

## Население прямокрылых насекомых (Orthoptera) аридных гор внетропической Евразии

### Orthopteran assemblages in the arid mountains of extra-tropic Eurasia

М.Г. Сергеев  
M.G. Sergeev

Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия; Новосибирский государственный университет, ул. Пирогова 2, Новосибирск 630090 Россия. E-mail: mgs@fen.nsu.ru  
Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia; Novosibirsk State University, Pirogova Str. 2, Novosibirsk 630090 Russia.

**Ключевые слова:** прямокрылые насекомые, сообщество, население, аридные горы, Евразия, биоразнообразие, обилие.

**Key words:** Orthoptera, assemblage, arid mountains, Eurasia, biodiversity, abundance.

**Резюме.** Описаны основные типы сообществ прямокрылых насекомых аридных гор внетропической Евразии: юга Тувы, Юго-Восточного Алтая, Западного Памира и Восточного Кавказа (Дагестан). Для аридных котловин Алтае-Саянской горной области продемонстрированы резкие различия между сообществами речных долин и пустынно-степными сообществами горных склонов и подгорных равнин. В Южной Туве также хорошо обособлено население прямокрылых средней части южного склона, а в Юго-Восточном Алтае различаются группировки верхних и нижних высотных поясов. В Восточном Кавказе значительно обособлены сообщества как верхней части южного склона, так и пойм. Сходное распределение прямокрылых прослеживается и в Западном Памире, но сообщества верхней части южного склона здесь обособлены слабо. Сообщества прямокрылых насекомых аридных гор региона в целом характеризуются сравнительно низкими уровнями видового богатства и суммарной численности, а также заметным присутствием локальных эндемиков и субэндемиков.

**Abstract.** The main types of orthopteran assemblages are described for 4 areas in the arid mountains of extra-tropic Eurasia: South Tuva (Khandagaity), south-east Altay (Kosh-Agach) (both in the Altay-Sayan Mts.), the eastern part of the Great Caucasus (Daghestan, Gunib), and the west Pamirs (Badakhshan, Vanj). These territories are characterized by the low levels of precipitation, the high levels of evaporation and by the dominance of the desert and semi-desert vegetation. Two arid parts of the Altay-Sayan Mts. are the area with the hemi-boreal climate. Daghestan is situated near the boundary between the hemi-boreal and subtropic climates. The Pamirs are in the subtropic area.

29 species have been found in the vicinities of Khandagaity (S Tuva) (Table 1). This list includes *Stenobothrus newskii* Zub. associated with subalpine and alpine meadows of the western part of the Altay-Sayan Mts. Two main types of the assemblages are revealed (Fig. 1). One of them includes the assemblages of the local flood plains and low terraces. The second one unites the assemblages of the habitats of the semi-deserts, steppes and dry meadows. In this cluster, the assemblage inhabiting the middle part of the southern slope slightly

differs from other populations. Only 15 species of Orthoptera have been discovered in the northern part of the Chuya Intermountain Basin in south-east Altay (Table 2). *Eclipophleps glacialis* B.-Bien. is the only endemic of this part of the Altay-Sayan Mts. Three main clusters of the local assemblages can be discriminated: (1) associated with the upper and middle parts of the southern slopes; (2) with the semi-deserts of the lower parts of slopes, with the piedmont plains, and with the upper terraces; (3) the assemblages of the lower terraces and flood plains. 29 species have been found in the vicinities of Gunib (E Caucasus, Daghestan) (Table 3). There have been several endemics of the Caucasian Mts. (*Glyptobothrus abchasicus* (Rme), *Andrymadusa robusta* (Mir.), *Pseudococeles obscurus* (Uv.) and of their eastern part (*Montana daghestanica* (Uv.), *Eremippus sobolevi* Sergeev et Bugrov). The local assemblages compose at least three cluster (Fig. 1). One of them includes the assemblages inhabiting the upper parts of the southern slopes. The second one unites the orthopteran populations of the local flood plains. The third one includes some different assemblages associated with various desert and semi-desert habitats. 21 species have been discovered in the arid mountains near Vanj (the west Pamirs) (Table 4). This list includes several endemics of Pamiro-Allay (*Eremippus nudus* Mistsh., *E. luppovae* Mistsh., *Glyptobothrus pamiricus* (Rme), *Sphingonotus pamiricus* Rme, *S. lucidus* Mistsh.). The level of assemblages differentiation is relatively high. The assemblages associated with the local flood plains and with the lower terraces form two separate clusters. Other assemblages are more or less uniform. The only exception is the assemblage of the upper part of the southern slope where *Oedipoda fedtschenkoi* Sauss. is the most common grasshopper.

In the arid mountains of extra-tropic Eurasia, the main part of orthopteran assemblages is characterized by relatively high levels of species diversity (usually about 7–12 species) and relatively low levels of abundance (usually between 50 and 300 ind. per hour). The local assemblages often include one or several endemics of the mountains. However, sometimes grasshopper outbreaks may developed in these areas. This means there is an extremely serious conflict of interests between some aims of biodiversity conservation and plant protection in these mountains. Solutions of this

conflict may be associated with development of natural reserves with rangeland management and with decreasing levels of insecticide treatments.

## Введение

Прямокрылые насекомые — одна из характерных групп консументов в экосистемах аридных и семиаридных регионов, в том числе горных. Аридные горы часто характеризуются не только высокой численностью Orthoptera, но и значительным уровнем их эндемизма. В результате, например, в горах внутренних регионов Евразии на одной и той же территории могут встречаться как редкие, так и массовые виды, в том числе наносящие ущерб сельскому хозяйству. Это определяет актуальность именно для подобных регионов обоснования специальных мер по поддержанию разнообразия, особенно редких форм, и совершенствования подходов к управлению популяциям потенциальных вредителей [Sergeev, 1996, 1998].

Та или иная степень аридизации характерна для многих горных массивов внутренних пространств Евразии. Агаханянц [Agahaniants, 1981] предлагает считать аридными горами поднятия, превышающие 1000–2000 м н.у.м. отличающиеся контрастами относительных высот, с годовой суммой осадков меньшей, чем общая потенциальная испаряемость. Одно из самых характерных проявлений недостаточной влагообеспеченности — господство безлесных ландшафтов, в первую очередь пустынных, полупустынных, степных, а на значительных высотах — луговых, тундровых и пустошных.

Цель данной публикации — охарактеризовать общие закономерности распределения населения прямокрылых в аридных горах внутренних регионов внетропической Евразии.

## Материалы и методы

Для сопоставления выбраны четыре хорошо изученных модельных района, различающихся по удалённости от океанов, общей теплообеспеченности и абсолютным высотам: Южная Тува (окрестности п. Хандагайты), Юго-Восточный Алтай (Кош-Агач), Внутренний Дагестан (Гуниб) и Западный Памир (Ванч). Сравнимые территории близки по площади (в пределах от 10 до 50 км<sup>2</sup>).

Первые два района находятся в Алтае-Саянской горной системе и, соответственно, в суббореальном поясе, причём на юго-востоке Алтая (Чуйская котловина) выпадает всего 110 мм осадков в год, тогда как в межгорных котловинах Тувы среднегодовая сумма осадков несколько больше — около 200 мм [Volkovintser, 1978]. Самые низкие части сравнительно небольшой Хандагайтинской котловины располагаются на высоте 1100 м, а максимальные высоты достигают 2300–2474 м. Дно Чуйской котловины лежит существенно выше (в её части, примыкающей к

Кош-Агачу с севера, на высоте 1730–1750 м), а максимальные высоты Курайского хребта, ограничивающего котловину с севера, превышают 3300 м. Низкие среднегодовые температуры (для Кош-Агача — –6,7 °С) также ограничивают возможность существования многих видов живых организмов. Внутренний Дагестан расположен у южной границы суббореального пояса. Ниже абсолютные высоты (дно долины р. Каракойсу у Гуниба — 850 м, максимальные же высоты хр. Нукатль в этом районе достигают 2354 м). Поэтому здесь теплее: среднегодовая температура 7,7 °С. Годовая сумма осадков сравнительно велика (более 600 мм), но и испаряемость выше. Западный Памир находится уже в субтропическом поясе. Долина р. Ванч выше одноимённого посёлка лежит на высоте около 1800 м, а абсолютные высоты Дарвазского хребта на этом участке превышают 5000 м, т.е. это не только самый южный, но и самый высоко расположенный район из сравниваемых. Среднегодовая температур в Ванче равна 9,9 °С, а среднегодовая сумма осадков — 341 мм.

В каждом районе закладывались профили, пересекающие южные макросклоны горных хребтов (естественно, за исключением нивального и субнивального поясов), подгорные равнины (в котловинах) и надпойменные и пойменные террасы. На каждом профиле определялись участки, набор которых возможно наиболее полно характеризует местообитания, типичные для местных прямокрылых. В данной работе сравниваются материалы по основным ландшафтным выделам южных склонов, верхних и нижних надпойменных террас и пойм, ненарушенным или слабо нарушенным в результате выпаса. Полевые исследования проведены в период с 1985 по 1991 г.

Для оценки численности прямокрылых на каждом участке использовался стандартный метод — учёт на время [Gause, 1930; Sergeev, 1992 и др.]. В соответствии с его современной модификацией насекомые отлавливаются в пределах одного местообитания с помощью сачка (диаметр 40 см) в течение определённого промежутка времени (зависящего главным образом от площади участка) с последующим пересчётом на 1 ч. Кроме того, обычно проводятся дополнительные обследования для выявления видового богатства.

Виды определены в лабораторных условиях. Для оценки сходства сообществ использовано эвклидово расстояние (для долей видов в сообществе) [Pesenko, 1982]. Дендрограммы построены по методам ближнего соседа (одиночного присоединения) и Уорда (основанном на минимизации внутригрупповой дисперсии расстояний между объектами на каждом этапе объединения в группы) [Pesenko, 1982]. Для расчётов использовано лицензионное StatSoft, Inc., 2011. STATISTICA (data analysis software system), version 10] и свободно распространяемое программное обеспечение PAST, version 2.16/3.01 [Hammer et al., 2001].

## ЮЖНАЯ ТУВА

В лежащей на юге Тувы небольшой Хандагайтинской котловине на профиле, идущем от гребня хребта Западный Танну-Ола до р. Хандагайты, выявлено 29 видов прямокрылых (табл. 1), что составляет 76 % от числа известных [Kazakova, Sergeev, 1993].

Самыми богатыми по числу видов являются сообщества, выявленные в верхней и нижней части

южного склона хр. Зап. Танну-Ола. В первом случае это определяется сочетанием, во-первых, широко распространённых в Палеарктике прямокрылых, в том числе преимущественно бореальных, таких как сибирская (*Gomphocerus sibiricus*) и полярная кобылки (*Bohemanella frigida*), во-вторых, форм, характерных для семиаридных и аридных районов (*Stenobothrus eurasius*, *Bryodema gebleri*), и в-третьих, свойственного высокогорным лугам эндемика

Таблица 1. Обилие прямокрылых насекомых в Южной Тuve (Хандагайты, 1985 г.), экз./ч

Table 1. Abundance (ind. per hour) of Orthoptera in south Tuva (Khandagaity, 1985)

Вид	Южный склон			Подгорная равнина	Нижняя терраса	Пойма	
	верхняя часть	средняя часть	нижняя часть			верхняя	нижняя
<i>Zichya baranovi</i> (B.-Bien.)			8	+			
<i>Deracanthina deracanthoides</i> (B.-Bien.)			+				
<i>Gampsocleis sedakovii</i> (F.d.W.)	8		+	+			
<i>Metrioptera brachyptera</i> (L.)	+				3,75		
<i>Montana montana</i> (Koll.)	34,7						
<i>Bohemanella frigida</i> (Boh.)	14,7						
<i>Calliptamus abbreviatus</i> Ikonn.			16				
<i>Podismopsis altaica</i> Zub.	32						
<i>Arcyptera fusca</i> (Pall.)	4						
<i>Arcyptera microptera</i> (F.d.W.)		6	4				
<i>Gomphocerus sibiricus</i> (L.)	102,7	6					
<i>Aeropedellus variegatus</i> (F.d.W.)	10,7		8				
<i>Stenobothrus newskii</i> Zub.	+						
<i>Stenobothrus eurasius</i> Zub.	+	90	8				
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i> (Charp.)	6,7				483,8	72	12
<i>Myrmeleotettix palpalis</i> (Zub.)		18	28	19,2			
<i>Glyptobothrus biguttulus</i> (L.), s.l.		120	12	2,4	26,3		6
<i>Glyptobothrus dubius</i> (Zub.)	+		32	48	22,5		
<i>Chorthippus hammarstroemi</i> (Mir.)			4				
<i>Chorthippus intermedius</i> (B.-Bien.)	+						
<i>Chorthippus fallax</i> (Zub.)	42,7				75	48	
<i>Chorthippus albomarginatus</i> (Deg.), s.l.					1833,8	640	30
<i>Stethophyma grossum</i> (L.)					30	104	6
<i>Oedaleus decorus</i> (Germ.)			112	14,4			
<i>Angaracris barabensis</i> (Pall.)			36	31,2	3,75		
<i>Bryodemella tuberculata</i> (F.)	4						
<i>Bryodemella holdereri</i> (Kr.)			26				
<i>Bryodemella orientalis</i> (B.-Bien.)				158,4			
<i>Bryodema gebleri</i> (F.d.W.)	6,7	24	58	79,2			
Суммарное обилие	266,9	264	352	352,8	2478,9	864	54

Примечание к таблицам 1–4. + — виды, найденные вне учётов.

Note for the tables 1–4. + — species caught only during faunistic studies

Алтае-Саянской горной системы *Stenobothrus newskii*. В нижней же части южного склона в сообществе, кроме различных прямокрылых, характерных для разных вариантов степей (в том числе господствующего *Oedaleus decorus*), богато представлены виды, распространение которых ограничено преимущественно полупустынями и пустынями Центральной Азии. Таковы, например, своеобразные кузнечики из подсемейства *Zichyinae* (*Zichya baranovi*, *Deracanthina deracanthoides*). Только здесь представлен светлокрылый прус (*Calliptamus abbreviatus*). В средней части южного склона сообщества включают широко распространённые виды, в той или иной степени тяготеющие к различным степям (*Glyptobothrus biguttulus* s.l., *S. eurasius*).

Полупустынным подгорным равнинам котловины свойственны группировки, в которых преобладают саранчовые трибы *Bryodemini*, в первую очередь типичный для полупустынных и пустынных районов Центральной Азии *Bryodemella orientalis*, на долю которого приходится свыше четверти особей (см. табл. 1). Совершенно иной характер имеют сообщества, выявленные на нижних террасах и в поймах, растительный покров которых отличается той или иной степенью олуговелости. В этих условиях абсо-

лютным доминантом является белополосая кобылка (*Chorthippus albomarginatus* s.l.), на долю которой приходится 55–75 % особей. Весьма многочислен также широко распространённый, но обычно тяготеющий к разреженной растительности *Omocestus haemorrhoidalis*. Для пойм типично заметное присутствие большой болотной кобылки (*Stethophyma grossum*).

По сути, аналогичная картина сходства сообществ прослеживается и на общей дендрограмме (см. рисунок). Один кластер, резко отличающийся от остальных группировок данного района, образуют сообщества пойм и нижних террас. От остальной совокупности достаточно чётко обособляется население средней части южного склона.

По суммарной численности прямокрылых все степные и полупустынные местообитания близки (250–350 экз./ч). Этот показатель достигает максимума в сообществах нижних террас, а в поймах его значение падает.

#### Юго-Восточный Алтай

В Чуйской котловине на профиле, пересекающем южный макросклон Курайского хребта, его подгорную равнину и долину р. Чуя, обнаружено лишь 15 видов прямокрылых (табл. 2). Это всего 40 % от

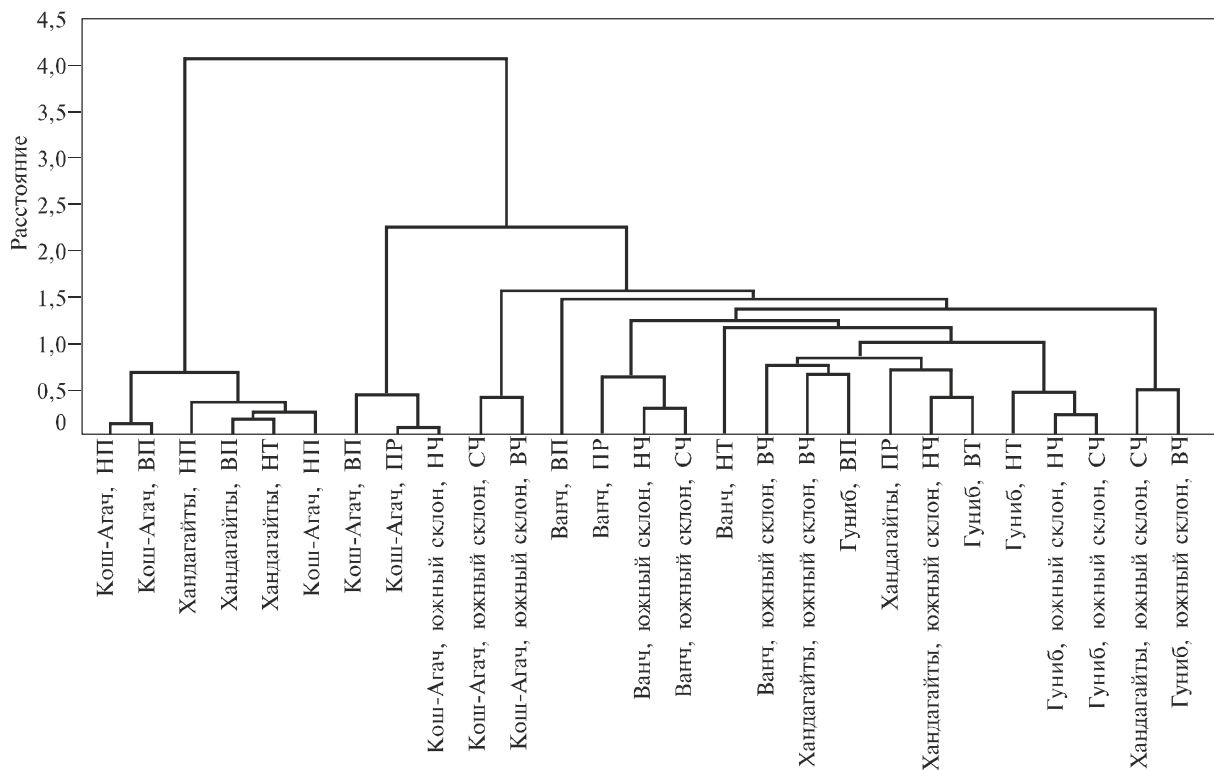


Рис. 1. Различия сообществ прямокрылых аридных гор Евразии (евклидово расстояние, кластеризация по Уорду): ВЧ — верхняя, СЧ — средняя и НЧ — нижняя части макросклона хребта; ПР — подгорная равнина; ВТ — верхние и НТ — нижние террасы; ВП — верхняя и НП — нижняя поймы.

Fig. 1. The Euclidean distances between the orthopteran assemblages in the arid mountains of Eurasia (Ward's hierarchical clustering): ВЧ — upper, СЧ — middle and НЧ — lower parts of a mountain slope of a range; ПР — piedmont plain; ВТ — upper and НТ — lower terraces; ВП — upper and НП — lower flood plains.

Таблица 2. Обилие прямокрылых насекомых в Юго-Восточном Алтае (Кош-Агач, 1989 г.), экз./ч  
Table 2. Abundance (ind. per hour) of Orthoptera in south-east Altay (Kosh-Agach, 1989)

Вид	Южный склон			Подгорная равнина	Терраса		Пойма	
	верхняя часть	средняя часть	нижняя часть		верхняя	нижняя	верхняя	нижняя
<i>Montana eversmanni</i> (Kitt.)		+						
<i>Tetrix tartara</i> (L. Bol.)							3	
<i>Podismopsis altaica</i> Zub.	+	+				6		
<i>Eclipophleps glacialis</i> B.-Bien.	96	32,7						
<i>Gomphocerus sibiricus</i> (L.)		+						
<i>Aeropedellus variegatus</i> (F.d.W.)	+			+				
<i>Omocestus petraeus</i> (Bris.)				+				
<i>Myrmeleotettix palpalis</i> (Zub.)	9	21,8	18	21,8	5,4			
<i>Glyptobotrus biguttulus</i> (L.), s.l.	6	5,5		0,3				+
<i>Chorthippus montanus</i> (Charp.)							105	36
<i>Chorthippus fallax</i> (Zub.)	9					6		+
<i>Chorthippus albomarginatus</i> (Deg.), s.l.		+				42	204	90
<i>Stethophyma grossum</i> (L.)								12
<i>Bryodemella holdereri</i> (Kr.)				+				
<i>Bryodema gebleri</i> (F.d.W.)	3	5,5	12	11,5	8,6			
Суммарное обилие	123	65,5	30	33,6	14	54	312	138

числа видов, известных для Юго-Восточного Алтая в целом [Sergeev, Murav'eva, 2006]. Очевидно, что сравнительно небольшое видовое богатство прямокрылых определяется в первую очередь низкой теплообеспеченностью.

Наибольшее число видов выявлено в сообществах Orthoptera, характерных для верхних и средних частей южного склона Курайского хребта. Свообразие местных группировок определяется доминированием эндемичного *Eclipophleps glacialis*, принадлежащего к трибе Huperperhiini, распространение которой ограничено преимущественно горными регионами внутренних районов Евразии [Sergeev, 1992, 1993, 1995]. Кроме того, здесь, так же как и в Хандагайтинской котловине, представлены широко распространённые в Палеарктике виды (*Gomphocerus sibiricus*, *Aeropedellus variegatus*). Однако сюда проникают и типичные обитатели сухих степей и полупустынь Центральной Азии *Myrmeleotettix palpalis* и *Bryodema gebleri*, причём их доля в сообществах на меньших абсолютных высотах увеличивается. В результате, в группировках, выявленных в опустыненных экосистемах, эти два вида полностью господствуют. Лишь на некоторых участках к ним примешиваются другие прямокрылые.

Сообщества, формирующиеся на нижних террасах и в поймах, очень похожи на таковые Хандагайтинской котловины. Полностью господствует белополосая кобылка (65–78 %). В отличие от юга Тувы большая болотная кобылка здесь обнаружена только в нижней пойме. Следует также отметить присутствие в пойменных группировках прямокрылых прыгунчика *Tetrix tartara*, основная область распространения которого лежит в Средней Азии.

На дендрограмме (см. рисунок) хорошо прослеживается разделение местных сообществ на три чётко обособленных кластера: 1) группировки верхних и средних частей южного макросклона; 2) сообщества опустыненных ландшафтов нижних частей южного склона, подгорных равнин и верхних террас и 3) группировки долинных стаций. То есть здесь, так же как и на юге Тувы, явно выделяются сообщества долинных местообитаний, а вот распределение выше расположенных сообществ соответствует высотной поясности.

По сравнению с Хандагайтинской котловиной суммарное обилие прямокрылых повсеместно мало: во время проведения учётов, как правило, не превышало 200 экз./ч.

#### Внутренний Дагестан

В районе Гуниба на исследованном профиле, идущем по склону хр. Нукатль к р. Каракойсу, выявлено 29 видов прямокрылых (табл. 3). По моей оценке, это около половины от их возможного числа.

Большинство сообществ включает 7–10 видов, только в поймах видовое богатство несколько выше (14). По сравнению с уже рассмотренными сообществами Алтае-Саянской горной области бросается в глаза заметное присутствие прямокрылых с относительно небольшими ареалами: эндемиков Большого Кавказа (*Glyptobotrus abchasicus*, *Andrymadusa robusta*, *Pseudoceles obscurus*), в том числе только его восточной части (*Montana daghestanica*, *Eremippus sobolevi*).

Верхняя часть южного склона хр. Нукатль заселена преимущественно широко распространёнными видами, предпочитающими короткотравные луга с от-

Таблица 3. Обилие прямокрылых насекомых в восточной части Большого Кавказа (Дагестан, Гуниб, 1987 г.), экз./ч  
 Table 3. Abundance (ind. per hour) of Orthoptera in the eastern part of the Great Caucasus (Daghestan, Gunib, 1987)

Вид	Южный склон			Терраса		Пойма
	верхняя часть	средняя часть	нижняя часть	верхняя	нижняя	
<i>Phaneroptera falcata</i> (Poda)						4,4
<i>Anadrymadusa robusta</i> (Mir.)		2,4	6			
<i>Tessellana tessellata</i> (Charp.)					+	
<i>Montana daghestanica</i> (Uv.)	40					
<i>Ruspolia nitidula</i> (Scop.)						4,4
<i>Modicogryllus frontalis</i> (Fieb.)						4,4
<i>Xya variegata</i> Latr.						71,1
<i>Tetrix bolivari</i> Saulcy						4,4
<i>Tetrix tenuicornis</i> (Sahlb.)						17,8
<i>Calliptamus italicus</i> (L.)	32	6		6	+	
<i>Calliptamus barbarus</i> (Costa)		68,4	102	30	75	+
<i>Arcyptera microptera</i> (F.d.W.)	+					
<i>Eremippus sobolevi</i> Sergeev et Bugrov			12			
<i>Gomphocerus sibiricus</i> (L.)	24					
<i>Stenobothrus lineatus</i> (Panz.)	8					
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i> (Charp.)	104					
<i>Glyptobothrus abchasicus</i> (Rme)		21,6	48		8	8,9
<i>Glyptobothrus biguttulus</i> (L.), s.l.	736				60	
<i>Chorthippus macrocerus</i> (F.d.W.)	48					
<i>Chorthippus dichrous</i> (Ev.)						+
<i>Mecostethus parapleurus</i> (Hagen.)						8,9
<i>Epacromius tergestinus</i> (Charp.)						75,6
<i>Aiolopus thalassinus</i> (Fabr.)					+	13,3
<i>Oedaleus decorus</i> (Germ.)		12	54	66	23	
<i>Oedipoda caerulea</i> (L.)	8	2,4		42	15	
<i>Oedipoda schohi</i> Sauss.		28,8	36	6	8	
<i>Acrotylus insubricus</i> (Scop.)		+	24	12	60	4,4
<i>Pseudocoles obscurus</i> (Uv.)		14,4				
<i>Sphingonotus coerulipes</i> Uv.		4,8		6		13,3
Суммарное обилие	1000	160,8	282	168	249	230,9

крытыми участками почвы. При господстве *Glyptobothrus biguttulus* s.l. и *Omocestus haemorrhoidalis* заметно присутствие *Gomphocerus sibiricus*. Только здесь найден эндемик Дагестана *Montana daghestanica*. Сообщества средней и нижней части южного склона, а также террас, характеризуются заметным опустыниванием. Самый обычный доминант — пустынный прус (*Calliptamus barbarus*). В таких группировках обычно присутствуют (в том числе на высоком уровне численности) прямокрылые, связанные с сухими каменистыми участкам, в том числе эндемики Кавказа *Andrymadusa robusta*,

*Eremippus sobolevi*, *Glyptobothrus abchasicus*, *Pseudocoles obscurus*, а также распространённый на юго-западе Азии *Oedipoda schohi*. На террасах увеличивается численность тяготеющего к степным регионами *Oedaleus decorus*. Сообществам прямокрылых, заселяющие поймы, свойствен набор видов, типичных именно для таких стадий. Это различные представители саранчовых из триб *Epacromiini* (в первую очередь *Epacromius tergestinus*) и *Parapleurini*, а также триперсты, прыгунчики и сверчки.

Изученные группировки прямокрылых формируют несколько кластеров (см. рисунок). Из них наи-

более чётко обособлено сообщество верхней части южного склона. Затем отделяются группировки, обнаруженные в поймах. Единый кластер сформирован группировками с ярко выраженным преобладанием видов, типичных для полупустынь и пустынь. Таковы средние и нижние части южного склона и нижние террасы. От этой совокупности заметно обособлено население прямокрылых верхних террас.

Почти все описанные сообщества характеризуются средним уровнем суммарного обилия (160–280 экз./ч), очень высокая численность выявлена только на горных лугах в верхних частях южных склонов.

#### Западный Памир

Профиль в северной части Западного Памира (Ванч) пересекает южный макросклон Дарвазского хребта и долину р. Ванч. В изученных сообществах представлен 21 вид (около 70 % от их возможного числа). Большинство группировок включает 7–10 видов (табл. 4).

Как правило, в исследованных местообитаниях господствуют прямокрылые, тяготеющие к пустыням и полупустыням. Среди них есть как формы, широко распространённые в аридных регионах Евразии (*Calliptamus coelesyriensis*, *Dociostaurus tartarus*, *Notostaurus albicornis*, *Sphingonotus nebulosus*), так и виды, эндемичные для Памиро-Алая (*Eremippus nudus*, *E. luppovae*, *Glyptobothrus*

*pamiricus*, *Sphingonotus pamiricus*, *S. lucidus*). В верхней части южного склона преобладает свойственный главным образом аридным горам Западного Тянь-Шаня, Памиро-Алая и Гиндукуша *Oedipoda fedtschenkoi*. В сообществах средней и нижних частей южного склона и подгорной равнины обычно доминируют саранчовые, широко заселяющие не только горные, но и равнинные аридные регионы Средней Азии. Таковы *Notostaurus albicornis*, *Dociostaurus tartarus*, *Calliptamus coelesyriensis* и *Sphingonotus nebulosus*. Обычно заметна доля эндемичных форм, в первую очередь *Eremippus nudus* и *Sphingonotus pamiricus*. Особняком стоит сообщество, выявленное на нижней террасе р. Ванч. Здесь господствуют виды, в других районах характерные для пойменных местообитаний, — *Tetrix tartara* и *Epacromius tergestinus*. Кроме того, только здесь найдены триперсты и сверчки. Пойменные сообщества этой части долины Ванча крайне бедны. В верхней пойме обнаружен только эндемичный *Sphingonotus pamiricus*, а в нижней — прямокрылые вообще не попадались.

Большая часть исследованных группировок образует единый кластер, для которого характерно преобладание прямокрылых, типичных для пустынных и полупустынных регионов Евразии (см. рисунок). В нём несколько обособлено сообщество, обнаруженное в верхней части южного склона. Это

Таблица 4. Обилие прямокрылых насекомых в северной части Западного Памира (Горный Бадахшан, Ванч, 1991 г.), экз./ч

Table 4. Abundance (ind. per hour) of Orthoptera in the west Pamirs (Badakhshan, Vanj, 1991)

Вид	Южный склон			Подгорная равнина	Нижняя терраса	Верхняя пойма
	верхняя часть	средняя часть	нижняя часть			
<i>Platycleis intermedia</i> (Aud.-Serv.)		+				
<i>Platycleis fatima</i> Uv.					+	
<i>Melanogryllus desertus</i> (Pall.)					7,5	
<i>Tridactylus fasciatus</i> G.-M.					+	
<i>Bruntridactylus tartarus</i> (Sauss.)					+	
<i>Paratettix uvarovi</i> Sem.					7,5	
<i>Tetrix tartara</i> (I.Bol.)					157,5	
<i>Calliptamus turanicus</i> Serg. Tarb.	10	+	+	5		
<i>Calliptamus coelesyriensis</i> (G.-T.)	5	18	42	15		
<i>Dociostaurus tartarus</i> (Stshelk.)				123		
<i>Notostaurus albicornis</i> (Ev.)		36	60	51		
<i>Eremippus nudus</i> Mistsh.	10	18	12	42		
<i>Eremippus luppovae</i> Mistsh.	5	+		+		
<i>Glyptobothrus pamiricus</i> (Rme)					+	
<i>Chorthippus apricarius</i> (L.)					7,5	
<i>Epacromius tergestinus</i> (Charp.)					22,5	
<i>Oedipoda fedtschenkoi</i> Sauss.	30	6		+		
<i>Sphingonotus rubescens</i> (F.Walk.)				+		
<i>Sphingonotus nebulosus</i> (F.d.W.)		6	36	6		
<i>Sphingonotus pamiricus</i> Rme			30	57		18
<i>Sphingonotus lucidus</i> Mistsh.			+			
Суммарное обилие	60	84	180	299	202,5	18

определяется доминированием *Oedipoda fedtschenkoi*. От населения опустыненных местообитаний и друг от друга отличаются группировки прямокрылых пойм и нижних террас.

В целом сообщества прямокрылых этого района характеризуются сравнительно невысоким уровнем обилия, причём в нижней части южного склона, на подгорной равнине и террасах численность сравнительно высока, а в остальных изученных местообитаниях обилие прямокрылых мало.

## Заключение

Сопоставление сообществ прямокрылых всех исследованных районов показывает чёткую обособленность населения пойм и нижних террас (см. рисунок), особенно в Алтае-Саянской горной системе. Очевидно, это определяется характерным для аридных регионов контрастом между местообитаниями, с одной стороны, опустыненных горных склонов (особенно южных), подгорных равнин и верхних террас, а с другой — более или менее увлажнённых долинных урочищ.

Большая часть кластеров характеризуются ярко выраженной региональной спецификой, т. е. в них попадают какие-то сообщества только одного или почти исключительно одного из изученных участков, причём схема объединения группировок остается довольно устойчивой независимо от метода кластеризации. Несомненно, такая ситуация отражает значительную географическую удалённость сравниваемых территорий и соответствующие существенные фаунистические различия. По выявленному наборам видов наибольшее сходство демонстрируют участки, расположенные в Алтае-Саянской горной системе (Южная Тува и Юго-Восточный Алтай): всего 10 общих видов, индекс Жаккара равен 0,29. Интересно наличие пяти видов, общих для профилей в Южной Туве и в Восточном Дагестане. Правда, почти все они (кроме *Oedaleus decorus*) в районе Гуниба обнаружены только на лужках в самой верхней части склона. В остальных случаях число общих видов не превышает одного–двух.

Вместе с тем есть по крайней мере три бросающихся в глаза исключения, когда в один кластер попадают сообщества из разных регионов. Так, объединяются группировки долинных местообитаний Чуйской и Хандагайтинской котловин. Хотя сообщества прямокрылых опустыненных ландшафтов этих двух регионов резко различаются, сходство группировок прямокрылых в поймах и на нижних террасах определяется доминированием белополосой кобылки. Интересны два кластера, в каждый из которых попадают отдельные группировки из Хандагайтинской котловины и Внутреннего Дагестана. В одном из них — сообщества средней части южного склона хр. Западный Танну-Ола и верхней части южного склона хр. Нукатль. Их сходство определяет-

ся высокой численностью *Glyptobothrus biguttulus*, s.l. Заметное обилие *Oedaleus decorus* определяет близость населения прямокрылых подгорных равнин и нижних частей южного макросклона Хандагайтинской котловины и верхней террасы р. Каракойсу у Гуниба.

В сообществах прямокрылых аридных гор внетропической Евразии, кроме эндемиков, богато представлены и широко распространённые таксоны. В высокогорьях почти во всех случаях хорошо выражено присутствие прямокрылых, связанных с бореальными и суббореальными регионами Палеарктики. В среднегорьях и особенно в низкогорьях обычны и часто доминируют формы, связанные с равнинными и предгорными пустынями и полупустынями внутренних регионов Евразии.

В целом, значительное таксономическое разнообразие прямокрылых в аридных горах обуславливает высокое разнообразие как ландшафтных типов сообществ (особенно высокогорных), так и сравнительно большое количество видов, формирующих каждое сообщество. Вместе с тем, аридность приводит к тому, что уровень численности прямокрылых обычно невелик. Это означает, что для аридных гор внетропической Евразии в целом не типична ситуация, когда прямокрылые могут потребить большую часть надземной зелёной фитомассы. Однако даже здесь хорошо известны случаи резкого подъёма численности одного или нескольких массовых видов, например, итальянской саранчи. Таким образом возникает определённое противоречие между необходимостью поддержания биоразнообразия и необходимостью регулирования динамики популяций подобных видов. Оптимальный путь решения таких конфликтов заключается в расширении охраняемых территорий (в частности, за счёт создания национальных парков и их аналогов), регулировании деятельности человека (в том числе предотвращение перевыпаса, часто, как известно, провоцирующего вспышки массового размножения) и использовании при защите растений технологий, связанных с минимизацией химических обработок.

## Благодарности

Я искренне признателен своим товарищам по экспедициям — А.Г. Бугрову, И.Г. Казаковой, А.А. Покивайлову и Н.Н. Соболеву, вместе с которыми мы прошли многие километры горных маршрутов и поддержка которых дала возможность собрать огромный массив исходных данных. Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ (16-04-00706) и программы ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект VI.51.1.9.

## Литература

- Agahaniants O.E. 1981. [The arid mountains of the USSR: Nature and geographic models of florogenesis]. М.: Mysl. 271 p. [In Russian].



- Gause G.F. 1930. Studies on the ecology of the Orthoptera // Ecology. Vol.11. No.2. P.307–325.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. Paleontological statistics software package for education and data analysis // Paleontologia Electronica. Vol.4. No.1. 9 p.
- Kazakova I.G., Sergeev M.G. 1993. Regularities of distribution of Orthoptera populations in natural and anthropogenic areas of mountain depressions in Southern Siberia // Entomological Review. Vol.72. No.4. P.70–80.
- Pesenko Ju.A. 1982 [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies]. M.: Nauka. 287 p. [In Russian].
- Sergeev M.G. 1992. Distribution patterns of Orthoptera in North and Central Asia // Journal of Orthoptera Research. Vol.1. P.14–24.
- Sergeev M.G. 1993. The general distribution of Orthoptera in the main zoogeographical regions of North and Central Asia // Acta zoologica cracoviensia. Vol.36. No.1. P.53–76.
- Sergeev M.G. 1995. The general distribution of Orthoptera in the eastern parts of the Saharan-Gobian and Scythian Subregions // Acta zoologica cracoviensia. Vol.38. No.2. P.213–256.
- Sergeev M.G. 1996. La secheresse et les schemas de distribution des criquets en Asie centrale et septentrionale // Secheresse. Vol.7. No.2. P.129–132.
- 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., Murav'eva V.M. 2006. Orthoptera // Otsenka bioresursov Transgranichnoj biosfernoj territorii (TBT): Rossiya, Mongoliya, Kazakhstan, Kitai. Chast 1. Spisok vidov. [Assesment of bioresources of the Transboundary Biosphere Territory (TBT): Russia, Mongolia, Kazakhstan, China. Part 1. List of species]. Gorno-Altai: Izdatelstvo Gorno-Altayskogo Universiteta. P.102–115. [In Russian].
- Volkovintser V.I. 1978.[The cryoarid soils of the steppes]. Novosibirsk: Nauka. 208 p. [In Russian].

*Поступила в редакцию 9.11.2016*