлена спорадичность локальных популяций на всём протяжении ареала. Обсуждается возможная эволюционная история бескрылой кобылки.

**Abstract.** *Podisma pedestris* L. is the only widely distributed species of this Palaearctic genus (Fig. 1). General patterns of its zonal-landscape distribution are analyzed for its range and for two model of transects (Fig. 2). *P. pedestris* prefers southern parts of the temperate forest zone and the forest-steppes. However, its colonies are highly localized over its range, and thus does not resemble, either ecologically or geographically, other widely distributed acridid species. The possible history of this species is discussed in this respect.

Установление закономерностей пространственно-временной организации популяционных систем — одна из фундаментальных проблем биологии. Принципиально важно выявление характера связей, сходства и различий разноранговых поселений одного вида, а также выяснение характера взаимоотношения популяций близких таксонов, населяющих один и тот же регион либо ландшафт. Исследования в этом направлении имеют, по крайней мере, два теоретических выхода: во-первых, это должно позволить подойти к установлению основных закономерностей пространственной орга-

низации эволюционного процесса, а во-вторых, даст возможность понять как в конкретных условиях (регионы разного ранга, ландшафты и их выделы) формируются и существуют сообщества близкородственных видов, часто сходных по экологическим особенностям. Выявление закономерностей пространственно-временной организации популяционной системы того или иного вида необходимо как для понимания его роли в экосистемах разного ранга, так и для оценки его эволюционной судьбы, а значит, и для установления механизмов поддержания уровня биоразнообразия в целом и для разработки подходов к управлению популяциями массовых и редких видов.

Бескрылая кобылка (*Podisma pedestris* L.) — единственный широко распространённый в Палеарктике представитель рода, основное видовое разнообразие которого приурочено к горам юга Европы, Кавказа и Восточной Азии. Численность этого вида может быть очень высокой, а в ряде случаев он даже упоминается как вредитель полей и пастбищ [Мищенко, 1972; Лачининский и др., 2002], хотя, как правило, предпочитает питаться листьями кустарников и разнотравья [Пшеницына, 1997]. Вместе с тем, изученность бескрылой кобылки недостаточна, особенно в сравнении с другими массовыми саранчовыми.

Бескрылая кобылка является очень удобной моделью для эколого-географических и эволюционных исследований. Крылья у подавляющего большинства особей *P. pedestris* редуцированы до боковых, поэтому, естественно, способности к дальним миграциям у этого вида крайне ограничены.

Длиннокрылая форма встречается редко, особенно в европейских популяциях [Nadig, 1984]. В результате, несмотря на широкое распространение в Палеарктике, отдельные поселения бескрылой кобылки обычно локализованы и, вероятно, изолированы [Sergeev et al., 2000]. Так, по нашим наблюдениям на юге Западной и Средней Сибири, бескрылая кобылка часто отсутствует в явно благоприятных для неё местообитаниях. В то же время рядом, на расстоянии нескольких сотен метров или нескольких километров, могут быть найдены её плотные поселения. Интересно также, что на отдельных участках особи бескрылой кобылки попадаются не каждый год. Сходная ситуация описана и для Приморских Альп [Nichols, Hewitt, 1986]. В некоторых случаях отсутствие данных по *P. pedestris*, очевидно, связано со сложностью обнаружения данного вида. Например, в центральной части Хакасии в 1995 г. бескрылая кобылка была найдена нами только в крупных и густых куртинах крапивы коноплевидной.

Всё сказанное определяет основную задачу данной работы — охарактеризовать зонально-ландшафтное распределение популяционных группировок бескрылой кобылки в пределах ареала и провести сопоставление характера распределения с ранее исследованными видами других родов саранчовых.

## Материал и методы

Общая характеристика материалов и методов дана в предыдущих публикациях [Сергеев, 1986; Sergeev, 1992; Sergeev et al., 2000]. Настоящее исследование основано на анализе ранее опубликованных работ и специально составленных карт ареалов, а также на количественных и качественных данных по распределению вида, собранных на закономерно расположенных учётных участках. Соблюдение этих требований позволяет получить результаты, пригодные для экстра- и интерполяций на разных уровнях обобщения.

Для анализа распределения бескрылой кобылки использованы два основных трансзональных профиля. Первый пересекает юг Западно-Сибирской равнины вдоль р. Иртыш и уходит в Юго-Восточный Казахстан. Этот же профиль использовался нами как основной для характеристики распределения популяций *Chorthippus albomarginatus* (Deg.) [Стебаев, Сергеев, 1982], *Ch. parallelus* (Zett.) [Казакова, Сергеев, 1992; Sergeev, 1997b] и *Calliptamus italicus* (L.) [Сергеев, Ванькова, 1996; Sergeev, 1997a; Sergeev et al., 2000]. Второй пересекает внутреннюю часть Евразии (преимущественно вдоль р. Енисей) от среднесибирских лесостепей до пустынь монгольского типа. Данный профиль соответствует использованному при выявлении закономерностей распределения *Calliptamus abbreviatus* Иконн. [Сергеев, Ванькова, 1999]. Фактически каждый профиль состоит из локальных профилей протяжённостью до нескольких десятков километров, которые,

в свою очередь, складываются из локальных трансект, пересекающих долины рек и озерные котловины от пойм до равнин или горных склонов.

Как правило, на каждом участке профиля проводили количественные учёты. Обычно использовали метод учёта на время [Gause, 1930; Сергеев, 1986 и др.]; прямокрылых отлавливали стандартным сачком (в нашем случае — диаметром 40 см) в течение определённого промежутка времени с последующим пересчётом на 1 ч. В работе использованы материалы, собранные в 1974–2003 гг. на Русской равнине, в Сибири и Казахстане.

## Распространение

Бескрылая кобылка расселена от Атлантического побережья Европы на западе до Центральной Якутии на востоке (рис. 1). На севере её ареал заходит за Северный полярный круг, а на юге она по горам достигает субтропического пояса. Судя по коллекционным материалам и опубликованным работам [Мищенко, 1952; Березжков, 1956; Сергеев, 1986; Ingrisch, Köhler, 1998; Лачининский и др., 2002 и др.], на этом обширном пространстве *P. pedestris* встречается спорадично, поэтому области закономерности её расселения могут быть выявлены только на основе анализа представительных материалов из разных частей ареала. При недостаточности таковых представления о распространении бескрылой кобылки (например, карта в статье М. Ла Греча и А. Мессины [La Greca, Messina, 1982]) могут быть крайне схематичными.

На севере Европы бескрылая кобылка достаточно обычна в южной тайге, однако отдельные её популяции обнаружены за Полярным кругом и даже в тундрах Кольского полуострова [Albrecht, 1979]. На Британских островах она отсутствует [Browl, 1983].

Популяции бескрылой кобылки в средней части Европы приурочены, главным образом, к горным массивам, в том числе низким [Harz, 1960; Ingrisch, Köhler, 1998]. Такие поселения часто насчитывают небольшое число особей [см. Ingrisch, Köhler, 1998] и, в результате, подвержены элиминации. Так, в границах бывшей ГДР кобылка не отмечалась с середины XX в., хотя до этого приводилась для Саксонии и Гарца [Köhler, 1988].

Моделный вид весьма обычен в горах юга Европы — от гор Пиренейского полуострова до Карлят и Стара-Планины [Harz, 1975; Herrera, 1982]. Как правило, здесь он заселяет средне- и высокогорья.

Популяции этого вида в Альпах сравнительно хорошо изучены. Здесь выполнена классическая серия исследований [Hewitt, 1975, 1990a, b и др.], в ходе которых, в частности, удалось закартировать распределение ряда полуизолированных альпийских популяций [Nichols et al., 1990]. Цитогенетические исследования показали тесное родство пиренейских популяций *P. pedestris* и местного эндемика из того же рода — *Podisma ignatii* Morales

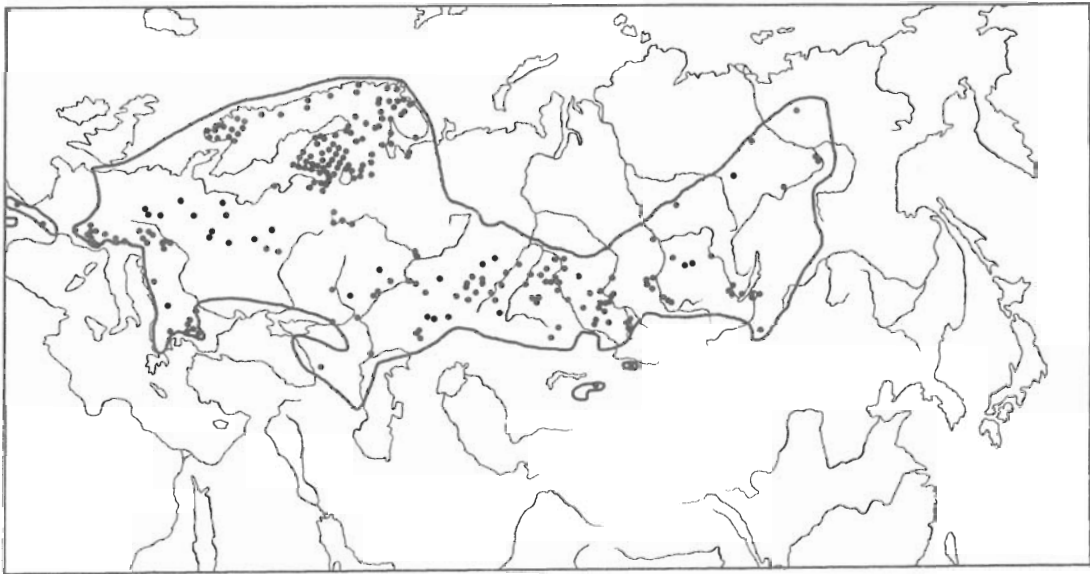


Рис. 1. Распространение *Podisma pedestris* в Палеарктике.  
Fig. 1. Distribution of *Podisma pedestris* in the Palearctic Region.

Agacino [Bella et al., 1990], что позволило высказать предположение о роли последних оледенений в процессе обособления этих таксонов.

На юге лесной зоны и в лесостепях Восточно-Европейской равнины кобылка распространена очень локально. Так, этот вид отсутствует в сборах М.Е. Черняховского [1990] 1978–1988 гг., но отмечен И.Г. Крицкой [1976] для севера Московской области. Он не найден в Центрально-Чернозёмном заповеднике [Бей-Биенко, 1970; Гусева и др., 1979]. В лесостепном Поволжье бескрылая кобылка местами может быть достаточно обычной [Алейникова, 1950], но, например, в Чувашии она редка [Олигер, 1965].

Южнее бескрылая кобылка расселена также локально. Б.П. Уваров [1925] отмечает находки этого вида в районе Астрахани и в Крыму. Д.П. Довнар-Запольский [1927] приводит её только для степных районов на правом берегу Дона (номинативный подвид), а также для гор Западного Кавказа (*P. pedestris sviridenkoi* Dov.-Zap.).

В лесостепной и степной зонах юга Западной Сибири и севера Казахстана бескрылая кобылка распространена широко, но локально [Бей-Биенко, 1927; Бережков, 1956; наши данные]. В Наурзумском заповеднике она не найдена [Гусева и др., 1979].

Несмотря на широкое распространение *P. pedestris* на юго-востоке Западно-Сибирской равнины, в том числе по ленточным борам, на Горном Алтае первые известные находки бескрылой кобылки были сделаны лишь в 20-е годы XX века. Этот вид был пойман в нижней части Онгудайской котловины и в районе Катанды [Бей-Биенко, 1926; Бережков, 1956]. Позже в этих местах бескрылую кобылку не находили. Лишь в конце 1980-х гг. комплексной экспедицией НГУ и ИСиЭЖ СО РАН

были обнаружены поселения этого вида в долине р. Эдиган в Центральном Алтае [Сергеев и др., 1999].

На востоке ареала бескрылая кобылка расселена также спорадично. Судя по коллекционным данным, на юге Красноярского края, в Хакасии и Прибайкалье этот вид местами довольно обычен. Кроме того, надо отметить, что в Якутии *P. pedestris* проникает достаточно далеко на север, достигая Верхоянска (см. рис. 1). Здесь этот вид также встречается на Лено-Амгинском междуречье, в долинах Средней Лены и Вилюя [Сергеев и др., 1995]. Вместе с тем, указания на находку *P. pedestris* на юге Хабаровского края [Мищенко, 1952] нуждаются в подтверждении.

Интересны также изолированные фрагменты ареала бескрылой кобылки в Джунгарском Алатау и на Сауре, вероятно, свидетельствующие о былом распространении вида.

### Особенности зонально-ландшафтного распределения

С эколого-географической точки зрения область расселения *P. pedestris* может быть разделена на четыре основные части: 1) западноевропейскую, 2) восточноевропейскую, 3) западносибирско-казахстанскую и 4) восточносибирскую, различающиеся по характеру зонально-ландшафтного распределения модельного вида.

В западноевропейской части ареала хорошо изучены лишь горные, южные, популяции данного вида.

На юго-западе Альп бескрылая кобылка встречается выше 810 м над уровнем моря, причём большинство особей этого вида отловлено по окраинам сосняков и на дугах с можжевельником — вдоль

верхней границы леса [Claridge, Singhrao, 1978]. Восточнее, в Приморских Альпах, этот вид встречается главным образом на высотах от 1500 до 2500 м и наиболее обилен на открытых участках с преобладанием низких форм рода *Vaccinium* и кустарниковых рододендронов [Nichols, Hewitt, 1988]. В некоторых горных долинах он очень част [Lemonnier, 1999].

В Приморских Альпах выявлена узкая (до 100–800 м) зона гибридизации двух его хромосомных рас [Nichols, Hewitt, 1986; Hewitt, 1990a]. Появление этой зоны связывают с установлением контактов между двумя ранее изолированными во время наступления ледников группами поселений *P. pedestris* [Nichols, Hewitt, 1986; Nichols et al., 1990]. Средняя плотность бескрылой кобылки часто велика и может достигать 2,25 экз./м<sup>2</sup> (имаго) [Nichols, Hewitt, 1988]. Экспериментально показана крайне малая скорость естественного расселения особей этого вида [Barton, Hewitt, 1982]. По последним оценкам, самки на протяжении одного поколения могут в среднем перемещаться на 30,97 м, а самцы — на 47,39 м [Mason, 1990]. Вместе с тем, для местных популяций продемонстрирована возможность расселения отдельных особей кобылки на овцах. Так, при обследовании одного из стад в шерсти обнаружено в среднем 2 живые особи на 100 овец [Nichols, Hewitt, 1986].

Несколько севернее (Савойские Альпы) бескрылая кобылка встречается на высотах от 1500 до 2500 м, предпочитая здесь различные варианты лугов (в том числе альпийских) с растительным покровом, измененным из-за покосов и выпаса [Voisin, 1986].

В горах Балканского полуострова кобылка весьма обычна в среднегорьях, но заходит до 2600 м над уровнем моря, а в низкогорья может проникать по сырým лугам [Пешев, 1974; Пешев, Андреева, 1986]. Этот вид заселяет разнообразные луговые пастбищные участки, среди которых предпочитает хорошо прогреваемые местообитания с невысоким травостоем.

В восточноевропейской части ареала в подзоне южной тайги кобылка отмечена на открытых участках (опушках, полянах, вырубках и т. п.) [Альбрехт, 1955; Копысов, 1997]. В подтайге бескрылая кобылка типична для сухих сосновых лесов [Smirnova, 1995], а также более или менее открытых местообитаний хвойно-широколиственных лесов и берёзово-осиновых лесов [Копысов, 1997]. В лесостепях Поволжья разреженные популяции бескрылой кобылки обнаружены на залежах разного возраста, а также на выгонах и в ложбинах среди полей [Алейникова, 1950]. В то же время в лесостепном Предуралье *P. pedestris* многочислен в естественных местообитаниях и довольно редок на залежах [Копанева, 1987].

В сухих степях бассейна р. Урал бескрылая кобылка на среднем уровне численности встречается по опушкам пойменных лесов, предпочитая участ-

ки с господством широколиственных пород [Четыркина, 1952]. По данным И.А. Четыркиной [1952], она по зарослям ежевики, вейника и двуклосточника интенсивно заселяет лесные массивы. В лесополосах бассейна Урала этот вид в 1940-е годы не был найден. Однако в те же годы бескрылая кобылка была весьма обычной на полянах, опушках и суходольных лугах Саратовской области [Левкович, 1950] и встречалась в молодых посадках дуба, ясени и вяза [Захаров, Левкович, 1951], а позже её высокие численности отмечались в придорожных лесопосадках Северного Прикаспия [Завадская, Сторожева, 1979].

В горах Большого Кавказа популяция бескрылой кобылки, принадлежащие к эндемичному подвиду *P. pedestris sibiridenkoi*, судя по всему, изолированы от равнинных. Они приурочены преимущественно к субальпийскому криволесью на высотах от 2450 до 2900 м, хотя представлены также в верхней части лесного пояса и в поясе альпийских лугов [Копанева, 1962]. По мнению Л.М. Копаневой [1989], интенсификация деятельности человека (выпас, горный туризм) может привести к увеличению численности этого подвида на разрушенных субальпийских лугах.

В западносибирско-казахстанской части ареала бескрылая кобылка сравнительно обычна в подтайге, лесостепной и степной зонах [Бережков, 1956; Сергеев, Сергеева, 1985]. Отмечается её тяготение к разнотравным лугам, опушкам, полянам, особенно в борах. Важно также, что на юге Западно-Сибирской равнины в отдельные годы может преобладать её длиннокрылая форма [Бережков, 1956].

На юго-востоке Западно-Сибирской равнины распределение локальных популяций этого вида носит явно островной характер. Многие из них приурочены к более или менее открытым участкам ленточных боров, на которых обилие кобылки может превышать 50 экз./ч, хотя год от года оно может значительно колебаться. Так, на одном и том же участке на окраине бора южнее с. Северка в Кулундинской степи (Алтайский край) кобылка не была найдена нами в 1999 г., а в 2000–2002 гг. её численность была довольно большой и местами превышала 1–2 экз./м<sup>2</sup>, а в 2003 г. снова стала низкой (обилие составляло 3 экз./ч).

Поселения *P. pedestris* также встречаются и на опушках колков и на луговых полянах приречных лесов, обилие вида в таких условиях обычно меньше — от 3 до 24 экз./ч. Наши неопубликованные данные позволяют предполагать наличие в этом регионе нескольких исторически изолированных групп локальных популяций бескрылой кобылки. Кроме того, предполагалось, что по крайней мере одна из местных популяций вымерла в конце 1980-х гг. [Сергеев, 1998].

В Центральном Алтае исследованные нами популяции тяготеют к луговым и лугово-степным местообитаниям с большим количеством широколистного разнотравья [Сергеев и др., 1999]. Из них



кобылка заходит в нарушенные станции, например, занятые рудеральной растительностью (с преобладанием крапивы коноплевидной и крупных полыней). Численность этого вида в бассейне р. Эдиган и на примыкающем участке долины Катунь велика и в некоторых местообитаниях превышает несколько экземпляров на квадратный метр. Данная группа популяций, несомненно, является процветающей. Она также может быть охарактеризована как уникальная [Сергеев и др., 1999]. В частности, в ней выявлены специфические варианты рисуночно-окрасочных признаков. Несомненна её сложная структурированность в пространстве [Сергеев и др., 1999]. Кроме того, данные 1988–1998 гг. позволяют предполагать постепенное увеличение области расселения бескрылой кобылки в этом районе, вероятно, за счёт активного использования нарушенных местообитаний, в частности, придорожных полос. Косвенным показателем процесса расселения, возможно, является присутствие в большинстве выборок длиннокрылых особей данного вида [Сергеев и др., 1999].

В восточносибирской части ареала популяции бескрылой кобылки распределены сходным образом. В Хакасии локальная популяция этого вида выявлена нами в окрестностях с. Боград. Но если в 1995 г. её состояние было плачевным из-за сильного перевыпаса и особи вида встречались почти исключительно в куртинах крапивы коноплевидной (обилие — 12 экз./ч), то в 2003 г. снижение интенсивности выпаса привело к частичному восстановлению лугового и степного травостоя и бескрылая кобылка стала нередкой и здесь.

Для Приангарья Л.М. Копанева [Рубцов, Копанева, 1974] отмечает приуроченность поселений данного вида к разнотравно-злаковому лугам. Однако в 1928–1930 гг. *P. pedestris* здесь встречалась только в формации житняка требенчатого, т. е. в явно ксеротермных условиях с господством злаков и невысокого разнотравья, в том числе полыни холмной [Рубцов, 1932].

На Среднесибирском плоскогорье в средней тайге бескрылая кобылка встречена на галечниковых отмелях и сухих разнотравных лугах [Черняховский, 1972].

На западе Якутии, в долине Вилюя, бескрылая кобылка немногочисленна, но встречается в разнообразных местообитаниях — в редкостойных лесах, на различных лугах, опушках, а также в нарушенных станциях [Сергеев и др., 1995]. Это позволяет рассматривать данный район, как оптимальный для данного вида. В Центральной Якутии популяции *P. pedestris* распределены более локально и приурочены исключительно к опушкам берёзовых лесов, но обилие этого вида может быть большим — до 140 экз./ч [Сергеев и др., 1995; неопубликованные данные]. На юго-западе Якутии (в долине Лены) кобылка обнаружена только на аласных лугах, в том числе используемых для выпаса, численность её мала [Сергеев и др., 1995].

## Зонально-ландшафтное распределение бескрылой кобылки на модельных профилях

На транзональном профиле, пересекающем юг Западно-Сибирской равнины и восток Казахстана, бескрылая кобылка выявлена в подтайге, лесостепи и степи (рис. 2А). Общий характер распределения подтверждает значительную инсультризованность локальных популяций, которые обычно приурочены к лесным опушкам и полянам. Соответственно в северной части профиля (подтайге и лесостепи) кобылка встречается на верхних поймах, террасах и равнинах, тогда как в степной зоне (в пределах профиля) она расселена только по залесённым участкам верхних пойм и нижних террас.

В подтайге на равнине её разреженные поселения приурочены к опушкам соснового леса, а в речной долине — к разнотравным лугам. В лесостепной части профиля такие же разреженные поселения выявлены в разреженных берёзовых колках, на их опушках, в луговых западинах и даже в ковыльно-разнотравной степи, т. е. разнообразие заселяемых кобылкой местообитаний (в пределах равнинного водораздела) существенно выше.

Южнее, в полупустынях и пустынях, бескрылая кобылка вообще исчезает, однако её изолированные поселения есть в горах Юго-Восточного и Восточного Казахстана — в Джунгарском Алатау (рис. 2В) и Сауре. В Джунгарском Алатау популяции кобылки приурочены к лугам и опушкам лесного пояса, за пределы которого она, судя по нашим данным, не выходит. Численность вида на луговых террасах может быть средней (более 20 экз./ч).

Если следовать обычной схеме распределения популяций широко распространённых видов саранчовых, предполагающей наличие внутри ареала зоны оптимума, в пределах которой вид заселяется максимально возможный набор местообитаний на среднем и высоком уровне численности [Стебаев, Сергеев, 1982; Казакова, Сергеев, 1992; Sergeev, 1997b], то можно предполагать, что наиболее благоприятные районы существования бескрылой кобылки на юге Западной Сибири должны приходиться на самый юг подтайги и переходную полосу от подтайги к северной лесостепи.

Примечательно, что в общем виде характер зонально-ландшафтного распределения кобылки на юге Западно-Сибирской равнины не изменился по сравнению с 20-ми гг. XX в. [Бей-Биенко, 1930]. Наиболее широко расселён этот вид был в лесостепной зоне, где его доля в сообществе прямокрылых была мала на приколочных разнотравных полянах и составляла от 5 до 20% в плакорных равнотравных лугово-степных сообществах на межколочных участках, а также на 4–7-летних залежах. В степной же зоне Г.Я. Бей-Биенко обнаружил кобылку только в небольших понижениях в борях на песках.

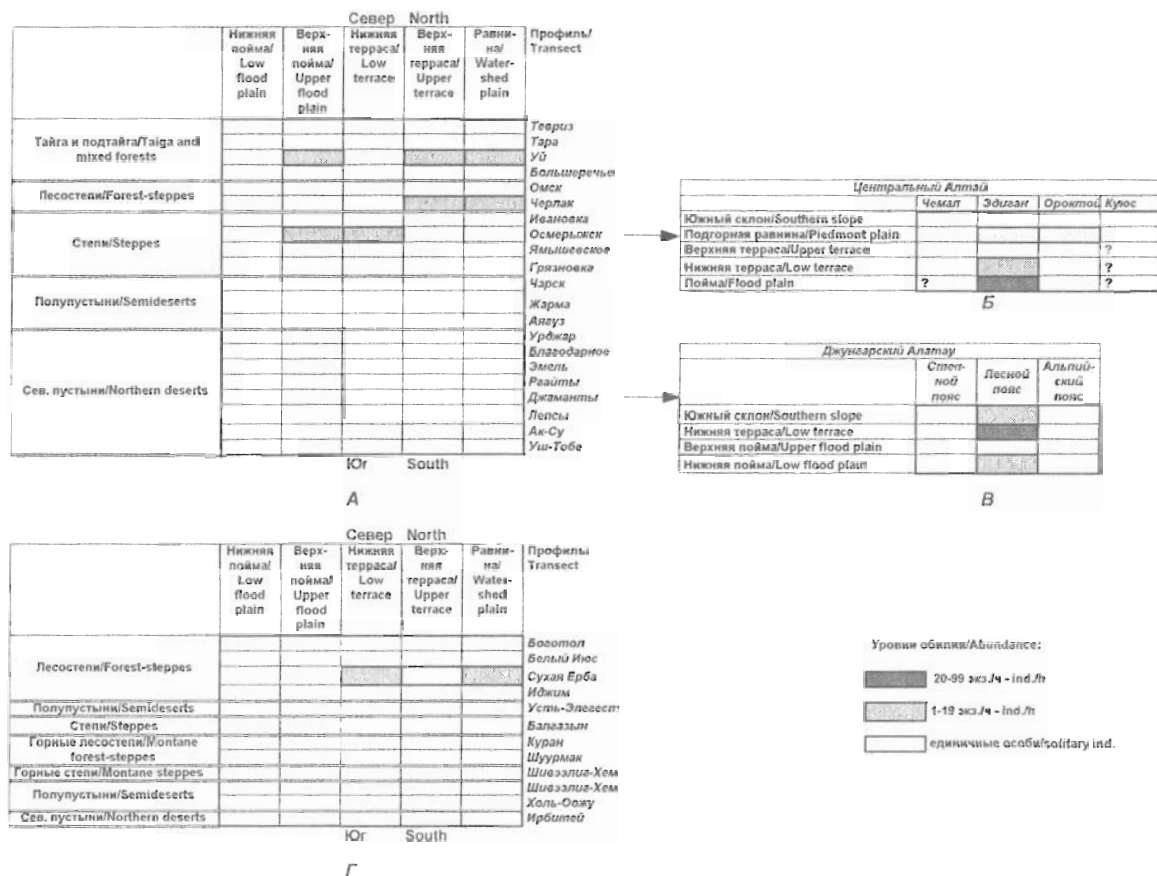


Рис. 2. Зонально-ландшафтное распределение *Podisma pedestris* на зональных профилях в западно-сибирско-казахстанской (А) и восточно-сибирской (Г) частях ареала, а также на дополнительных профилях вдоль р. Катунь (Б) и в северо-восточной части Джунгарского Алатау (В)

Fig. 2. Zonal-landscape distribution of *Podisma pedestris* along the cross-zonal transects from West Siberia to South-Eastern Kazakhstan (A) and from Central Siberia to Tuva (Г) and over the additional transects along the Katun River (B) and in the north-eastern part of Dzhungarian Alatau (B)

На идущем вдоль Катунь дополнительном профиле, зонально соответствующем степной зоне и включающем серию локальных трансект через долину правого притока Катунь — Эдигана, бескрылая кобылка обнаружена на участке долины Катунь протяженностью примерно 30 км (в 1992 г.) и до 50 км (в 1998 г.), в том числе на её левом берегу, а также в большинстве луговых и лугово-степных местообитаний нижней части бассейна Эдигана (рис. 2Б, 3).

Вдоль Катунь (рис. 2Б) кобылка полностью отсутствует в типичных степных и сухостепных станциях, в том числе в районе с. Куос. В 1979, 1988 и 1989 гг. мы не нашли *P. pedestris* во время обследования трансекты выше п. Чемал. В 1992 г. поселение данного вида было обнаружено нами на лугово-степной террасе Катунь ниже с. Еланда, тогда как в 1998 г. кобылка встречалась уже почти вплоть до Чемала. В поймах и на террасах Катунь обилие кобылки было сравнительно небольшим.

На трансектах, пересекающих долину Эдигана в 1988–1998 гг., стациональное распределение этого вида в целом не изменилось: он тяготеет и тяготеет

к луговому и лугово-степным участкам с большим количеством широколистного разнотравья на надпойменных террасах и в поймах, а также в среднем течении Эдигана — к левобережным подгорным равнинам (рис. 3). Но если в 1988–1989 гг. *P. pedestris* присутствовал фактически на одних и тех же участках трансект ландшафтных трансект, то в 1998 г. вид не был найден на наиболее хорошо прогреваемых, сухих их вариантах. Во все годы наблюдений он был обычен в сорной растительности (в том числе вдоль дорог) с крупными полянками и крапивою коноплевидной. Кроме того, *P. pedestris* довольно интенсивно заселял местные средневозрастные залежи, сформировавшиеся на месте посевов злаков 1988–1989 гг.

Результаты анализа учётов на время показывают, что общий уровень обилия бескрылой кобылки поднялся. В 1988 г. численность этого вида нигде не превышала 200 экз./ч, достигая максимума (192 экз./ч) на пойменном разнотравно-злаковом лугу. В 1989 г. в той же станции обилие составляло 360 экз./ч, а в 1998 г. — 260 экз./ч, но на злаково-разнотравном лугу нижней террасы оно превышало

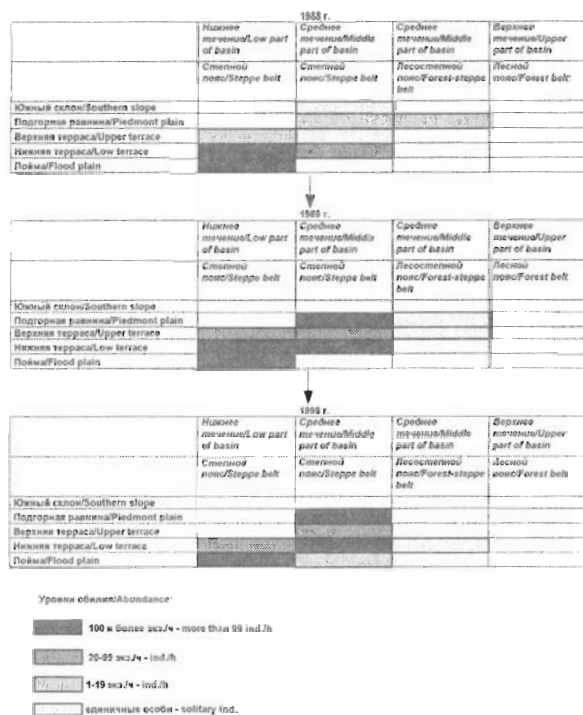


Рис. 3. Ландшафтное распределение *Podisma pedestris* на дополнительном локальном профиле вдоль р. Эдиган (Центральный Алтай) в 1988, 1989 и 1998 гг.

Fig. 3. Landscape distribution of *Podisma pedestris* over the additional local transect along the Edigan River (Central Altai Mts.) in 1988, 1989 and 1998

1000 экз./ч. Это максимальное обилие, зарегистрированное для бескрылой кобылки в Центральном Алтае. Такой показатель обилия *P. pedestris* примерно соответствует уровню плотности в 3–4 экз./м<sup>2</sup>.

Анализ распределения вида на втором основном профиле, пересекающем юг Средней Сибири, показывает неизменность характера его расселения (рис. 2Г). Бескрылая кобылка обнаружена здесь только в лесостепной зоне, в пределах которой нами выявлена единственная популяция, охватывающая нарушенные человеком ценозы подгорных равнин с зарослями крапивы коноплевидной и луговые и опушечные участки речных террас. Примечательно, что ещё на двух заложённых нами трансектах (Ермаковское в северных предгорьях Западных Саян и Иджим в Усинской котловине) этот вид не был найден, хотя из окрестностей этих пунктов он известен по коллекционным материалам.

### Заключение

Таким образом, зонально-ландшафтное распределение бескрылой кобылки крайне своеобразно и резко отличается от большинства исследованных в этом отношении широко распространённых саранчовых. Во-первых, общее расселение каждого такого вида в пределах его ареала может быть хорошо описано в соответствии с правилом зональной

смены местообитаний [Бей-Биенко, 1930]. Во-вторых, анализ зонально-ландшафтного распределения подобных видов, как правило, не позволяет чётко дифференцировать локальные популяции и их региональные совокупности и, соответственно, не даёт возможности оценить значимость межпопуляционных границ разного ранга [Казакова, Сергеев, 1992; Сергеев, Ванькова, 1996, 1999; Sergeev et al., 2000]. В-третьих, у широко распространённых видов обычно прослеживается ярко выраженный район (или районы), оптимальный для существования, в пределах которого вид заселяет максимально возможное число ландшафтных выделов, а его численность сравнительно велика (хотя может быть и далека от максимальной) [Стебаев, Сергеев, 1982; Сергеев, 1986; Казакова, Сергеев, 1992; Sergeev, 1997a, b].

В распределении популяций бескрылой кобылки зональная смена стадий прослеживается, но только в виде очень генерализованной тенденции. Популяции кобылки явно распределены спорадично и, скорее всего, потоки переноса генетической информации между ними очень ограничены, либо отсутствуют полностью. Естественно, что межпопуляционные границы разного ранга в этом случае могут быть установлены без особого труда. Напротив, выделение районов, оптимальных для *P. pedestris*, довольно проблематично. Полученные результаты позволяют лишь предположить, что оптимум вида лежит на самом юге лесной зоны [ср. Сергеев, Сергеева, 1985], хотя в Якутии, очевидно, прослеживается дополнительный субоптимум в долине Вилюя.

В целом, пространственная организация популяционной системы бескрылой кобылки в значительной степени напоминает таковую *Calliptamus abbreviatus* [Сергеев, Ванькова, 1999]. Но по сравнению с этим видом распределение поселений *P. pedestris* ещё ближе к узко эндемичным видам саранчовых с их спорадичными и обычно дезинтегрированными поселениями [Sergeev, 1997b, 1998]. Следовательно, кобылка является очень хорошей моделью для проверки подходов, развиваемых в современной природоохранной биологии.

Общая современная дезинтегрированность популяционной системы бескрылой кобылки позволяет поддержать ранее высказанную идею о том, что на эволюционную историю вида явный отпечаток наложили процессы фрагментации и пульсации его ареала [Hewitt, 1990b]. По предположению Г.М. Хьюита [Hewitt, 1990b], формирование сложной гибридной зоны между двумя хромосомными расами кобылки в Альпах было связано со вторичным расширением ранее изолированных поселений в послеледниковое время.

Судя по зонально-ландшафтному распределению *P. pedestris*, можно думать, что в истории вида было, по крайней мере, два периода расселения — в ресс-вюрмское межледниковье и в атлантическое время голоцена. Оба этих временных промежутка характеризуются более высокими (по срав-



нению с современными) температурами и достаточным количеством осадков [Зубаков, Борзенкова, 1983]. В таких более мягких условиях во внетропической Евразии были широко распространены лесные экосистемы с преобладанием или, по крайней мере, со значительной долей лиственных деревьев. Именно поляны, редины и опушки подобных лесов могли осваиваться бескрылой кобылкой. В последнее оледенение популяционная система этого вида, вероятно, распалась на отдельные фрагменты, обособление части из которых привело к появлению своеобразных хромосомных рас и даже к формированию нескольких подвидов (южная часть Альп — *dechambreii* (Leproux), *caprai* Salfi, *nadigi* Harz, западная часть Большого Кавказа — *sviridenkoi* Dov.-Zap.), некоторые из которых либо были описаны как самостоятельные виды, либо сейчас рассматриваются рядом авторов в качестве таксонов [см. La Greca, Messina, 1982]. В атлантическое время более или менее интегрированная популяционная система кобылки, возможно, восстановилась, однако изолированными остались некоторые горные популяции в южной части ареала и сформировалась альпийская гибридная зона. Можно также предполагать новое расселение кобылки как в северные, так и в южные районы, в том числе горные. В ходе последующего похолодания популяционная система кобылки вновь приобрела дезинтегрированный характер, сохраняющийся до сих пор.

## Благодарности

Мы искренне признательны А.В. Горохову за предоставленную возможность исследования коллекционных материалов Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) и всем коллегам — участникам экспедиционных исследований, принимавшим то или иное участие в сборе исходных данных. Кроме того, следует подчеркнуть, что данное исследование стало возможным благодаря финансовой поддержке Конкурентного центра Министратва образования РФ (Б-42-4), РФФИ (03-04-48633), ФЦП «Интеграция» (проекты 274, 275, Э0415/800), Программы «Биологическое разнообразие» и конкурса Интеграционных проектов СО РАН (49 и 124).

## Литература

- Алейникова М.М. 1950. Азиатская саранча в Татарской АССР // Известия Казанского филиала АН СССР. Серия биологических и сельскохозяйственных наук. №2. С.209–258.
- Альбрехт З.М. 1955. Прямокрылые Эстонской ССР и их распределение по местобитаниям в ландшафтах // Вопросы фаунистических и флористических исследований в Эстонской ССР. Тарту. С.125–138.
- Бей-Бисенко Г.Я. 1926. Материалы по фауне прямокрылых Алтая и сопредельных степей // Труды Сибирской сельскохозяйственной академии Т.5. С.37–56.
- Бей-Бисенко Г.Я. 1927. Очерк фауны прямокрылых северной Бей-Бисенко Г.Я. 1970. Ортоптероидные насекомые (Orthopteroidea) заповедных территорий под Курском как показатели местного ландшафта // Журнал общей биологии. Т.31. No.1. С.30–46.
- Березков Р.П. 1956. Саранчовые Западной Сибири. Томск: Изд-во ТГУ. 175 с.
- Гусева В.С., Литвинова Н.Ф., Крицкая И.Г. 1979. Зональные особенности численности несталых саранчовых (Orthoptera, Acrididae) // Зоологический журнал. Т.58. No.12. С.1819–1826.
- Довнар-Запольский Д.П. 1927. Обзор фауны саранчовых (Acrididae) Северо-Кавказского края // Известия Северо-Кавказской красной СТАЗР. No.3. С.172–196.
- Завадская Л.Г., Сторожова А.М. 1979. Фауна прямокрылых Северного Прикаспия // Материалы по экологии и физиологии животных / Казахский педагогический институт. Алма-Ата. С.10–18.
- Захаров Л.З., Левкович В.Г. 1951. Вредные насекомые природных лесов и лесопосадок по Государственной лесной защитной полосе Саратов – Камыши // Зоологический журнал. Т.30. No.4. С.293–308.
- Зубаков В.А., Борзенкова И.И. 1983. Палеоклиматы позднего кайнозоя. Л.: Гидрометеониздат. 216 с.
- Казакова И.Г., Сергеев М.Г. 1992. Пространственная организация популяционной системы вида у короткокрылого конька *Chorthippus parallelus* Zett. (Insecta: Orthoptera) // Журнал общей биологии. Т.53. No.3. С.373–383.
- Копанева Л.М. 1962. Прямокрылые (Orthoptera) Главного Кавказского хребта в верховьях р. Теберды и их вертикальное распределение // Зоологический журнал. Т.41. No.3. С.378–383.
- Копанева Л.М. 1987. Прямокрылые (Orthoptera) и степень антропогенного пресса в агроценозах // Саранчовые — экология и меры борьбы. Л. С.25–38.
- Копанева Л.М. 1989. Структура и динамика сообществ несталых саранчовых в основных природно-хозяйственных комплексах СССР под воздействием антропогенных факторов: Автореф. докт. дис. Киев: Институт зоологии АН Украинской ССР. 40 с.
- Косысов В.А. 1997. Особенности распределения ортоптероидных насекомых в основных ландшафтах северо-востока европейской части России // Сибирский экологический журнал. Т.4. No.3. С.283–285.
- Крицкая И.Г. 1976. Саранчовые и кузнечики Московской области // Фауна и экология беспозвоночных животных. Ч.1. М. С.158–161.
- Лачининский А.В., Сергеев М.Г., Чильдсбаев М.К., Черняховский М.Е., Локвад Дж.А., Камбулин В.Е., Гаширов Ф.А. 2002. Саранчовые Казахстана, Средней Азии и сопредельных территорий // Международная ассоциация прикладной акридологии и Университет Вайоминга. Ларамии. vi+387 с.
- Левкович В.Г. 1950. Стации одиночных саранчовых окрестностей г. Саратова // Ученые записки Саратовского государственного университета. Т.26. вып. биол. С.135–144.
- Мищенко Л.Л. 1952. Наскомые прямокрылые. Т.4. Вып.2. Саранчовые (Catantopinae). М., Л.: Изд-во АН СССР. С.1–60.
- Мищенко Л.Л. 1972. Отряд Orthoptera (Saltatoria) — Прямокрылые (Прыгающие прямокрылые) // Наскомые и клещи — вредители сельскохозяйственных культур. Т.1. Л.: Наука. С.16–115.
- Опшлер И.М. 1965. Фауна прямокрылых Чувашской АССР // Зоологический журнал. Т.44. No.1. С.46–54.
- Пешев Г.П. 1974. Правокрилатая фауна (Orthoptera) на Родопите. Экологическое распределение и группировки // Известия на Зоологический институт и Музей. Т.40. С.99–131.
- Пешев Г.П., Андреева Е.Т. 1986. Правокрилатая фауна (Orthoptera) на югозападна България. I. Фаунистична част // Фауна на югозападна България. Часть 1. София. С.82–117.

- Рубцов И.А., Копанева Л.М. 1974. Местобитания и условия массового размножения саранчовых Приангарья // Труды Всесоюзного энтомологического общества. Т.57. С.86–97.
- Сергеев М.Г. 1986. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск: Наука. 237 с.
- Сергеев М.Г., Ванькова И.А. 1996. Зонально-ландшафтное распределение популяционных группировок итальянского пруса *Calliptamus italicus* L. (Insecta, Orthoptera, Acrididae) // Сибирский экологический журнал. Т.3. No.3–4. С. 219–225.
- Сергеев М.Г., Ванькова И.А. 1999. Зонально-ландшафтное распределение светлокрылого пруса — *Calliptamus abbreviatus* (Orthoptera, Acrididae) // Зоологический журнал. Т.78. No.1. С.31–36.
- Сергеев М.Г., Казакова И.Г., Ванькова И.А., Денисова О.В., Иванченко О.В., Ли А.И., Ершова С.А., Фокина В.М. 1999. Распределение поселений бескрылой кобылки — *Podisma pedestris* L. (Orthoptera: Acrididae) в Центральном Алтае // Животный мир Алтае-Саянской горной страны. Горно-Алтайск: РИО «Универ-Принт». С.141–147.
- Сергеев М.Г., Копанева Л.М., Рубцов И.А., Антипанова Е.М., Бугров А.Г., Высоцкая Л.В., Иванова И.В., Казакова И.Г., Карелина Р.И., Пшеницына Л.Б., Соболев Н.Н., Чогсомжав Л. 1995. Сибирская кобылка (*Aeropus sibiricus* L.). Новосибирск: Наука. 176 с.
- Сергеев М.Г., Сергеева Г.И. 1985. Закономерности зонального распределения прямокрылых (Orthoptera) Сибири, Дальнего Востока и Восточного Казахстана // Членистоногие Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. С.51–67.
- Стебаев И.В., Сергеев М.Г. 1982. Внутренняя ландшафтно-популяционная структура ареала на примере саранчовых // Журнал общей биологии. Т.43. No.3. С.399–410.
- Уваров Б.П. 1925. Саранчовые европейской части СССР и Западной Сибири. М.: Новая деревня. 120 с.
- Черняховский М.Е. 1972. Саранчовые бассейна Подкаменной Тунгуски (Восточная Сибирь) и черты их экологии // Фауна и экология животных. М. С.17–25.
- Черняховский М.Е. 1990. Прямокрылые (Orthoptera) лесной зоны европейской части СССР // Экология лесной зоны. М. С.24–34.
- Чстыркая И.А. 1952. Саранчовые лесных опушек в долине р. Урала // Труды Зоологического института АН СССР. Т.11. С.133–141.
- Albrecht A. 1979. Utbredningen av rätvingar, kackerkackir och tvestjärtar i Östra Fennoskandien (Orthoptera, Blattodea, Dermaptera) // Notulae Entomologicae. Vol.59. P.53–64.
- Barton N.H., Hewitt G.M. 1982. A measurement of dispersal in the grasshopper *Podisma pedestris* (Orthoptera: Acrididae) // Heredity. Vol.48. P.237–249.
- Bella J.L., Gosalvez J., Nichols R.A., Lopez-Fernandez C., Garsia de la Vega C., Hewitt G.M. 1990. Chromosome divergence in *Podisma* Berthold through the Alps, Pyrenees and Sistema Iberico // Bol. San. Veg. Plagas (Fuera de serie). No.20. P.349–358.
- Brown V.K. 1983. Grasshoppers. Cambridge et al.: Cambridge University Press. 65 p.
- Claridge M.F., Singhraj J.S. 1978. Diversity and altitudinal distribution of grasshoppers (Acridoidea) on a Mediterranean mountain // Journal of Biogeography. Vol.5. P.239–250.
- Gause G.F. 1930. Studies on the ecology of the Orthoptera // Ecology. Vol.11. No.2. P.307–325.
- Harz K. 1960. Geradflügler oder Orthopteren (Blattodea, Mantodea, Saltatoria, Dermaptera). Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. 232 s.
- Harz K. 1975. Sic Orthopteren Europas. The Orthoptera of Europe. II. The Hague: Dr W. Junk B.V. 939 S.
- Herrera L. 1982. Catálogo de los Ortópteros de España. The Hague et al.: Dr W. Junk Publ. viii+162 p.
- Hewitt G.M. 1975. A sex-chromosome hybrid zone in the grasshopper *Podisma pedestris* (Orthoptera: Acrididae) // Heredity. Vol.35. P.375–385.
- Hewitt G.M. 1990a. Limited introgression through orthopteran hybrid zones // Bol. San. Veg. Plagas (Fuera de serie). No.20. P.329–339.
- Hewitt G.M. 1990b. Divergence and speciation as viewed from an insect hybrid zone // Canadian Journal of Zoology. Vol.68. No.8. P.1701–1715.
- Ingrisch S., Köhler G. 1998. Die Heuschrecken Mitteleuropas. Magdeburg: Westarp-Wiss. 460 S.
- Köhler G. 1988. Zur Heuschreckenfauna der DDR — Artenspektrum, Arealgrenzen, Faunenveränderung (Insecta, Orthoptera: Saltatoria) // Faunistische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde Dresden. Bd.16. No.1. S.1–22.
- La Greca M., Messina A. 1982. Ecologia e biogeografia degli ortotetteri dei pascoli altomontani dell'Appennini centrale // Struttura delle zoocenosi terrestri. 2. La montagna. II. I Pascoli altomontani. Roma. P.11–76.
- Lemonnier M. 1999. Les peuplements d'Orthoptères (Insecta: Orthoptera) du Parc National du Mercantour (Alpes-Maritimes, Alpes-de-Haute-Provence) // Bulletin de la Société entomologique de France. Vol.104. No.2. P.149–166.
- Mason P.L. 1990. Dispersal in the alpine grasshopper, *Podisma pedestris* (L.): old and new wine in old bottles // Bol. San. Veg. Plagas (Fuera de serie). No.20. P.321–326.
- Nadig A.D. 1984. Über die macroptere Form von *Podisma pedestris* (Linné, 1758) // Articulata. Bd.2. No.4. S.61–74.
- Nichols R.A., Hewitt G.M. 1986. Population structure and the shape of a chromosomal cline between two races of *Podisma pedestris* (Orthoptera: Acrididae) // Biological Journal of Linnean Society. Vol.29. P.301–316.
- Nichols R.A., Hewitt G.M. 1988. Genetical and ecological differentiation across a hybrid zone // Ecological Entomology. Vol.13. P.39–49.
- Nichols R.A., Humpage E.A., Hewitt G.M. 1990. Gene flow and the distribution of karyotypes in the alpine grasshopper *Podisma pedestris* (L.) (Orthoptera: Acrididae) // Bol. San. Veg. Plagas (Fuera de serie). No.20. P.373–379.
- Sergeev M.G. 1992. Distribution patterns of Orthoptera in North and Central Asia // Journal of Orthoptera Research. No.1. P.14–24.
- Sergeev M.G. 1997a. Metapopulations of locusts and grasshoppers: spatial structures, their dynamics and early warning systems // New strategies in locust control. Basel et al.: Birkhauser Verlag. P.75–80.
- Sergeev M.G. 1997b. Ecogeographical distribution of Orthoptera // The bionomics of grasshoppers, katydids and their kin. Oxon et al.: CAB Internat. P.129–146.
- Sergeev M.G. 1998. Conservation of orthopteran biological diversity relative to landscape change in temperate Eurasia // Journal of Insect Conservation. Vol.2. P.247–252.
- Sergeev M.G., Denisova O.V., Vanjkova I.A. 2000. How do spatial population structures affect acidid management? // Grasshoppers and grassland health. Dordrecht et al.: Kluwer Academic Publ. P.71–87.
- Smirnova T.P. 1995. Species diversity of Orthopteroidea of the Berezinsky Nature Biosphere Reserve // Fragmenta Faunistica. T.38. No.5. P.155–158.
- Voisin J.-F. 1986. Évolution des peuplements d'Orthoptères dans le canton d'Aime (Savoie) // Trav. Sci. Parc. Nation. Vanoise. T.15. P.229–254.