

**Короткоусые прямокрылые насекомые  
(Orthoptera, Caelifera) лесных зон Приамурья в России  
и равнинной части Украины**

**Short-horned orthopterans (Orthoptera, Caelifera)  
of the forest zones of the Amur Basin in Russia  
and of the lowlands of Ukraine**

**Т.И. Пушкар\*, С.Ю. Стороженко\*\*  
T.I. Pushkar\*, S.Yu. Storozhenko\*\***

\* Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, ул. Богдана Хмельницкого 15, Киев 01601 Украина. E-mail: taras@izan.kiev.ua.

\* Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Bogdan Chmielnicki str. 15, Kiev 01601 Ukraine.

\*\* Биолого-почвенный институт ДВО РАН, просп. 100 лет Владивостоку 159, Владивосток 690022 Россия. E-mail: storozhenko@ibss.dvo.ru.

\*\* Institute of Biology and Soil Science, Russian Academy of Sciences, Far Eastern Branch, 100 let Vladivostoku ave., Vladivostok 690022 Russia.

**Ключевые слова:** короткоусые прямокрылые, Orthoptera, фауна, жизненные формы, лесные зоны, Украина, Россия.

**Key words:** Orthoptera, Caelifera, fauna, life forms, Forest Zones, Ukraine, Russia.

**Резюме.** Проведён анализ таксономической структуры и жизненных форм прямокрылых подотряда Caelifera лесных зон равнинной части Украины и юга Дальнего Востока России (Приамурья). В обоих регионах короткоусые прямокрылые представлены преимущественно одними и теми же семействами, подсемействами и трибами и сходным числом родов и видов. Общими для фауны лесных зон Украины и Приамурья являются 20 родов (45 %) и 14 видов (16 %). На формирование фаун короткоусых прямокрылых лесных зон Украины и Приамурья большое влияние оказало максимальное оледенение этих территорий в плейстоцене. Широколиственные леса Украины и лесная зона Приамурья в России находятся южнее границы оледенения и имеют относительно богатую фауну прямокрылых с более выраженным «лесным» обликом. Напротив, фауна прямокрылых подвергшегося сплошному оледенению Украинского Полесья утратила свой «лесной» облик и состоит преимущественно из видов-вселенцев из южных регионов. В лесных зонах как Украины, так и юга Дальнего Востока России число фитофилов в 3 раза превышает число геофилов. Сходство спектра жизненных форм прямокрылых насекомых в обоих регионах при существенном различии видового состава является ярким примером экологического параллелизма, когда на территориях со сходной ландшафтной структурой формируется иная по видовому составу, но подобная по типу занимаемых экологических ниш фауна.

**Abstract.** The taxonomic structure and composition of life forms of Caelifera (Orthoptera) of the forest zones of the lowlands of Ukraine and of the Amur Basin in the Russian Far East are analysed. In both regions, the short-horned

orthopterans are represented by almost the same families, subfamilies and tribes, and the numbers of genera and species are also similar. Twenty genera (45 %) and 14 species (16 %) are found in both forest zones of Ukraine and the Amur Basin in Russia. The formation of the fauna of these orthopterans in both forest zones was dependent upon the maximum glaciation of these areas in the Pleistocene. The broad-leaved forest zone of Ukraine and the forest zone in the Amur Basin in Russia are located south of the ice sheet boundary and have a relatively rich orthopteran fauna with a more vividly manifested «forest-like» appearance. The Caeliferan fauna of Ukrainian Polissia, covered by an ice sheet in Pleistocene, lost its «forest» appearance and is composed of invasive species from the southern areas. The number of phytophilous species exceeds the geophilous ones three-fold in the forest zones of both Ukraine and the Amur Basin in Russia. The similar ratio of life forms and low species similarity in both regions seems to be an obvious example of ecological parallelism, when in the areas with similar landscape structures, different faunas are formed with differing species composition, but with similar types of the occupied ecological niches.

В последнее время изучению зонального распространения насекомых в Палеарктике уделяется большое внимание [Чернов и др., 2011; Пономаренко и др., 2012; Прощалькин, Астафурова, 2012]. Прямокрылые насекомые, в частности саранчовые, являются удобным объектом для подобных исследований [Стороженко, 2011]. Известно, что лесные фауны на западе и востоке Палеарктики представляют собой дериваты единой предковой фауны,

прошедшей длительный путь изолированного генезиса в кайнозое. Общая характеристика фауны прямокрылых лесной зоны бывшего СССР дана Г.Я. Бей-Биенко на примере распространения наиболее ярких и типичных видов, что позволило ему прийти к заключению о том, что «лесная фауна СССР относительно бедна по видовому составу, неоднородна по своему происхождению и складывается в основном из лугово-лесных видов, подразделяющихся по особенностям своего происхождения и специфике требований к условиям существования на три основные группы: европейскую, сибирскую и восточноазиатскую» [Бей-Биенко, 1953]. После выхода этой работы прошло 60 лет. За это время сведения о прямокрылых насекомых лесных зон Палеарктики, в том числе Украины и Приамурья, существенно пополнились [Ликович, 1957, 1959; Копанева, Надворный, 1981; Попова, Сергеев, 1983; Стороженко, 1986, 1992; Storozhenko, Gorochoy, 1992; Пушкар, 2008, 2009а, б, в; Сергеев, Дубатолов, 2009; Pushkar, 2009; Стороженко, 2010; Пушкар, 2010, 2011а, б; Krištín et al., 2011]. Это позволяет провести сравнение фаун прямокрылых лесных регионов в западных и восточных частях Палеарктики на примере Украины и юга Дальнего Востока России, лежащих между 48° и 52° с.ш. Обе территории достаточно велики, находятся на сопоставимых широтах и состоят из нескольких регионов, каждый из которых в силу физико-географических и климатических особенностей занят различными типами лесной растительности. В равнинной части Украины выделяют две отдельные лесные зоны: зону широколиственных, главным образом дубовых, лесов в предгорьях Карпат (до 600 м н.у.м.) (юг Волынской и Ровенской, юго-запад Житомирской, север Львовской, Ивано-Франковской, Черновицкой областей и полностью Тернопольская область) и зону смешанных хвойно-широколиственных, главным образом сосновых с примесью широколиственных пород, лесов (Украинское Полесье) [Маринич и др., 2007]. Украинское Полесье традиционно подразделяется на Западное (север Волынской и северо-запад Ровенской обл.), Центральное (северо-восток Ровенской и Хмельницкой, север Житомирской и север правобережной части Киевской обл.) и Восточное или Левобережное (север левобережной части Киевской, север Черниговской и Сумской обл.) [Титар, 2007]. В свою очередь российская часть бассейна р. Амур разделяется на Нижнее Приамурье (территория юга Хабаровского края ниже по течению г. Комсомольск-на-Амуре, занятая преимущественно тайгой) и Среднее Приамурье, где, наряду с широколиственными (преимущественно дубовыми) лесами и хвойно-широколиственными лесами на склонах сопек, в пойме Амура и Уссури хорошо представлены лугово-болотные ландшафты. Среднее Приамурье подразделяется на западную и восточную части, первая из которых охватывает Зейско-Буреинскую низменность в пределах Амурской

области, а вторая — долину Амура в пределах Еврейской автономной области и Хабаровского края. Мы преднамеренно опустили из анализа горные регионы (горы Карпат и Закарпатье в Украине и северную часть Сихотэ-Алиня в Приамурье), чтобы исключить влияние вертикальной смены фаун, обусловленное сменой растительности на высотах выше 500–600 м н.у.м. В целях выявления общих закономерностей зонального распространения прямокрылых насекомых в Палеарктике особое внимание уделено сравнению таксономической структуры фаун как вышеперечисленных отдельных регионов, так и лесных зон Украины и Приамурья в целом.

## Материал и методы

В основу статьи положены как литературные данные, так и материалы коллекций, хранящихся в Зоологическом институте РАН (г. Санкт-Петербург), Институте им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины (г. Киев) и Биолого-почвенном институте ДВО РАН (г. Владивосток), а также личные сборы и наблюдения авторов в Украине в 1988, 2003–2009 гг. и в Приамурье в 1975–2006 гг. Статистическая обработка данных и построение графиков проведены с использованием пакетов программ PAST — PAleontological STatistics (версия 1.57) [Hammer et al., 2006] и Microsoft Excel. В качестве меры сходства использован коэффициент Чекановского-Сёренсена [Песенко, 1982]. Статистическая достоверность образования кластеров оценена с помощью бутстреп-анализа в 1000 повторностях. Жизненные формы короткоусых прямокрылых даны по М.Е. Черняховскому [1970, 1976] и Ф.Н. Правдину [1971, 1978].

## Результаты и обсуждение

В лесных зонах Украины и Приамурья отмечено 87 видов из 44 родов, 18 триб, 6 подсемейств и 4 семейств прямокрылых насекомых подотряда Caelifera (табл. 1). Таксономическая структура фаун короткоусых прямокрылых Украины и Приамурья сходна. В фауне лесных зон Украины семейство Tridactylidae представлено 1 видом рода *Xya*, семейство Tetrigidae — 5 видами рода *Tetrix*, а семейство Acrididae — 42 видами из 26 родов. В Приамурье семейство Tridactylidae представлено 1 видом рода *Xya*, семейство Tetrigidae — 7 видами родов *Tetrix* и *Clinotettix*, семейство Pamphagidae — 1 видом рода *Haplotropis*, а семейство Acrididae — 44 видами из 32 родов.

Общими для фаун лесных зон Украины и Приамурья являются 5 подсемейств (83 % от общего числа подсемейств), 14 триб (77 %), 20 родов (45 %) и 14 видов (16 % от общего числа видов). Следует отметить, что только в фауне Украины представлены трибы Pezotettigini и Dociostaurini из семейства Acrididae, а в фауне Приамурья — семейство

Таблица 1. Аннотированный список короткоусых прямокрылых насекомых лесных зон равнинной части Украины и юга Дальнего Востока России (Приамурья)

Table 1. Annotated check-list of the short-horned orthopterans of the Forest Zones of the flat part of Ukraine and south part of the Russian Far East (Amur Basin)

Таксоны	Регионы							Жизненные формы
	Украина				Приамурье			
	1	2	3	4	5	6	7	
<b>Tridactylidae Brullé, 1835</b> Tridactylinae Brullé, 1835 Tridactylini Brullé, 1835 <i>Xya</i> Latrielle, 1809								
<i>X. japonica</i> (De Haan, 1842)	-	-	-	-	+	+	-	РГ
<i>X. variegata</i> (Latreille, 1809)	-	+	-	-	-	-	-	РГ
<b>Tetrigidae Rambur, 1838</b> Tetriginae Rambur, 1838 Tetrigini Rambur, 1838 <i>Tetrix</i> Latrielle, 1802								
<i>T. bipunctata</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	ГБ
<i>T. fuliginosa</i> (Zetterstedt, 1828)	-	-	-	-	+	+	+	ГБ
<i>T. japonica</i> (l. Bolivar, 1887)	-	-	-	-	+	+	+	ГБ
<i>T. simulans</i> (Bey-Bienko, 1929)	-	-	-	-	+	+	+	ГБ
<i>T. subulata</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	ГБ
<i>T. tenuicornis</i> (Sahlberg, 1893)	+	+	+	+	+	+	-	ГБ
<i>T. tuerki</i> (Krauss, 1876)	-	-	-	+	-	-	-	ГБ
<i>T. undulata</i> (Sowerby, 1806)	+	+	-	+	-	-	-	ГБ
<b><i>Clinotettix</i> Bey-Bienko, 1933</b>								
<i>C. ussuriensis</i> Bey-Bienko, 1933	-	-	-	-	-	+	-	ГБ
<b>Pamphagidae Burmeister, 1840</b> Pamphaginae Burmeister, 1840 Haplotropiidini Sergeev, 1995 <i>Haplotropis</i> Saussure, 1888								
<i>H. brunneriana</i> Saussure, 1888	-	-	-	-	+	-	-	ПБ
<b>Acrididae MacLeay, 1819</b> Catantopinae Brunner-Wattenwyl, 1893 Oxyini Brunner-Wattenwyl, 1893 <i>Oxya</i> Audinet-Serville, 1831								
<i>O. maritima</i> Mistshenko, 1951	-	-	-	-	+	+	-	СФ
<b>Melanoplina Scudder, 1897</b> <i>Melanoplus</i> Stål, 1873								
<i>M. frigidus</i> (Boheman, 1846)	-	-	-	-	+	-	+	ТХ
<b><i>Podisma</i> Latreille, 1829</b>								
<i>P. pedestris</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	-	+	-	-	-	ТХ
<b><i>Pseudopodisma</i> Mistshenko, 1947</b>								
<i>P. transsilvanica</i> Galvagni et Fontana, 1993	-	-	-	+	-	-	-	ТХ
<b><i>Odontopodisma</i> Dovnar-Zapolsky, 1933</b>								
<i>O. decipiens</i> Ramme, 1951	-	-	-	+	-	-	-	ТХ
<i>O. rubripes</i> (Ramme, 1931)	-	-	-	+	-	-	-	ТХ
<b><i>Miramella</i> Dovnar-Zapolsky, 1933</b>								
<i>M. solitaria</i> (Ikonnikov, 1911)	-	-	-	-	-	+	-	ТХ
<b><i>Ognevia</i> Ikonnikov, 1911</b>								
<i>O. longipennis</i> (Shiraki, 1910)	-	-	-	-	+	+	+	ТБ
<b><i>Prumna</i> Motschoulsky, 1859</b>								
<i>P. polaris</i> Miram, 1928	-	-	-	-	-	-	+	ТХ
<i>P. primnoa</i> (Fischer-Waldheim, 1846)	-	-	-	-	+	+	+	ТХ
<i>P. primnoides</i> Ikonnikov, 1911	-	-	-	-	-	+	-	ТХ

Таблица 1. (продолжение)  
Table 1. (continuation)

Таксоны	Регионы							Жизненные формы
	Украина				Приамурье			
	1	2	3	4	5	6	7	
<b>Zubovskya</b> Dvornar-Zapolsky, 1933								
<i>Z. koeppei parvula</i> (Ikonnikov, 1911)	-	-	-	-	+	+	+	ТХ
Триба Pezotettigini Brunner-Wattenwyl, 1893 <b>Pezotettix</b> Burmeister, 1840								
<i>P. giomae</i> (Rossi, 1794)	-	-	-	+	-	-	-	ТХ
Calliptamini Jacobson, 1905 <b>Calliptamus</b> Audinet-Serville, 1831								
<i>C. abbreviatus</i> Ikonnikov, 1913	-	-	-	-	+	-	-	ФХ
<i>C. barbarus</i> (Costa, 1836)	-	+	-	+	-	-	-	ФХ
<i>C. italicus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	-	-	-	ФХ
Acridinae MacLeay, 1819 Arcypterini Bolivar, 1909 <b>Arcyptera</b> Audinet-Serville, 1839								
<i>A. fusca</i> (Pallas, 1773)	-	-	-	-	+	-	-	ФХ
<i>A. orientalis</i> Storozhenko, 1988	-	-	-	-	+	+	+	ФХ
<b>Pararcyptera</b> Tarbinsky, 1930								
<i>P. microptera</i> (Fischer-Waldheim, 1833)	-	+	-	-	-	-	-	ФХ
<i>P. meridionalis</i> (Ikonnikov, 1911)	-	-	-	-	+	+	-	ФХ
Dociostaurini Mistshenko, 1974 <b>Dociostaurus</b> Fieber, 1853								
<i>D. brevicollis</i> (Eversmann, 1848)	-	+	+	+	-	-	-	ФХ
Gomphocerini Fieber, 1853 <b>Gomphocerus</b> Thunberg, 1815								
<i>G. kudja</i> Caudell, 1927	-	-	-	-	+	+	+	ФХ
<b>Aeropedellus</b> Hebard, 1935								
<i>A. variegatus borealis</i> Mistshenko, 1951	-	-	-	-	-	+	+	3Х
<b>Gomphocerippus</b> Roberts, 1941								
<i>G. rufus</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	-	+	+	-	-	3Х
<b>Schmidtia</b> Storozhenko, 2002								
<i>S. schmidtii</i> (Ikonnikov, 1913)	-	-	-	-	+	+	+	3Х
<b>Chorthippus</b> Fieber, 1852								
<i>Ch. albomarginatus</i> (De Geer, 1773)	+	+	+	+	-	-	-	3Х
<i>Ch. apricarius</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	-	-	-	3Х
<i>Ch. caliginosus</i> Mistshenko, 1951	-	-	-	-	+	+	+	3Х
<i>Ch. dorsatus</i> (Zetterstedt, 1821)	+	+	+	+	-	-	-	3Х
<i>Ch. fallax fallax</i> (Zubowsky, 1900)	-	-	-	-	+	+	+	3Х
<i>Ch. hammarstroemi</i> (Miram, 1907)	-	-	-	-	+	+	-	3Х
<i>Ch. intermedius</i> (Bey-Bienko, 1926)	-	-	-	-	+	+	+	3Х
<i>Ch. montanus</i> (Charpentier, 1825)	+	-	+	+	+	+	+	3Х
<i>Ch. parallelus</i> (Zetterstedt, 1821)	+	+	+	+	-	-	-	3Х
<i>Ch. pullus</i> (Philippi, 1830)	-	-	-	+	-	-	-	3Х
<i>Ch. vagans</i> (Eversmann, 1848)	+	+	+	+	-	-	-	3Х
<b>Euchorthippus</b> Tarbinsky, 1925								
<i>E. declivus</i> (Brisout-Barneville, 1848)	-	-	-	+	-	-	-	3Х
<i>E. unicolor</i> (Ikonnikov, 1913)	-	-	-	-	-	+	-	3Х

Таблица 1. (продолжение)  
Table 1. (continuation)

Таксоны	Регионы							Жизненные формы
	Украина				Приамурье			
	1	2	3	4	5	6	7	
<b>Stenobothrini Brunner-Wattenwyl, 1893</b> <b>Stenobothrus Fischer, 1853</b>								
<i>S. fischeri</i> (Eversmann, 1848)	-	-	-	+	-	-	-	3X
<i>S. lineatus lineatus</i> (Panzer, 1796)	-	+	+	+	-	-	-	3X
<i>S. l. flavotibialis</i> Storozhenko, 1985	-	-	-	-	+	-	-	3X
<i>S. nigromaculatus</i> (Herrich-Schäffer, 1840)	-	+	-	+	-	-	-	3X
<i>S. stigmaticus</i> (Rambur, 1838)	+	+	+	+	-	-	-	3X
<b>Myrmeleotettix I. Bolivar, 1914</b>								
<i>M. maculatus</i> (Thunberg, 1815)	+	+	+	+	-	-	-	3X
<i>M. palpalis</i> (Zubowsky, 1900)	-	-	-	-	+	-	-	3X
<b>Omocestus I. Bolivar, 1879</b>								
<i>O. haemorrhoidalis</i> (Charpentier, 1825)	+	+	+	+	+	+	+	3X
<i>O. minutus</i> (Brullé, 1832)	-	-	-	+	-	-	-	3X
<i>O. rufipes</i> (Zetterstedt, 1821)	+	+	+	+	-	-	-	3X
<i>O. viridulus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	3X
<b>Glyptobothrus Chopard, 1951</b>								
<i>G. biguttulus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	-	-	-	3X
<i>G. brunneus</i> (Thunberg, 1815)	+	+	+	+	-	-	-	3X
<i>G. maritimus maritimus</i> (Mistshenko, 1951)	-	-	-	-	+	+	+	3X
<i>G. mollis mollis</i> (Charpentier, 1825)	+	+	+	+	-	-	-	3X
<b>Megaulacobothrus Caudell, 1921</b>								
<i>M. aethalinus</i> (Zubowsky, 1899)	-	-	-	-	+	+	+	TX
<b>Chrysochraontini Brunner-Wattenwyl, 1893</b> <b>Chrysochraon Fischer, 1853</b>								
<i>Ch. amurensis</i> Mistshenko, 1986	-	-	-	-	+	-	-	СФ
<i>Ch. dispar dispar</i> (Germar, 1836)	+	+	+	+	-	-	-	СФ
<i>Ch. d. major</i> Uvarov, 1925	-	-	-	-	+	+	+	СФ
<b>Euthystira Fieber, 1853</b>								
<i>E. brachyptera</i> (Ocskay, 1826)	+	+	+	+	+	+	+	СФ
<b>Mongolotettix Rehn, 1928</b>								
<i>M. japonicus</i> (I. Bolivar, 1898)	-	-	-	-	+	+	+	СФ
<b>Podismopsis Zubowsky, 1899</b>								
<i>P. gelida</i> Miram, 1931	-	-	-	-	+	-	+	TX
<i>P. genicularibus</i> (Shiraki, 1910)	-	-	-	-	+	+	+	TX
<i>P. ussuriensis</i> Ikonnikov, 1911	-	-	-	-	+	+	+	TX
<b>Oedipodinae Walker, 1870</b> <b>Parapleurini Brunner-Wattenwyl, 1893</b> <b>Stethophyma Fischer, 1853</b>								
<i>S. grossum</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	3X
<i>S. magister</i> (Rehn, 1902)	-	-	-	-	+	+	+	3X
<b>Mecostethus Fieber, 1852</b>								
<i>M. parapleurus</i> (Hagenbach, 1822)	-	-	-	-	+	+	+	3X

Таблица 1. (продолжение)  
Table 1. (continuation)

Таксоны	Регионы							Жизненные формы
	Украина				Приамурье			
	1	2	3	4	5	6	7	
Epacromiini Brunner-Wattenwyl, 1893 <i>Aiolopus</i> Fieber, 1853								
<i>A. thalassinus</i> (Fabricius, 1781)	+	+	+	+	-	-	-	ФХ
<i>Epacromius</i> Uvarov, 1942								
<i>E. pulverulentus</i> (Fischer-Waldheim, 1846)	-	+	-	-	+	+	+	ФХ
Locustini Kirby, 1825 <i>Locusta</i> Linnaeus, 1758								
<i>L. migratoria</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	-	-	-	ПГ
<i>Oedaleus</i> Fieber, 1853								
<i>O. infernalis</i> Saussure, 1884	-	-	-	-	+	+	+	ПГ
<i>O. decorus</i> (Germar, 1817)	-	+	+	+	-	-	-	ПГ
<i>Locusta</i> Linnaeus, 1758								
<i>P. stridulus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	+	+	-	-	ПГ
Sphingonotini Shumakov, 1963 <i>Sphingonotus</i> Fieber, 1852								
<i>S. mongolicus</i> Saussure, 1888	-	-	-	-	+	-	-	ЭБ
<i>S. caeruleans</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	+	+	-	-	-	ЭБ
Bryodemini Bey-Bienko, 1930 <i>Bryodemella</i> Yin, 1984								
<i>B. tuberculata</i> (Fabricius, 1775)	-	+	+	-	+	+	+	ПБ
Oedipodini Walker, 1870 <i>Oedipoda</i> Latreille, 1829								
<i>O. caeruleans</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	-	-	-	ЭБ
<i>Celes</i> Saussure, 1884								
<i>C. skalozubovi akitanus</i> (Shiraki, 1910)	-	-	-	-	+	+	-	ФХ
<i>C. variabilis</i> (Pallas, 1771)	-	+	+	+	-	-	-	ФХ

(+) — вид отмечен; (-) — вид не отмечен. 1–4 — регионы Украины: 1 — Западное Полесье (зона смешанных лесов), 2 — Центральное Полесье (зона смешанных лесов), 3 — Левобережное Полесье (зона смешанных лесов), 4 — зона широколиственных лесов Украины; 5–7 — регионы Приамурья на Дальнем Востоке России: 5 — Амурская область (зона широколиственных и смешанных лесов), 6 — юг Хабаровского края (зона широколиственных и смешанных лесов), 7 — Нижнее Приамурье (таёжная зона). Жизненные формы: ГБ — герпетобионты, ЗХ — злаковые хортобионты, ПБ — петробионты, ПГ — подпокровные геофилы, РГ — роющие геофилы, СФ — специализированные фитофилы, ТБ — тамнобионты, ТХ — травоядные хортобионты, ФХ — факультативные хортобионты, ЭБ — эремобионты.

(+) — species present; (-) — species absent. 1–4 — regions of Ukraine: 1 — Western Polissya (Mixed Forest Zone), 2 — Central Polissya (Mixed Forest Zone), 3 — Left-bank Polissya (Mixed Forest Zone), 4 — Broad-Leaved Forest Zone of Ukraine; 5–7 — regions of the Russian Far East: 5 — Central Priamurye (Amirskaya Oblast', the Broad-Leaved and Mixed Forest Zone), 6 — Central Priamurye (Khabarovskiy Krai, the Broad-Leaved and Mixed Forest Zone), 7 — Lower Priamurye (Taiga Zone). Life forms: ГБ — herpetobionts, ЗХ — grass-feeding chortobionts, ПБ — petrobionts, ПГ — undercovering geophilous, РГ — digging geophilous, СФ — specialized phytophilous, ТБ — thamnobionts, ТХ — herbivorous chortobionts, ФХ — facultative chortobionts, ЭБ — eremobionts.

Pamphagidae и триба Охуini из семейства Acrididae. Остальные таксоны ранга семейства обнаружены в обоих исследованных регионах. Сходство родового состава фаун менее выражено, чем у подсемейств и триб. Наибольшие различия на родовом уровне наблюдаются в семействе Acrididae. Например, в трибе Melanoplinae (подсемейство Catantopinae) вообще не выявлено родов, общих для лесных зон Украины и Приамурья. Если взять фауну восточ-

ных и западных частей Палеарктики в целом, то различия будут не столь резкими. Не отмеченные в лесных зонах Украины роды *Melanoplus*, *Miramella*, *Zubovskya* (триба Melanoplinae), *Arcyptera* (Arcypterini), *Aeropedellus* (Gomphocerini) и *Podismopsis* (Chrysochraontini) известны из украинской лесостепи, Карпат или других регионов Европы, а виды родов *Podisma* (Melanoplinae), *Locusta* (Locustini) и *Aiolopus* (Epacromiini) на Дальнем Востоке встре-

чаются значительно южнее Приамурья (на юге Приморского края и в прилегающих к нему районах Северо-Восточного Китая и Кореи). Поэтому число общих для лесных зон Европы и Дальнего Востока родов может составлять около 60–70 %.

По числу видов фауны лесных зон Украины и Приамурья сопоставимы (48 и 53 вида соответственно). Общими для сравниваемых фаун являются *Tetrix bipunctata*, *T. subulata*, *T. tenuicornis*, *Gomphocerippus rufus*, *Chorthippus montanus*, *Omocestus haemorrhoidalis*, *O. viridulus*, *Euthystira brachyptera*, *Stethophyma grossum*, *Epacromius pulverulentus*, *Psophus stridulus*, *Bryodemella tuberculata*, *Stenobothrus lineatus* и *Chrysochraon dispar*, причём два последних вида представлены на западе и востоке Палеарктики разными подвидами (табл. 1).

Наибольшее таксономическое разнообразие короткоусых прямокрылых в Украине отмечено в зоне широколиственных лесов, а в Приамурье — в Амурской области в зоне широколиственных и смешанных лесов, наименьшее — в Западном Полесье и Нижнем Приамурье соответственно (табл. 2).

Сравнение видовых списков прямокрылых Украины и Приамурья показало, что фауны отдельных регионов чётко разделяются на 2 кластера, соответствующие западной и восточной частям Палеарктики (рис. 1). Первый кластер образован фауной Украины. В нём фауна широколиственных лесов однозначно отделяется от фауны смешанных и широколиственных лесов Полесья (бутстреп-значение 100 %). Из-за относительно высокого видового разнообразия (38 видов) фауна Центрального Полесья отличается от бедных фаун Западного и Левобережного Полесья (27 и 30 видов соответственно). Второй кластер образован фауной

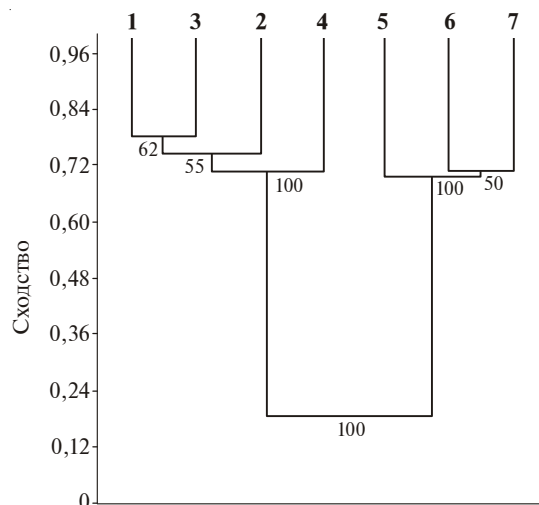


Рис. 1. Сходство видового состава фаун короткоусых прямокрылых отдельных регионов Украины и юга Дальнего Востока России (Приамурья). В основании ветвей приведены бутстреп-значения (%).

Fig. 1. Similarity of assemblages of short-horned orthopteran species in the faunas of different regions in Ukraine and south part of the Russian Far East (Amur Basin). Bootstrap probabilities (expressed in percentage) are indicated at the node of each cluster.

Приамурья. В нём фауна западной части Среднего Приамурья (Амурская область) также однозначно (бутстреп-значение 100 %) отделяется от фаун восточной части Среднего Приамурья и Нижнего Приамурья. Несомненно, состав региональных фаун Украины и Приамурья обусловлен как современными географическими и климатическими факторами, так и особенностями формирования фаун насекомых на западе и востоке Палеарктики в историческом прошлом.

Таблица 2. Число таксонов короткоусых прямокрылых лесных зон равнинной части Украины и юга Дальнего Востока России (Приамурья)

Table 2. Number of short-horned orthopteran taxa of Forest Zones of flat part of Ukraine and south part of the Russian Far East (Amur Basin)

№	Регионы	Число таксонов				
		Семейств	Подсемейств	Триб	Родов	Видов
<b>Украина</b>						
Зона смешанных лесов:						
1	Западное Полесье	2	4	10	15	27
2	Центральное Полесье	3	5	15	24	38
3	Левобережное Полесье	2	4	12	18	30
4	Зона широколиственных лесов Украины	2	4	13	24	44
<b>Приамурье</b>						
Зона широколиственных и смешанных лесов:						
5	Среднее Приамурье (Амурская область)	4	6	16	32	47
6	Среднее Приамурье (юг Хабаровского края)	3	5	13	28	41
7	Таёжная зона (Нижнее Приамурье)	2	4	10	22	34
	Всего:	4	6	17	44	87

В фауне Западного Полесья выявлено 27 видов из 15 родов, среди них нет ни одного вида, который бы не встречался в других регионах лесных зон Украины. Столь же банальна, но чуть более разнообразна фауна Левобережного Полесья (30 видов из 18 родов). Из Центрального Полесья известно наибольшее число видов короткоусых прямокрылых (38 видов из 24 родов). Обогащение фауны этой территории происходит за счёт продвижения южных видов на север по широким песчаным надпойменным террасам р. Днепр и его притоков. Сосновые леса и разнотравные луга на песках создают наиболее благоприятные условия для существования южных видов на северной границе их ареалов. Только здесь в пределах лесных зон Украины обнаружены *Xya variegata* и *Pararcyptera microptera*.

На большом протяжении смешанные леса Украины граничат с лесостепной зоной, через которую в них проникают типичные для степей представители родов *Stenobothrus*, *Myrmeleotettix*, *Omocestus*, *Shingonotus* и др. Поэтому характерной чертой фауны смешанных лесов Украины является существенное обогащение её за счёт степных элементов.

Однако наибольшее разнообразие короткоусых прямокрылых выявлено в широколиственных, главным образом дубовых, лесах в предгорьях Карпат, откуда известно 44 вида из 24 родов. В отличие от зоны смешанных лесов, вытянутой главным образом с запада на восток, протяжённость зоны широколиственных лесов одинакова как с запада на восток, так и с севера на юг, вследствие чего возрастает разнообразие ландшафтов, а в долине р. Днестр и его притоков встречаются даже участки ковыльных степей. Следует отметить, что среди всех изученных регионов Украины только здесь найдены *Tetrix tuerki*, *Pseudopodisma transsilvanica*, *Odontopodisma decipiens*, *O. rubripes*, *Pezotettix gior-nae*, *Chorthippus pullus*, *Euchorthippus declivus* и *Stenobothrus fischeri*, причём первые шесть видов

известны также из Закарпатья, Карпат и ряда других горных регионов Восточной и Центральной Европы. Это свидетельствует о том, что фауна зоны широколиственных лесов Украины обогащается не только за счёт степных элементов, но также за счёт видов, в той или иной степени связанных с горными лесами Европы.

В Приамурье меньше всего таксонов короткоусых прямокрылых отмечено из таёжной зоны (Нижнее Приамурье). Отсюда известно лишь 34 вида из 22 родов, причём только *Prumna polaris* не встречается в других исследованных регионах. Относительная бедность фауны напрямую связана с северным, по сравнению со Средним Приамурьем, положением этого региона и близостью холодного Охотского моря. В восточной части Среднего Приамурья, на территории Еврейской автономной области и Хабаровского края, отмечается увеличение разнообразия короткоусых прямокрылых, здесь найден 41 вид из 28 родов. Своеобразие фауне широколиственных и смешанных лесов юга Хабаровского края придают проникающие сюда с юга *Cinotettix ussuriensis*, *Miramella solitaria*, *Prumna primnoides* и *Euchorthippus unicolor*, которые не отмечены в других регионах Приамурья. Наибольшее таксономическое разнообразие короткоусых прямокрылых отмечено в Амурской области (47 видов из 32 родов). Следует отметить, что среди всех изученных регионов Приамурья только здесь найдены *Haplotropis brunneriana*, *Calliptamus abbreviatus*, *Arcyptera orientalis*, *Stenobothrus lineatus flavotibialis* и *Chrysochraon amurensis*. Кроме того, следует подчеркнуть, что на Дальнем Востоке именно в Амурской области проходят восточные границы ареалов ряда широко распространённых транспалеарктических и европейско-сибирских видов (*Arcyptera fusca*, *Gomphocerippus rufus*, *Stenobothrus lineatus*, *Myrmeleotettix palpalis*, *Psophus stridulus*). В отличие от Украины, в фауне Дальнего Востока России и в Приамурье в частности, широко распространённые в степной и лесостепной зонах

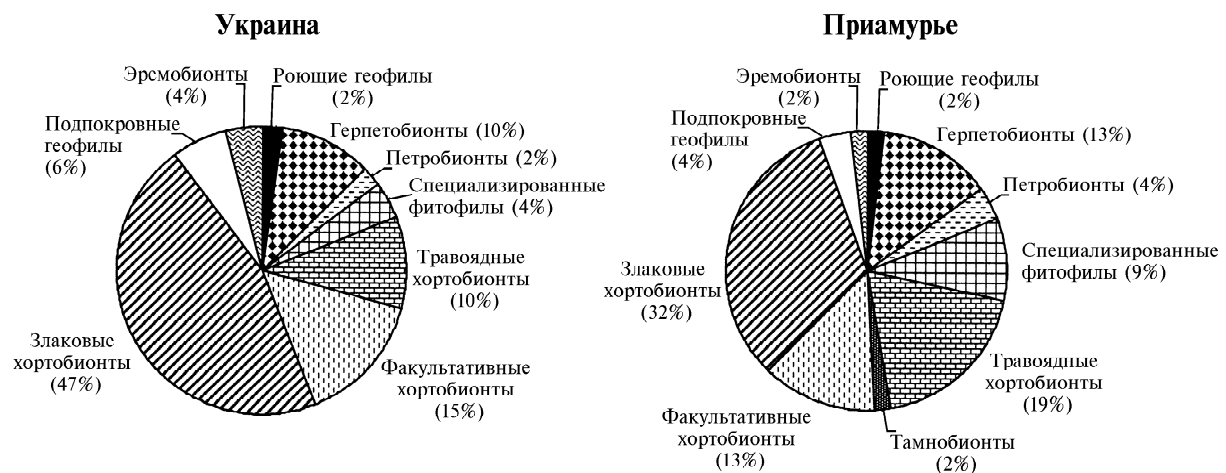


Рис. 2. Соотношение жизненных форм короткоусых прямокрылых в лесных зонах Украины и юга Дальнего Востока России.  
Fig. 2. The short-horned orthopteran life forms ratio in Forest Zones of Ukraine and south part of the Russian Far East (Amur Basin).



прямокрылые представлены очень слабо, а основу фауны составляют виды восточнопалеарктического генезиса, сформировавшиеся в притихоокеанских районах Восточной Азии [Стороженко, 2012].

Экологически короткоусые прямокрылые в умеренной зоне Палеарктики связаны с открытыми пространствами: полянами и опушками лесов, лугами, галечниковыми и песчаными отмелями по берегам водоёмов. Исключительно лесных, то есть обитающих только под пологом леса, видов в лесных зонах Украины и Приамурья нет. Поэтому мы, вслед за Г.Я. Бей-Биенко [1953], считаем эту фауну не лесной, а лугово-лесной. В спектре жизненных форм короткоусых прямокрылых как Украины, так и Приамурья преобладают фитофилы (рис. 2). В фауне Украины фитофилы (злаковые, травоядные и факультативные хортобионты и специализированные фитофилы) в сумме составляют 76 %, а геофилы (герпетобионты, петробионты, эремобионты, подпокровные и роющие геофилы) — 24 %. В Приамурье фитофилы в сумме составляют 75 %, а геофилы — 25 %. Обращает на себя внимание тот факт, что в Украине к злаковым хортобионтам относится почти половина зарегистрированных видов, тогда как в Приамурье к этой жизненной форме относится лишь треть видов. Уменьшение доли злаковых хортобионтов в Приамурье происходит главным образом за счёт увеличения разнообразия травоядных хортобионтов, специализированных фитофилов и тамнобионтов, тогда как доли факультативных хортобионтов в обоих регионах вполне сопоставимы (13–15 %). Очевидно, что в лесных зонах Украины наиболее разнообразны прямокрылые, трофически и топически тесно связанные со злаками, а доля видов, питающихся преимущественно широколиственными травами и кустарниками не превышает 10 %. В Приамурье число связанных со злаками видов заметно уменьшается, а доля встречающихся на опушках и лесных полянах травоядных хортобионтов и тамнобионтов (то есть видов, питающихся листьями деревьев, кустарников и трав) возрастает в 2 раза по сравнению с Украиной. По-видимому, эта тенденция отражает существенные различия в структуре сообществ короткоусых прямокрылых в западной и восточной частях Палеарктики, лежащих между 48° и 52° с.ш.

Таким образом, лугово-лесные фауны короткоусых прямокрылых Украины и Приамурья характеризуются приблизительно одинаковым, относительно низким уровнем видового разнообразия; в каждом регионе обитает около 50 видов. Таксономическая структура фауны прямокрылых достаточно больших по площади и лежащих на одной широте лесных регионов в западной и восточной частях Палеарктики сходна. Фауна складывается из представителей преимущественно одних и тех же семейств, подсемейств и триб. Почти половина из зарегистрированных родов встречается как в Украине, так и в Приамурье, но большинство из них на западе и востоке Палеарктики представлено раз-

ными видами. Поэтому общих для лесных зон Украины и Приамурья видов всего 14. Характерной чертой фауны смешанных лесов Украины является существенное обогащение её за счёт степных элементов. Напротив, в фауне Приамурья степные виды представлены слабо, а увеличение разнообразия происходит за счёт видов восточноазиатского и ориентального происхождения, связанных со сплошным лесным поясом, протянувшимся по тихоокеанскому побережью от Камчатки до Юго-Восточной Азии. В лесных зонах Украины и Приамурья короткоусые прямокрылые представлены практически одним и тем же набором жизненных форм, причём соотношение фитофилов и геофилов одинаковое и составляет три к одному. Среди фитофилов в фауне Украины преобладают «луговые» виды, трофически и топически тесно связанные со злаками, тогда как в Приамурье явственно возрастает доля видов, обитающих на опушках широколиственных лесов, питающихся листьями кустарников и трав, поэтому дальневосточная фауна носит более выраженный «лесной» облик. Там не менее, сходное соотношение фитофилов и геофилов в лесных зонах равнинной части Украины и юга Дальнего Востока России является наглядным примером экологического параллелизма, когда на территориях со сходной ландшафтной структурой формируется иная по видовому составу, но подобная по типу занимаемых экологических ниш фауна.

Большое влияние на формирование современных фаун короткоусых прямокрылых Украины и Приамурья оказало похолодание в конце плейстоцена. Широколиственные леса Украины и лесная зона Приамурья в России находятся южнее границы сплошного оледенения и имеют относительно богатую фауну прямокрылых с более выраженным «лесным» обликом. Связи лесной зоны Приамурья и зоны широколиственных лесов Украины соответственно со сплошным лесным поясом Восточной Азии и горными лесами Центральной и Восточной Европы способствовали сохранению тут более выраженной «лесной» фауны, представленной преимущественно травоядными хортобионтами.

Территория Украинского Полесья в конце плейстоцена (Днепровское оледенение) была целиком покрыта льдом, на юго-западе ледник достигал г. Львова, выдающаяся по руслу Днепра на юг полоса оледенения достигла Днепропетровска (современная степная зона). Поэтому фауна прямокрылых Украинского Полесья значительно беднее избежавшей оледенения зоны широколиственных лесов и состоит из видов-вселенцев из более южных территорий. Наиболее богатой в Украинском Полесье является фауна Центрального Полесья несмотря на то, что эта территория также подверглась сплошному оледенению в плейстоцене. По-видимому, фауна Центрального Полесья сформировалась путём более эффективного проникновения на север ряда южных, степных видов прямокрылых по песчаным террасам Днепра в голоцене,

о чём свидетельствует отсутствие здесь видов, которые не встречались бы в смежных регионах Украинского Полесья или украинской лесостепи [Пушкар, 2011а].

## Благодарности

Мы искренне признательны А.В. Горохову (Санкт-Петербург) за предоставленную возможность ознакомиться с коллекциями ЗИН РАН. Исследование поддержано грантами РФФИ № 11-04-90454 и ДФФД (Державний фонд фундаментальних досліджень) № Ф40.4/043, а также грантами Отделения биологических наук РАН № 12-I-ОБН-02 и 12-I-П30-03.

## Литература

- Бей-Биенко Г.Я. 1953. Прямокрылые — Orthoptera и кожистокрылые — Dermaptera // Животный мир СССР. Т. IV. Лесная зона. М.—Л.: АН СССР. С.527–552.
- Копанева Л.М., Надворный В.Г. 1981. Ортоптероидные насекомые (Blattoptera, Mantoptera, Orthoptera, Dermaptera) поймы Днепра и его притоков // Энтомологическое обозрение. Т. 60. Вып. 2. С.290–301.
- Ликович И.М. 1957. Некоторые данные о фауне прямокрылых (Orthoptera) Закарпатья // Доклады и сообщения Ужгородского университета. Серия Биология. Т. 1. С.61–64.
- Ликович И.М. 1959. К вопросу о вертикальном распределении прямокрылых (Orthoptera) в Закарпатья // Ужгородский государственный университет. Научные записки. Т.40. С.227–238.
- Маринич О.М., Пархоменко Г.О., Пашенко В.М., Петренко О.М., Шниченко П.Г. 2007. Фізико-географічне районування [карта] // Національний атлас України. Київ: ДНВП «Картографія». С.228–229.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Пономаренко М.Г., Зинченко Ю.Н., Гершензон З.С. 2012. Сравнительный фаунистический анализ ипномеутоидных чешуекрылых (Lepidoptera: Yponomeutidae, Plutellidae, Ypsilophoridae) лесных зон Украины и юга Дальнего Востока России // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып.23. Владивосток: Дальнаука. С.65–76.
- Попова Л.И., Сергеев М.Г. 1983. Изменение сообществ прямокрылых насекомых Верхнего и Среднего Приамурья в связи с хозяйственной деятельностью человека // Охрана живой природы. С.170–172.
- Правдин Ф.Н. 1971. Жизненные формы у животных и принципы их классификации // Доклады Московского общества испытателей природы 1967–1968 гг. (зоология и ботаника). С.17–20.
- Правдин Ф.Н. 1978. Экологическая география насекомых Средней Азии. Ортоптероиды. М.: Наука. 272 с.
- Прошалькин М.Ю., Астафурова Ю.В. 2012. Пчелы-галактиды Украины (Hymenoptera, Apoidea, Halactidae): фауна и зональное распространение // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып.23. Владивосток: Дальнаука. С.93–113.
- Пушкар Т.И. 2008. Фауна і екологія коротковусих прямокрилих (Orthoptera, Caelifera) Новгород-Сіверського Полісся України // Известия харьковского энтомологического общества. Т.15. Nos 1–2. С.33–42.
- Пушкар Т.И. 2009а. Фауна і екологія коротковусих прямокрилих (Orthoptera, Caelifera) природного заповідника «Розточчя» // Известия харьковского энтомологического общества. Т.17. Nos 1–2. С.7–13.
- Пушкар Т.И. 2009б. Фауна і екологія коротковусих прямокрилих (Orthoptera, Caelifera) Рівненського природного заповідника // Збереження та відтворення біорізноманіття природно-заповідних територій. Матеріали міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 10-річчю Рівненського природного заповідника. Сарни. 11–13 червня 2009 року. Рівне: ВАТ «Рівненська друкарня». С.525–535.
- Пушкар Т.И. 2009в. Фауна й екологія коротковусих прямокрилих (Orthoptera, Caelifera) Шацького національного парку // Науковий вісник Волинського національного університету ім. Лесі Українки. Присвячується 25-річчю Шацького національного природного парку. No.2. Луцьк: ВНУ. С.118–126.
- Пушкар Т.И. 2010. Ряд Прямокрилі (Orthoptera) // Членистоногі природного заповідника «Розточчя». Львів. С.124–135.
- Пушкар Т.И. 2011а. Коротковусі прямокрилі (Orthoptera, Caelifera) Лісостепу, Мішаних та Широколистяних лісів України (фауна, екологія, таксономія): автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ. 22 с.
- Пушкар Т.И. 2011б. Види рода *Sphingonotus* (Orthoptera: Acrididae) фауни України // Вестник зоологии. Т.45. No.2. С.113–125.
- Сергеев М.Г., Дубатов В.В. 2009. К фауне богомол (Dictyoptera: Mantodea) и прямокрылых (Orthoptera) низовий Амура // Амурский зоологический журнал. Т.1. No.1. С.3–5.
- Стороженко С.Ю. 1986. Фауна и стациальное распределение прямокрылых насекомых (Orthoptera) Амурской области // Систематика и экология насекомых Дальнего Востока. Владивосток. С.2–12.
- Стороженко С.Ю. 1992. Надотряд Orthopteroidea — Ортоптероидные // Насекомые Хинганского заповедника. Ч. I. Владивосток: Дальнаука. С.44–52.
- Стороженко С.Ю. 2010. Прямокрылые насекомые (Orthoptera) низовий Амура // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып.21. Владивосток: Дальнаука. С.53–66.
- Стороженко С.Ю. 2011. Особенности распространения прямокрылых насекомых (Orthoptera) на Дальнем Востоке России // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Дополнительный том. Анализ фауны и общий указатель названий. Владивосток: Дальнаука. С.46–64.
- Стороженко С.Ю. 2012. Прямокрылые насекомые (Orthoptera) бассейна Японского моря // Растительный и животный мир островов северо-западной части Тихого океана. Материалы Международного курильского и Международного сахалинского проектов. Владивосток: Дальнаука. С.217–246.
- Титар В.М. 2007. Зоогеографічне районування [карта] // Національний атлас України. Київ: ДНВП «Картографія». С.218.
- Чернов Ю.И., Лелей А.С., Стороженко С.Ю. 2011. Таксономическое разнообразие насекомых Дальнего Востока России // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Дополнительный том. Анализ фауны и общий указатель названий. Владивосток: Дальнаука. С.7–45.
- Черняховский М.Е. 1970. Морфо-функциональные особенности жизненных форм саранчовых // Фауна и экология животных. Учёные записки МГПИ им. В.И. Ленина. No.394. Москва. С.47–63.
- Черняховский М.Е. 1976. Жизненные формы саранчовых лесных полей Приморья // Современные проблемы зоологии и совершенствование методики её преподавания в вузе и школе. Пермь. С.156–158.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2006. Paleontological statistics (Version 1.57). 78 p.
- Křištin A., Balla M., Fabriciusová V., Hruz V., Kačuch P. 2011. Orthoptera and Mantodea in fragments of seminatural habitats in lowlands of SE Slovakia and SW Transcarpathian Ukraine // Articulata. Bd.26. Ht.2. P.109–121.
- Pushkar T.I. 2009. *Tetrix tuerki* (Orthoptera, Tetrigidae): distribution in Ukraine, ecological characteristic and features of biology // Вестник зоологии. Т.43. No.1. С.15–28.
- Storozhenko S., Gorochov A. 1992. Contribution to the knowledge of the Orthopteran fauna of Ukrainian Carpathians (Orthoptera) // Folia entomologica Hungarica. Т.52. P.93–96.