

Разнообразие, высотное распределение и население прямокрылых насекомых (Orthoptera) Северо-Западной Тувы (бассейн р. Ак-Суг)

Diversity, altitudinal distribution and assemblages of Orthoptera in North-Western Tuva (the Ak-Sug River Basin), Russia

М.Г. Сергеев*, **, Н.С. Батурина**
M.G. Sergeev*, **, N.S. Baturina**

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

** Новосибирский государственный университет, ул. Пирогова 2, Новосибирск 630090 Россия.
** Novosibirsk State University, Pirogova Str. 2, Novosibirsk 630090 Russia.

Ключевые слова: прямокрылые насекомые, сообщество, население, Тува, высотное распределение, биоразнообразие, обилие, классификация.

Key words: Orthoptera, assemblage, Tuva, altitudinal distribution, biodiversity, abundance, classification.

Резюме. Впервые охарактеризованы видовое богатство, высотное распределение и основные типы сообществ прямокрылых насекомых Северо-Западной Тувы в бассейне р. Ак-Суг. Обнаружены 30 видов, в том числе кузнечики — 2, прыгунчики — 2 и саранчовые — 26 видов. Впервые для Тувы по личинкам указывается прыгунчик *Tetrix tartara* (I. Bolívar, 1887), а для северо-запада региона — саранчовое *Schmidtiacris schmidtii* (Ikonnikov, 1913). Показано, что видовое богатство прямокрылых сокращается снизу вверх, причём резкие перепады прослеживаются на уровнях 1400 и 1600 м н.у.м. Сравнительный анализ сообществ показывает, что они образуют несколько более или менее чётких совокупностей: (1) сообщества сухих опушек верхней части лесного пояса; (2) хорошо увлажнённых местообитаний у верхней границы таёжного пояса с доминированием *Chorthippus montanus* (Charp.); (3) короткотравных тундр на высотах, превышающих 2000 м н.у.м.; (4) лугово-степных стадий среднегорий; (5) нижних пойм в интервале 1400–1600 м н.у.м.; (6) сухих, в том числе опустыненных, степей нижней части бассейна реки; (7) пойм и нижних террас с преобладанием *Chorthippus karelini* (Uv.) и *Ch. fallax* (Zub.); (8) не заселённых прямокрылыми во время обследования пойм и нижних террас.

Abstract. The species diversity of Orthoptera, their altitudinal distribution patterns and the main types of their assemblages are described for the Ak-Sug River Basin (the north-western part of the Tuva Republic in South Siberia) for the first time. 30 species have been found, namely 2 species of Tettigoniidae, 2 of Tetrigidae, and 26 species of Acrididae. *Tetrix tartara* (I. Bolívar, 1887) has been found in Tuva for the first time (based on larvae determination). *Schmidtiacris schmidtii* (Ikonnikov, 1913) has been found in North-Western Tuva for the first time too. In general, the orthopteran species diversity decreases upwards. However, some sharp transformations in altitudinal distribution of the species are revealed on the altitudes about 1400 and 1600 m a.s.l. At

least several main clusters of the local orthopteran assemblages can be discriminated: (1) some assemblages of the dry openings at the upper part of the forest altitudinal belt; (2) of the wet habitats near the timber-line, with dominance of *Chorthippus montanus* (Charp.); (3) of the short-grass tundras on the high altitudes (above 2000 m a.s.l.); (4) of the meadow-steppe ecosystems of the middle altitudes; (5) of the lower flood-plains on the altitudes between 1400 and 1600 m a.s.l.; (6) of the dry steppes (including the semi-desert ones) in the lower part of the Ak-Sug River Basin; (7) of the flood-plains and the lower terraces with dominance of *Chorthippus karelini* (Uv.) and *Ch. fallax* (Zub.); (8) of the flood-plains and the lower terraces without Orthoptera during our studies.

Введение

Прямокрылые — одна из самых заметных групп насекомых в горах юга Сибири. Особенно многочисленны они в аридизированных межгорных котловинах Юго-Восточного Алтая и Тувы. Именно здесь, в первую очередь в степных и полупустынных экосистемах, Orthoptera могут играть главную роль в трансформации потоков вещества и энергии [Stebaev, 1968; Sergeev, 1990]. Преобладание среди них фитофагии в значительной степени обуславливает то, что многие прямокрылые время от времени вредят сельскому хозяйству, особенно это относится к саранчовым, некоторые из которых периодически размножаются в массе. Вместе с тем среди местных Orthoptera представлены виды с небольшими ареалами, часто с разрежёнными популяциями, т.е. потенциальные кандидаты на включение не только в местные Красные книги, но и в Красный список Международного союза охраны природы.

В полной мере это относится к Туве, расположенной в центральной части Алтае-Саянской горной системы. Исследования прямокрылых насекомых этого региона с той или иной степенью интенсивности ведутся уже почти 70 лет. Отрывочные сведения о прямокрылых региона появились ещё в первой половине XX века [Miram, 1929]. Однако более или менее представительные данные о видовом составе, эколого-географическом распределении, биологии этой группы (так же как и многих других) начали накапливаться только после вхождения Тувы в состав СССР. Значительные материалы были собраны первыми экспедициями новосибирских биологов 1947–1949 гг. [Berezhkov, 1951; Cherepanov, 1951].

Новый этап в исследовании ортоптероидов Тувы связан с И.В. Стебаевым. Экспедиции под его руководством или инициированные им периодически работали в разных частях Тувы, начиная с 1960-х годов. Огромные материалы, собранные в то время, были в основном обработаны, но их большая часть, по сути, не проанализирована и не опубликована. Позднее (с 1997 г.) исследования Orthopteroidea в разных районах Тувы и в сопредельном Западном Саяне были продолжены под руководством М.Г. Сергеева. В то же время в Туве работали комплексные экспедиции с участием польских, новосибирских и тувинских экологов под руководством И.В. Стебаева. Однако все эти исследования охватывали в основном Убсунурскую и Улуг-Хемскую котловины [Stebaev, 1968; Kazakova, Sergeev, 1993; Stebaev et al., 2001].

Таким образом, прямокрылые насекомые западных, северо-западных, северных и самых восточных регионов Тувы остаются фактически не изученными, но если преимущественно горно-таёжные районы севера и северо-востока не представляют особого интереса с ортоптерологической точки зрения (хотя и там возможно обнаружение новых для Тувы видов), то её запад и северо-запад (в первую очередь так называемая Хемчикская котловина и её горное окружение) аридизированы, характеризуются господством степных ландшафтов и, соответственно, благоприятны для Orthoptera в целом. Цель данной публикации — подвести итоги первого этапа исследований видового богатства и населения прямокрылых насекомых Северо-Западной Тувы.

Материалы и методы

Данные собраны в августе 2016 г. и, отчасти, в июле 2012 г. на профиле, пересекающем южный макросклон западной части Западного Саяна в пределах так называемого Алашского плато от пер. Саянский до выхода р. Ак-Суг в долину р. Хемчик. Для этого района характерен так называемый южно-западно-саянский тип высотной поясности [Kuminova et al., 1985], которому свойственно ярко выраженное остепнение почти по всему макросклону вплоть до

высот 1600–1800 м н.у.м. Леса здесь развиты почти исключительно по местным северным склонам, а также вдоль рек. В последние десятилетия в регионе прослеживается постепенное повышение средних температур воздуха и уменьшение среднегодового количества осадков [Andreychik, Mongush, 2013], т.е. его аридизация постепенно увеличивается.

Местные трансекты закладывались в пределах 200-метровых интервалов в диапазоне высот от 800 до 2000 м н.у.м. Каждый такой трансект включал все основные ландшафтные выделы с учётом их пригодности для существования прямокрылых насекомых: как правило, южные склоны, верхние и нижние террасы, а также верхние и нижние поймы. Изученные участки либо не нарушены, либо слабо нарушены в результате выпаса. Кроме того, исследованы горные тундры на участках, примыкающих в перевалу (абсолютные высоты свыше 2200 м). Численность прямокрылых на каждом участке оценивалась с помощью стандартного метода — учёта на время [Gause, 1930; Sergeev, 1992]. 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 связей между сообществами использовано эвклидово расстояние (для долей видов в сообществе) [Pesenko, 1982]. Классификация сообществ построена с помощью кластерного анализа методами невзвешенного попарного арифметического среднего (UPGMA) и Уорда (основанном на минимизации внутригрупповой дисперсии расстояний между объектами на каждом этапе объединения в группы) [Pesenko, 1982]. Для их ординации использован метод главных компонент. Рассчитаны показатели разнообразия, в том числе индекс информационного разнообразия Шеннона (для основания e) и сопряжённая с ним выравненность. Для расчётов использовано лицензионное [StatSoft, Inc., 2011. STATISTICA (data analysis software system), version 10] и свободно распространяемое программное обеспечение PAST, version 3.14 [Hammer et al., 2001].

Результаты и обсуждение

Разнообразие. В Туве в целом, по нашим оценкам, известно не менее 88 видов прямокрылых, в том числе 16 видов кузнечиков (Tettigoniidae), 2 — сверчков (Gryllidae), 1 — триперстов (Tridactylidae), 6 — прыгунчиков (Tetrigidae) и 63 вида саранчовых (Acrididae) [Sergeev, 1992, 1993, 1995]. Своеобразна фауна Убсунурской котловины, в пределах которой хорошо представлены таксоны, связанные в основном с пустынными и полупустынными областями, например, из родов *Deracanthina* I. Bol.,

Deracanthella I. Bol., *Eulithoxenus* B.-Bien., *Bienkoxenus* Čejchan, *Eremippus* Uv., *Compsorhipis* Sauss., *Sphingonotus* Fieb. Значительная часть подобных видов не заходит севернее хребтов Западного и Восточного Танну-Ола. Для более влажных и залесённых частей Тувы характерны прямокрылые, экологически связанные с луговым разнотравьем и зарослями опушечных кустарников, из родов *Prumna* Motsch., *Stauroderus* I. Bol., *Megaulacobothrus* Caud.,

Psophus F. d. W. В северо-западной части Тувы (в том числе в Хемчикской котловине), видимо, обитает не более 60–62 видов данного отряда. На изученном профиле обнаружены 30 видов прямокрылых (табл. 1–3), в том числе кузнечики — 2, прыгунчики — 2 и саранчовые — 26 видов. Среди неожиданных находок — сибирско-притихоокеанский *Schmidtiacris schmidti* (Ikonnikov, 1913), ранее указанный нами из самой западной части Улуг-Хемс-

Таблица 1. Обилие (экз./ч) прямокрылых насекомых в Северо-Западной Туве (высотные интервалы 800–1200 м н.у.м.)
Table 1. Abundance (ind. per hour) of Orthoptera in North-Western Tuva (altitudes 800–1200 m a.s.l.)

Вид	800–1000 м				1000–1200 м			
	Юго-восточный склон	Верхняя терраса	Нижняя терраса	Верхняя пойма	Юго-восточный склон, верхняя часть	Юго-восточный склон, нижняя часть	Верхняя терраса	Нижняя терраса
<i>Gampsocleis sedakovii</i> (Fischer de Waldheim)	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Tetrix tartara</i> (I. Bolivar) (?)	–	–	–	20	–	–	–	–
<i>Tetrix bipunctata</i> (Linnaeus)	–	–	20	6,67	–	–	–	–
<i>Calliptamus abbreviatus</i> Ikonnikov	90	48	–	–	7,5	405	–	–
<i>Euthystira japonica</i> (I. Bolivar)	–	–	–	–	7,5	22,5	–	+
<i>Arcyptera fusca</i> (Pallas)	–	–	20	6,67	37,5	–	–	–
<i>Stenobothrus eurasius</i> Zubovsky	–	–	–	–	–	30	–	–
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i> (Charpentier)	–	–	20	–	–	–	–	–
<i>Myrmeleotettix palpalis</i> (Zubovsky)	–	–	–	–	–	142,5	–	–
<i>Glyptobothrus porphyropterus</i> (Vorontsovsky)	18	–	–	26,67	–	30	–	–
<i>Glyptobothrus dubius</i> (Zubovsky)	36	552	660	26,67	–	120	82,5	–
<i>Chorthippus intermedius</i> (Bey-Bienko)	–	–	–	40	–	–	37,5	20
<i>Chorthippus hammarstroemi</i> (Miram)	–	–	40	–	15	60	7,5	–
<i>Chorthippus fallax</i> (Zubovsky)	–	–	1120	40	22,5	7,5	30	6,67
<i>Chorthippus dichrous</i> (Eversmann)	–	–	100	–	–	–	–	–
<i>Chorthippus karelini</i> (Uvarov)	–	–	120	–	–	–	–	6,67
<i>Schmidtiacris schmidti</i> (Ikonnikov)	–	–	20	13,33	–	–	–	–
<i>Oedaleus decorus</i> (Germar)	150	200	–	26,67	–	7,5	–	–
<i>Celes skalozubovi</i> Adelung	6	8	20	–	7,5	–	–	–
<i>Bryodemella holdereri</i> (Krauss)	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Bryodemella tuberculata</i> (Fabricius)	–	8	–	–	–	7,5	22,5	–
<i>Bryodema gebleri</i> (Fischer de Waldheim)	48	48	–	–	–	30	–	–
<i>Angaracris barabensis</i> (Pallas)	6	88	–	–	–	37,5	15	–
Суммарное обилие	354	952	2140	206,68	97,5	900	195	33,34
Индекс Шеннона	1,505	1,246	1,299	2,053	1,586	1,785	1,541	0,953
Выравненность	0,774	0,567	0,564	0,934	0,885	0,718	0,86	0,687

Примечание. + — Виды, найденные вне учётов.
Note. + — Species caught only during faunistic studies.

Таблица 2. Обилие (экз./ч) прямокрылых насекомых в Северо-Западной Туве (высотные интервалы 1200–1600 м н.у.м.)
Table 2. Abundance (ind. per hour) of Orthoptera in North-Western Tuva (altitudes 1200–1600 m a.s.l.)

Вид	1200–1400 м			1400–1600 м		
	Южный склон	Нижняя терраса	Пойма	Южный склон	Верхняя терраса	Пойма
<i>Gampsocleis sedakovii</i> (Fischer de Waldheim)	–	12	–	–	–	–
<i>Metrioptera brachyptera</i> (Linnaeus)	–	–	–	20	–	–
<i>Tetrix bipunctata</i> (Linnaeus)	–	–	72	–	–	–
<i>Bohemanella frigida</i> (Boheman)	–	–	–	–	5	10
<i>Podismopsis poppiusi</i> (Miram)	–	–	–	10	–	–
<i>Arcyptera fusca</i> (Pallas)	–	–	–	60	45	–
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i> (Charpentier)	–	636	12	–	–	–
<i>Myrmeleotettix palpalis</i> (Zubovsky)	32	216	24	–	–	–
<i>Gomphocerus sibiricus</i> (Linnaeus)	–	–	–	–	5	–
<i>Glyptobothrus porphyropterus</i> (Vorontsovsky)	192	30	60	–	–	–
<i>Glyptobothrus dubius</i> (Zubovsky)	120	30	–	–	–	–
<i>Chorthippus apricarius</i> (Linnaeus)	–	–	–	–	5	–
<i>Chorthippus intermedius</i> (Bey-Bienko)	–	24	12	60	–	–
<i>Chorthippus fallax</i> (Zubovsky)	–	192	48	–	5	–
<i>Chorthippus montanus</i> (Charpentier)	–	–	–	10	15	–
<i>Chorthippus karelini</i> (Uvarov)	–	348	156	–	–	–
<i>Oedaleus decorus</i> (Germar)	–	12	–	–	–	–
<i>Bryodemella tuberculata</i> (Fabricius)	32	24	12	–	–	20
<i>Angaracris barabensis</i> (Pallas)	48	108	–	–	–	–
Суммарное обилие	424	1632	396	160	80	30
Индекс Шеннона	1,353	1,739	1,706	1,342	1,331	0,637
Выравненность	0,84	0,725	0,821	0,834	0,743	0,918

Таблица 3. Обилие (экз./ч) прямокрылых насекомых в Северо-Западной Туве (выше 1600 м н.у.м.)
Table 3. Abundance (ind. per hour) of Orthoptera in North-Western Tuva (above 1600 m a.s.l.)

Вид	1600–1800 м			1800–2000 м	Выше 2000 м
	Южный склон	Верхняя терраса	Болото	Верхняя терраса	Тундра
<i>Bohemanella frigida</i> (Boheman)	–	–	–	6	–
<i>Podismopsis altaica</i> Zubovsky	–	–	–	12	–
<i>Gomphocerus sibiricus</i> (Linnaeus)	–	–	–	–	7,5
<i>Glyptobothrus porphyropterus</i> (Vorontsovsky)	22,5	12	–	–	–
<i>Chorthippus montanus</i> (Charpentier)	–	–	100	60	–
Суммарное обилие	22,5	12	100	78	7,5
Индекс Шеннона	0	0	0	0,687	0
Выравненность	–	–	–	0,625	–

кой (Центральнотувинской) котловины [Sergeev, 1982]. Его новое место нахождения (СЗ Тува, 16 км 3 с. Суг-Аксы, нижнее течение р. Ак-Суг, прав. берег, 51°24,862' с.ш., 91° 03,814' в.д., нижняя терраса и верх-

няя пойма, луга, 13.08.2016, 802–803 м н.у.м., 3 самки, М.Г. Сергеев) — самое западное из известных. Кроме того, здесь же и в тот же день в верхней пойме отловлены три личинки, по большинству признаков

принадлежащие к широко распространённому в Средней Азии и Казахстане *Tetrix tartara* (I. Bolivar, 1887) — виду, который ранее для Тувы не приводился, но указывался для Юго-Восточного Алтая [Sergeev, 1982; Storozhenko et al., 1994], Внутренней Монголии [Ma et al., 1991] и северного макросклона Наньшаня в Ганьсу [Sun et al., 2015].

Высотное распределение. На изученном профиле выявленное видовое богатство прямокрылых сокращается снизу вверх, причём резкие перепады прослеживаются на уровнях 1400 и 1600 м н.у.м. Разнообразие видов в нижней части профиля определяется преимущественно прямокрылыми, в той или иной степени связанными со степями (табл. 1–3), по крайней мере, в горах юга Сибири. Таковы *Calliptamus abbreviatus* Ikonn., *Euthystira japonica* (I. Bol.), *Myrmeleotettix palpalis* (Zub.), *Glyptobothrus dubius* (Zub.), *Chorthippus hammarstroemi* (Mir.), *Oedaleus decorus* (Germ.), *Celes skalozubovi* Adel. Только в нижней горной части долины Ак-Суга найдены *Tetrix tartara* (I. Bol.) (?), *Chorthippus dichrous* (Ev.), *Schmidtiacris schmidti* (Ikonn.), *Bryodemella holdereri* (Kr.) и *Bryodema gebleri* (F. d. W.), т.е. виды, северные границы ареалов которых на юге Сибири почти не выходят за пределы северной границы степной зоны. Выше уровня 1000 м н.у.м. не встречены также типичные степные саранчовые — *Stenobothrus eurasius* Zub. и *Angaracris barabensis* (Pall.).

Выше уровня 1600 м не найдены широко распространённые виды: как лугово-степные *Arcyptera fusca* (Pall.) и *Chorthippus intermedius* (B.-Bien.), так и тяготеющие преимущественно к ксерофитным местообитаниям *Chorthippus fallax* (Zub.) и *Bryodemella tuberculata* (F.). Только в высотном интервале 1400–1600 м н.у.м. обнаружены связанные с лесными лугами и опушками *Metrioptera brachyptera* (L.) и *Podismopsis poppiusi* (Mir.), а также *Chorthippus apricarius* (L.). С 1400 м н.у.м. начинают встречаться саранчовые, основная область распространения которых приходится на северную половину Палеарктики: полярная (*Bohemanella frigida* (Boh.)) и сибирская кобылки (*Gomphocerus sibiricus* (L.)) и лесной конёк — *Chorthippus montanus* (Charp.). Именно эти виды (вместе с *Podismopsis altaica* Zub. и *Glyptobothrus porphyropterus* (Vor.)) в разных сочетаниях найдены в верхней части профиля.

Сообщества

Население прямокрылых нижней части долины р. Ак-Суг с её ярко выраженным остепнением характеризуется, во-первых, высокой их численностью, в первую очередь в собственно степных местообитаниях (табл. 1–2). У выхода реки из гор прямокрылые наиболее обильны на остепненных лугах нижних террас. Здесь господствуют типичные для подобных местообитаний *Chorthippus fallax* (Zub.) и *Glyptobothrus dubius* (Zub.). Вместе со степными видами здесь встречаются и саранчовые, обычно связанные с мезофит-

ными злаковниками (*Chorthippus dichrous* (Ev.), *Ch. karelini* (Uv.), в какой-то степени *Schmidtiacris schmidti* (Ikonn.) или даже лугами (*Arcyptera fusca* (Pall.)). На степных верхних террасах и южных склонах сохраняется доминирование *Glyptobothrus dubius* (Zub.), а *Chorthippus fallax* (Zub.) замещается *Oedaleus decorus* (Germ.). Только в этих стациях найдены *Calliptamus abbreviatus* Ikonn. и все местные представители трибы Bryodemini. На низкотравных лугах верхних пойм выявлены тяготеющие к мезогигрофитной растительности виды, такие как *Tetrix tartara* (I. Bol.) и *Chorthippus intermedius* (B.-Bien.). В регулярно затапливаемых нижних поймах под пологом леса прямокрылые вообще отсутствовали.

В средней части горно-степного пояса максимальная численность прямокрылых зарегистрирована в каменистых кустарниковых сухих степях нижних частей южных склонов (табл. 1). В местных сообществах господствует *Calliptamus abbreviatus* Ikonn., к числу доминантов также принадлежат связанные преимущественно с сухими степями *Myrmeleotettix palpalis* (Zub.) и *Glyptobothrus dubius* (Zub.). На крутых верхних частях южных склонов (в том числе на высотах, превышающих 1200 м н.у.м.) с крупными камнями, осыпями, кустарниками и высоким разнотравьем выявлены бедные, но своеобразные сообщества, в которых содоминантами выступают *Arcyptera fusca* (Pall.) и *Chorthippus fallax* (Zub.). На степных верхних террасах преобладают *Glyptobothrus dubius* (Zub.), *Chorthippus fallax* (Zub.) и лугово-степной *Ch. intermedius* (B.-Bien.). Луговые поляны нижних террас заселены очень бедными группировками с доминированием того же *Ch. intermedius* (B.-Bien.). В местных поймах прямокрылые не найдены.

В верхней части горно-степного пояса в кустарниковых степях южных склонов наряду с *Glyptobothrus dubius* (Zub.) доминирует *G. porphyropterus* (Vor.), представляющий группу *G. biguttulus* (L.), представители которой очень часто заселяют нарушенные лугово-степные стации. Кроме того, здесь обитают и виды, в той или иной степени связанные с сухими степями (табл. 2). Хорошо развитые нижние террасы заняты короткотравными, местами выбитыми лугами. Численность прямокрылых на них значительна. Господствует характерный для такой растительности *Omocestus haemorrhoidalis* (Charp.). В число доминантов входят тяготеющий к сухим злаковникам *Chorthippus karelini* (Uv.), а также обычные в нижней части бассейна реки *Ch. fallax* (Zub.) и *Myrmeleotettix palpalis* (Zub.). В местных поймах прямокрылые почти не попадают на галечниках, но на сырых глинистых участках с осоково-злаковой растительностью обычны *Chorthippus karelini* (Uv.) и *Glyptobothrus porphyropterus* (Vor.), к которым присоединяется прыгунчик *Tetrix bipunctata* (L.).

Выше 1400 м н.у.м. суммарное обилие прямокрылых повсеместно падает, доминирование перехо-

дит к видам, в той или иной степени связанным с разными вариантами лугов. Так, на южных склонах в кустарниковой лугово-степной растительности наиболее обычны *Arcyptera fusca* (Pall.) и *Chorthippus intermedius* (В.-Bien.). Первый вид доминирует и на короткотравных лугах верхних террас, перемежающихся зарослями курильского чая. Здесь к нему присоединяются полярная и сибирская кобылки. На залесённых нижних террасах прямокрылые не найдены. В поймах же в невысокой разрежённой растительности и на галечниках выявлены необычные группировки из полярной кобылки и *Bryodemella tuberculata* (F.), по-видимому, временные.

В таёжном поясе прямокрылых немного (табл. 3). Встречаются они почти исключительно на небольших открытых участках, в том числе антропогенных, с короткотравной растительностью и кустарниками, а также на травяных болотах. Ещё выше, в разных

вариантах горных тундр (в том числе ерниковых) и альпийских лужков, саранчовые малочисленны, но попадаются почти везде. Это виды, широко распространённые в северной в бореальной Евразии, а именно полярная и сибирская кобылки, а также лесной конёк. Здесь встречается и эндемик Алтае-Саянской горной области *Podismopsis altaica* Zub.

Сравнительный анализ всех изученных сообществ показывает, что они образуют несколько более или менее чётких совокупностей (рис. 1). Уровень поддержки бутстраппинга в большинстве случаев ниже 50 % (при 1000 повторностях), однако значение коэффициента кофенетической корреляции велико (для кластеризации по Уорду — 0,844). Кластеризация с помощью метода невзвешенного попарного арифметического среднего даёт очень похожие результаты, а уровень кофенетической корреляции ещё выше — 0,939. Ординация методом главных компо-

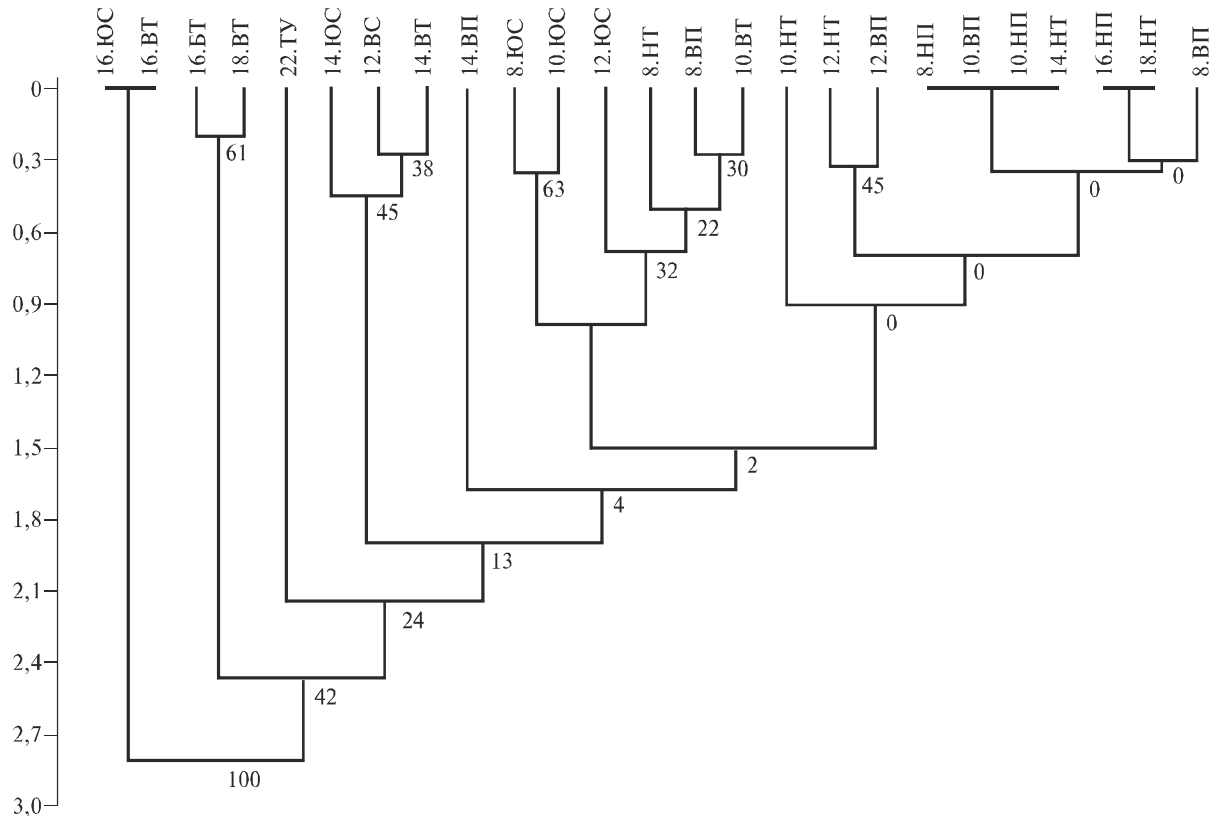


Рис. 1. Различия сообществ прямокрылых в бассейне р. Ак-Суг (Северо-Западная Тува) (евклидово расстояние, кластеризация по Уорду; поддержка кластеров для 1000 повторностей): 8–22 — высотные интервалы (8 — 800–1000 м н.у.м.; 10 — 1000–1200 м; 12 — 1200–1400 м; 14 — 1400–1600 м; 16 — 1600–1800 м; 18 — 1800–2000 м; 22 — выше 2200 м); ЮС — нижние и средние части южных склонов; ВС — верхняя часть южного склона; ВТ — верхние и НТ — нижние террасы; ВП — верхняя и НП — нижняя поймы; БТ — болото; ТУ — горная тундра у Саянского перевала.

Fig. 1. The Euclidean distances between the orthopteran assemblages in the Ak-Sug River Basin (North-Western Tuva) (Ward's hierarchical clustering; bootstrapping for 1000 random sampling with replacement); 8–22 — altitudinal belts (8 — 800–1000 m a.s.l.; 10 — 1000–1200 m; 12 — 1200–1400 m; 14 — 1400–1600 m; 16 — 1600–1800 m; 18 — 1800–2000 m; 22 — above 2200 m); ЮС — lower and middle parts of southern slopes; ВС — upper part of the southern slope; ВТ — upper and НТ — lower terraces; ВП — upper and НП — lower flood plains; БТ — the mountain swamp; ТУ — the mountain tundra just near Sayan Pass.

нент распределяет сопоставляемые сообщества почти идентично, а первые три компонента снимают 57,8 % дисперсии.

Очень чётко от всей остальной совокупности отличаются сообщества сухих опушек верхней части лесного пояса (рис. 1), в которых встречен исключительно *Glyptobothrus porphyropterus* (Vor.). На следующем уровне отделяются сообщества хорошо увлажнённых местообитаний с доминированием *Chorthippus montanus* (Charp.) у верхней границы таёжного пояса, в том числе в ёрниковой тундре, и группировки, выявленные в короткотравной тундре на высотах, превышающих 2000 м н.у.м., где встречается исключительно сибирская кобылка. Все такие сообщества характеризуются низким разнообразием видов (как правило, не более трёх). Соответственно, индекс Шеннона заметно ниже 1 (табл. 3).

Довольно хорошо обособлены сообщества, заселяющие лугово-степные станции выше 1200 м н.у.м.: в них везде основным доминантом является *Arcyptera fusca* (Pall.), но к нему в различных условиях добавляются разные виды. Особняком располагаются и группировки нижних пойм на высотах между 1400 и 1600 м н.у.м.. Их своеобразие уже было отмечено выше. Подобные сообщества, как правило, состоят из сравнительно небольшого числа видов прямокрылых (2–7), уровень индекса Шеннона — средний, а выравненность близка к 1 (табл. 2). Наконец, оставшиеся сообщества распадаются на два кластера: один из них явно связан с сухими, в том числе опустыненными, степями нижней части бассейна реки. В подобных группировках всегда заметно присутствие *Glyptobothrus dubius* (Zub.), хотя по численности он может уступать другим видам: *Calliptamus abbreviatus* Ikonn., *Oedaleus decorus* (Germ.), *Chorthippus fallax* (Zub.) и т.п. Как правило, в таких станциях встречается довольно много видов (6–12), суммарная численность высока, значения индекса Шеннона превышают 1,2, а выравненность заметно ниже 1 (табл. 1–2). Во второй большой кластер попадают станции пойм и нижних террас, в которых либо прямокрылые во время исследований вообще не найдены, хотя их присутствие, хотя бы временное, там возможно, либо выявлены группировки с преобладанием главным образом *Chorthippus karelini* (Uv.) и *Ch. fallax* (Zub.) (табл. 1–2). Последние могут включать до 11 видов прямокрылых и характеризоваться сравнительно высокими значениями индекса Шеннона (1,7–2,1) при выравненности между 0,72 и 0,94.

Заключение

Впервые охарактеризованы видовое богатство, высотное распределение и основные типы сообществ прямокрылых насекомых Северо-Западной Тувы в бассейне р. Ак-Суг. Обнаружены 30 видов, в том числе кузнечики — 2, прыгунчики — 2 и саранчовые — 26 видов. Впервые для Тувы по личинкам

указывается прыгунчик *Tetrix tartara* (I. Bolivar, 1887), а для северо-запада региона — саранчовое *Schmidtiacris schmidti* (Ikonnikov, 1913).

Первые результаты исследований видовой богатства, высотного распределения и населения прямокрылых насекомых бассейна р. Ак-Суг в Северо-Западной Туве подтверждают, что этот район лежит в центральной части Сарматской (степной) биогеографической провинции [Sergeev, 1992, 1993], точнее — в Саянском округе её Алтайско-Саянской подпровинции. Фауна этой территории явно обеднена по сравнению с фаунами Убсунурской котловины, большей части Горного Алтая и Забайкалья. Сюда не проникают, с одной стороны, многие прямокрылые, связанные главным образом с аридными пространствами внутренних частей Евразии, а с другой — виды, предпочитающие луговое разнотравье и опушечные заросли кустарников и высокотравья. Вместе с тем определённую специфику этой территории придаёт присутствие популяций сибирско-притихоокеанского *Schmidtiacris schmidti* (Ikonn.).

Несмотря на характерное для всей Алтае-Саянской горной системы преобладание Orthoptera, полностью либо частично не способных летать [Lockwood, Sergeev, 2000], анализ высотного распределения прямокрылых и их сообществ демонстрирует как довольно широкое вертикальное распространение большинства видов, так и значительное «перемешивание» их группировок, например, в ряде случаев объединяющих формы, связанные как с сухими степями, так и с лесными лугами. Очевидно, именно поэтому довольно резкая смена видового состава и населения прослеживается только в среднегорьях, на высотах 1400–1600 м н.у.м., до которых не поднимается большинство степных прямокрылых и выше которых становятся обычными виды, связанные преимущественно с бореальными районами Палеарктики.

Сравнительный анализ сообществ показывает, что они образуют несколько более или менее чётких совокупностей: (1) сообщества сухих опушек верхней части лесного пояса; (2) хорошо увлажнённых местообитаний у верхней границы таёжного пояса с доминированием *Chorthippus montanus* (Charp.); (3) короткотравных тундр на высотах, превышающих 2000 м н.у.м.; (4) лугово-степных стадий среднегогорий; (5) нижних пойм в интервале 1400–1600 м н.у.м.; (6) сухих, в том числе опустыненных, степей нижней части бассейна реки; (7) пойм и нижних террас с преобладанием *Chorthippus karelini* (Uv.) и *Ch. fallax* (Zub.); (8) не заселённых прямокрылыми во время обследования пойм и нижних террас.

Благодарности

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ (16-04-00706) и программы ФНИ государственных академий наук на 2017–2019 гг., проект VI.51.1.7 (0311-2016-0007).

Литература

- Andreychik M.F., Mongush L.D.-N. 2013. [Some changes of atmospheric precipitation and a hydrothermal index relative to climatic warming in Khemchik intermountain depression of Tyva Republic] // Vestnik Krasnojarskogo Gosudarstvennogo Agrouniversiteta. No.6. P.76–79. [In Russian].
- Berezhkov R.P. 1951. [Grasshoppers of Tuva Region] // Izvestia Zapadno-Sibirskogo Filiala AN SSSR. Serija Biologicheskaya. Vol.1. No.1. P.17–23. [In Russian].
- Cherepanov A.I. 1951. [Some data about insect pests of agricultural plants of Tuva] // Izvestia Zapadno-Sibirskogo Filiala AN SSSR. Serija Biologicheskaya. Vol.1. No.1. P.3–15. [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 the Orthoptera populations in natural and anthropogenic areas of mountain depressions in Southern Siberia // Entomological Review. Vol.72. No.4. P.70–80.
- Kuminova A.V., Sedel'nikov V.P., Maskaev Ju.M., Shoba V.A., Ershova E.A., Namzalov B.B., Pavlova G.G., Mal'tseva T.V., Parshutina L.P. 1985. [Vegetation cover and natural rangelands of the Tuvian ASSR]. Novosibirsk: Nauka. 256 p. [In Russian].
- Lockwood J.A., Sergeev M.G. 2000. Comparative biogeography of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in North America and Siberia: Application to the conservation of biodiversity // Journal of Insect Conservation. Vol.4. No.3. P.161–172.
- Ma Y., Li H., Kang L. 1991. The grassland insects of Inner Mongolia. Beijing: Tianze Eldonejo, 467 p. [In Chinese].
- Miram E. 1929. Beiträge zur Kenntnis der paläarktischen Orthopteren // Doklady AN SSSR, A. Bd.5. S.115–118.
- Pesenko Ju.A. 1982. [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies]. M.: Nauka. 287 p. [In Russian].
- Sergeev M.G. 1982. [New findings of Orthoptera in Siberia and their possible zoogeographical significance. Communication 1] // Poleznye i vrednye nasekomye Sibiri. Novosibirsk: Nauka. P.42–46. [In Russian].
- Sergeev M.G. 1990. [Continental differentiation of steppe communities of Orthoptera] // Izvestia SO AN SSSR. Ser. Biological Sciences. No.3. P.85–89. [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.
- Stebaev I.V. 1968. [Characteristics of above-ground and on-ground zoo-microbiological complexes of the steppe landscapes of West and Middle Siberia] // Zoologicheskij Zhurnal. Vol.47. No.5. P.661–675. [In Russian].
- Stebaev I.V., Pshentsyna L.B., Molodtsov V.V. 2001. [Spatial differentiation of trophic relationships of grasshoppers (Acrididae) and their inclusion in the biogeocoenotic processes of the steppe ecosystems in the cryo-arid regions of South Siberia] // Sibirskij Ekologicheskij Zhurnal. Vol.8. No.1. P.9–18.
- Storozhenko S.Yu., Ichikawa A., Uchida M. 1994. Review of Orthoptera of the Eastern Palearctica. Genus *Tetrix* Latreille (Tetrigidae, Tetriginae). Part. 2 // New Entomologist. Vol.43. No.3–4. P.43–54.
- Sun T., Liu Z.Y., Qin L.P., Long R.J. 2015. Grasshopper (Orthoptera: Acrididae) community composition in the rangeland of the northern slopes of the Qilian Mountains in Northwestern China // Journal of Insect Science. Vol.15. No.6. P.1–7. doi: 10.1093/jisesa/ieu171.

Поступила в редакцию 26.03.2017