

П. М. Рафес

О ЖИЗНЕННЫХ ФОРМАХ НАСЕКОМЫХ, ОБИТАЮЩИХ НА НАРЫНСКИХ ПЕСКАХ ПОЛУПУСТЫННОГО ЗАВОЛЖЬЯ

[P. M. RAFES. ÜBER BIOLOGISCHEN FORMEN DER INSEKTEN, DIE NARYN
SANDGEGEND DER HALBWÜSTENER TRANSWOLGAGEBIET BEWOHNEN]

В составе Песчаного отряда Института леса АН СССР (руководитель А. Г. Гаель) автор настоящей статьи в 1952—1954 гг. изучал формирование энтомофауны лесных насаждений на Нарынских песках. Для решения этой задачи было необходимо выявить не только, какие формы живут в этих лесных насаждениях, откуда и как они туда попадают, но и какие формы обитают по соседству с лесом, чем они характеризуются, стремятся ли в лес или избегают лесных условий. В связи с такими задачами требовал решения и более общий вопрос: чем характеризуются лесные и окружающие их другие биогеоценозы в Нарынских песках и каковы их взаимоотношения?

Рамки статьи не позволяют подробно характеризовать ландшафт Нарынских песков, его происхождение, развитие и расчленение, а также дать зоогеографическую характеристику энтомофауны этого массива; я принужден изложить эти данные лишь конспективно.

Нарынскими песками, или Рын-песками, называется северо-западная часть Волжско-Уральского песчаного массива, входящая в зону полупустынь. Это лентообразные гряды (казахское слово «нарын» обозначает ленту) песков, разделенные понижениями («ашиками»).

Гряды Нарынских песков и руслообразные ложбины между ними представляют комплекс дельтово-аллювиальных образований в результате многократного перемещения древних рек. Этот процесс закончился после Хвалынской трансгрессии, примерно 5—6 тысяч лет до н. э. Дальнейшее зарастание песчаных бугров травами, кустарниками и деревьями закрепляло рельеф.

Вместе с растительностью, пришедшей в течение «атлантического» климатического периода (5—6 тысяч лет до н. э.) из степной и даже лесной зон (ивы, тополи, черная ольха), затем в период максимальной регрессии Каспия (2—4 тысячи лет до н. э.) из зоны пустынь, появлялись и насекомые, живущие за счет этих растений. Интродукция сосны, белой акации и некоторых других пород, начатая в конце XIX ст., сопровождалась завозом некоторых специфических для них насекомых.

В настоящее время в Нарынских песках существуют три типа биогеоценозов: 1) в нарынах — бугры голого, сыпучего песка с рассеянными на них кустиками псаммофитов; 2) на ашиках — густая злаковая растительность на сформировавшейся песчаной (более степного или более лугового типа) почве (как вариант второго типа: к травяному покрову могут присоединяться деревья и кустарники); 3) в котловинах между песчаными буграми — лес.

Выявление группировок, характеризующих эти три типа биогеоценозов, показало бы экологическое размещение насекомых, а комплекс этих группировок дал бы энтомогеографическую характеристику Нарынских песков. Автор настоящей работы не проводил систематических количественных учетов, позволяющих сравнивать обилие или быть уверенным в отсутствии тех или иных видов по конкретным биотопам. Мои сборы позволяют утверждать лишь безусловное наличие вида в определенном биотопе. Признание же этого вида доминантом или индикатором («эндемиком») может быть сделано в значительной мере по субъективному впечатлению; отметим, что Каменский (1949) считал это допустимым. Вместе с тем необходимо подчеркнуть, что названный автор очень обоснованно связывал группировки насекомых с растительными ассоциациями. Задача настоящей статьи и состоит в выявлении связей насекомых с конкретными биотопами, чтобы этим путем выявить эндемиков.

Среди насекомых в названных трех типах биогеоценозов можно обнаружить представителей пустынной, полупустынной, степной, лесостепной и лесной зон. Размещение этих насекомых теоретически должно было бы происходить по следующей схеме: автохтонные элементы, т. е. специфические представители данной ландшафтно-географической зоны, населяют типичные зональные станции; аллохтонные элементы должны занять интразональные биотопы, наиболее сходные с типичными ландшафтами, из которых пришел вид. В очень многих случаях распределение именно таково. В частности, большинство дендрофилов, как и в Наурзуме (Каменский, 1949), — представители лесной и лесостепной зон. Зоогеографически характерные виды стенотопны, стабильно локализованы, что отмечается и Каменским (1949) и Стебаевым (1957); примеры таких зоогеографически характерных видов приведены ниже, при характеристике жизненных форм.

Полупустыня характеризуется перемежающимися участками, типичными либо для степи, либо для пустыни. Кроме того, на Рын-песках, наряду с пустынными и степными, развились и настоящие лесные биогеоценозы. Типичность этих участков для тех или иных зон определяется главным образом соответственным сходством почвенного и растительного покровов; вместе с тем нахождение севернее зоны пустынь и южнее степей вводит специфический зональный фактор — воздействие климата полупустыни, промежуточного между степным и пустынным. Весьма основательно предположение, что именно климат играет значительную роль в формировании фауны полупустыни.

Очевидно, данных о нахождении какого-либо вида на ашиках («степи»), песках («пустыни») или в древесных насаждениях («леса»), о его зоогеографическом происхождении и о степени его ксеро-, мезо- или гигрофилии еще недостаточно для определения его жизненной формы. Необходимо охарактеризовать взаимосвязи насекомых с прочими компонентами биогеоценозов.

Первой связью, определяющей отношение животного организма к среде, следует считать кормовую, так как именно она поддерживает существование организма в любой среде и она вводит его в новые условия; возьмем, например, приход тех или иных растений со специфическим комплексом живущих за их счет насекомых.

Тер-Минасян (1944) и другие авторы показывают, что распространение насекомых и распределение их внутри ареала в подавляющем большинстве случаев определяются их историческими связями с теми или иными ландшафтами через кормовые растения.

Переход в зону с другим климатом сплошь и рядом приводит к смене стадий, правилу которой зачастую следует и кормовой объект (у фитофагов — растение, у энтомофагов — насекомые-жертвы).

Объясняя географическое распространение белянок, Кузнецов (1930) показал их связь с химизмом кормовых растений; обусловленную настроенностью пищеварительных (вкусовых и обонятельных) инстинктов этих насекомых.

На втором месте стоит приспособленность к микроклимату среды. Удаление границ ареала от его центра зависит от способности организма (при наличии корма) переносить изменения в потребных количествах света, тепла, влажности и прочих климатических условий среды, что и определяет в целом стено- или эврибионтность вида. В приспособлении вида к микроклиматическим условиям и проявляется правило смены стадий по зонам (Бей-Биенко, 1930). Очень многие авторы объясняют размещение животных в тех или иных биотопах по степени их ксеро-, мезо- и гигрофилии. Этот принцип как бы оставляет в стороне вопрос о кормовых связях и выводит на первое место такие свойства животных, как свето-, тепло- и влаголюбивость. Вопрос о наличии корма особенно легко ускользает из внимания, когда речь идет о полифагах.

В очень редких, можно сказать исключительных случаях насекомое оказывается лишено обычных для него кормовых растений и приспособляется к питанию другими. В таких исключительных случаях кормовые связи организма как будто становятся на второе место (поскольку приемлемые микроклиматические условия уже оказываются налицо); однако кормовые связи не теряют своего решающего значения, так как невозможность их создания разумеется привела бы к гибели организма и к его исчезновению в данном месте, несмотря на приемлемость микроклимата.

Медведев (1954) приводит примеры тепло-, свето- или тенелюбивых форм, которые либо многоядны, либо связаны с аналогичными формами кормовых растений.

Иногда решающим для выбора стадии в данном месте, т. е. определяющим экологическую валентность вида, оказывается не сумма, а какой-либо один или несколько факторов среды. Если взять три основных связи со средой — объект питания, биотоп и ярус добывания пищи, то решающей связью будет та, диапазон которой уже. В самом деле, расширяя свои ареалы, монофаг следует за кормовым растением до предельных температур или влажности. Штейнберг (1952) приводит пример насекомых, распространение которых в пойме Урала не доходит до границ ареала их кормовых растений. Полифаг, меняя объекты питания, стремится остаться в оптимальных гидротермических условиях. Так, Беляева (1955) сообщает о жуках полупустыни, которые в крайних условиях существования способны переходить на несвойственные им корма. Виды, обладающие широким диапазоном всех этих связей, имеют возможность максимального расширения своего ареала за счет обитания в самых разнообразных биотопах. Например, сосна «привела» лубоеда *Blastophagus piniperda* L. в Нарынские пески полупустыни, и здесь он, придерживаясь кормового растения и оставаясь мезофилом, в условиях большой засухливости «опустился» до корневых лап;¹ огневка *Etiella zinckenella* Tr. заселила, помимо бобовых из травяного покрова беслесных пространств, желтую и белую акацию и охватила, кроме степных ксерофитных биотопов, лесные мезофитные. Шапошников (1953) сообщает, что обитающие на осокоре тли *Thecabius affinis* Kalt., перейдя на лютики, и *Pemphigus bursarius* L. — на салат и осот, проникли севернее, чем осокорь.

Обосновывая вхождение того или иного животного в конкретный биогеоценоз, т. е. его адаптированность к специфическим условиям последнего,

¹ Это случай «микростациональной локализации», которая по Стебаеву (1957), удовлетворяет требованиям вида и условиям местной среды, которая в общем для данного вида мало благоприятна.

мы должны определить жизненную форму животного. Определяющими чертами жизненной формы должны быть, во-первых, трофические связи — тип питания и места добывания корма, а во-вторых — предпочитаемый гидротермический режим.

В основу выделения жизненных форм насекомых мною положены типы питания и ярусы (горизонты) добывания корма. Выделение жизненных форм по таким признакам было предложено Формозовым (1950, 1956) и представляется наиболее рациональным, так как строится на основных связях животного со средой. Нельзя забывать, что исследование кормовых связей, как экологической категории, вскрывает и экономическое значение животных.

Разумеется, трофическими связями не исчерпывается понятие жизненной формы. Однако, поскольку тип обмена веществ и характер его регуляции лежат в основе экологической характеристики, можно считать вполне правильным, что основой группировки служат особенности питания.

Отнесение вида к какому-либо ярусу обитания произведено не по максимуму временипрепровождения, а по характеру добывания пищи. Например, жуки-щелкуны-скариты, проводящие большую часть суток в норках и с наступлением темноты выходящие на поверхность почвы для охоты, должны быть отнесены не к гео-, а к герпетобионтам. Такой подход к вопросу обосновал выделение группы аэробиионтов (Догель, 1921), т. е. насекомых, добывающих корм на лету. Поэтому наименование «обитатель» («бионт») той или иной среды в нижеследующем изложении следует понимать как добывающий в этой среде корм; заменять укоренившийся термин из-за его некоторой неточности вряд-ли целесообразно.

Следует подчеркнуть, что при характеристике питания большинства насекомых я считал основным кормом тот, который потребляется в личиночной фазе, а не в фазе имаго. Поэтому многие жуки-дровосеки отнесены не к потребителям пыльцы, а к ксилофагам, многие бабочки — не к потребителям нектара, а к вредителям листьев. Исключение сделано для ктырей, у которых питание во взрослой фазе имеет очень большое значение.

Очень многие виды связаны с объектом питания лишь в личиночной фазе, но окукливаются они обычно в том же биотопе; и взрослые насекомые остаются там же, обеспечивая потомству доступный корм. Однако известны и такие формы, например ктыри, у которых имаго занимают значительно более широкие станции, чем личинки; песчаные осы, летающие над цветущими растениями на ашиках, воспитывают личинок в норках на открытых песках. Все же — это исключения, а большинство видов характерно для биотопов, где питаются личинки.

Приведенные выше соображения позволяют обосновать определение жизненной формы насекомых-паразитов. Поскольку основное питание их происходит в фазе личинки, прикрепленной к организму хозяина (внутри или на поверхности его), места (ярусы, горизонты) обитания последнего будут местами (ярусами, горизонтами) обитания паразита. Подчеркиваю, что место обитания¹ я определяю в относительно ши-

¹ Слова «место обитания», «местообитание» понимают по-разному. Во-первых, так обозначают место, где обитает вид или особь, не вкладывая терминологического значения, т. е. не вводя их в ряд «ареал—станция». Во-вторых, местом обитания называют станцию. И то и другое, по-моему, допустимо. Если же этот термин отделять от понятия станции («территории обитания»), то местом обитания следует называть конкретный элемент биотопа, служащий виду убежищем; например, станция рыжего соснового пилильщика — сосновые леса, а место обитания — охвоенные ветви. В этом случае «место обитания» равнозначно «микростанции» (Стебаев, 1957).

роком смысле слова («грунт», «поверхность почвы», «толща травяного покрова» и т. п.), а не в узком (например, «зарытый в почву навозный шар» или «норка в песке»); поэтому нет оснований местом обитания паразита называть организм хозяина. Ввиду того, что в настоящей работе рассматриваются только паразиты насекомых, они отнесены к энтомофагам.

Факультативное посещение каких-либо горизонтов или особых условий послужило основанием для выявления таких подгрупп, как боттриоксены; эти посетители нор должны быть отнесены к обитателям того яруса, где они постоянно добывают пищу.

С учетом вышеизложенных соображений составлена приводимая нами таблица, в которой примеры жизненных форм по ярусам добывания пищи расположены в вертикальных столбцах. Стремление же тех или иных форм к определенным гидротермическим условиям, обозначаемое окончанием «фил», показано в горизонтальных строках. Необходимо подчеркнуть, что приведенные примеры расставлены в экологические группировки этой таблицы не по общей характеристике вида на всем его ареале, а лишь по поведению его в Нарынских песках. Иначе говоря, жизненная форма того или иного вида определяет характер его популяции (в представлении Гилярова, 1954) в местных типах биоценозов.

Перечень примеров в таблице далеко не исчерпывает всего разнообразия мира насекомых Нарынских песков, многие представители энтомофауны которых остались мною не отмеченными. Примеры приводятся главным образом из прямокрылых, полужесткокрылых, жесткокрылых, перепончатокрылых и двукрылых; равнокрылые и чешуекрылые изучены значительно меньше, а остальные отряды почти не затронуты.

Рассмотрим характерные особенности каждой группы.

Обитатели почво-грунтов — геобионты либо активно добывают себе корм в грунте, либо потребляют пищу, которую заготавливают им особи, выходящие на поверхность. По характеру пищи они могут быть разделены на фито-, энтомо-, копро- и сапрофагов. Подавляющее большинство геобионтов обитает в грунте в фазах яйца, личинки и куколки, а взрослые насекомые покидают грунт; к геобионтам они отнесены, поскольку основное питание проходит в фазе личинки.

Активно добывающих корм можно разделить на следующие подгруппы:

а) потребители корней (и других подземных частей растений) — ризофаги: личинки хрущей, щелкунов, чернотелок, гусеницы подгрызающих совок и др.;

б) хищники, поедающие других геобионтов — свободно-живущие энтомофаги: личинки жуков-щелкунов, кардиофорусов и др.;

в) потребители детрита и других разлагающихся органических веществ — сапрофаги.

К геобионтам-сапрофагам следует относить и боттриоксенов, т. е. комменсалов, посещающих норы грызунов; однако не следует относить к ним тех боттриоксенов, которые питаются, как правило, в других горизонтах, а не в грунте.

Питающиеся заготовленным кормом, т. е. не передвигаясь для этого активно, которых можно назвать норниками, разделяются на такие подгруппы:

г) потребители растительной пищи — фитофаги, например гнездящиеся в земле пчелы;

д) питающиеся насекомыми — энтомофаги; для некоторых из них заготавливают корм родители (например, роющие осы), другие паразитируют в подземных гнездах перепончатокрылых, поедая заготовленную чужую пищу, или в кубышках саранчовых и др.;

е) питающиеся экскрементами, заготовленными в земляном гнезде — копрофаги.

Обитатели поверхности почвы — герпетобионты мною разделены на обитателей открытых (в том числе и прибрежных) пространств и обитателей поверхности, закрытой растительным покровом, листвой, растительными остатками. Сюда отнесены формы, названные Бей-Биенко и Мищенко (1951) открытыми геофилами и герпетобионтами. Если строго придерживаться принципа называть обитателями горизонта (яруса) те формы, которые в данном горизонте (ярусе) добывают пищу, то к герпетобионтам будут относиться те насекомые, которые питаются, либо не поднимаясь на растения, либо поднимаясь на них лишь случайно и на короткий срок.

Подгруппы можно наметить следующие:

а) живущие на открытых (с редкой растительностью) местах песков или берегов соров и грязей и питающиеся растительностью — открытые герпетобионты-фитофаги;

б) живущие так же, но хищничающие — открытые герпетобионты-энтомофаги;

в) живущие скрытно (под травяным покровом или под лесной подстилкой) растительноядные насекомые — скрытые герпетобионты-фитофаги, в том числе и «норники», выходящие питаться на поверхность, например сверчки;

г) живущие так же (скрытно) хищники — скрытные герпетобионты-энтомофаги, например некоторые жуужелицы; сюда же относятся «норники», охотящиеся на поверхности, например медведки, личинки муравьиных львов и др.;

д) живущие скрытно (обычно в кормовом субстрате) потребители разлагающегося органического вещества — скрытные герпетобионты-сапрофаги;

е) живущие так же потребители экскрементов — скрытные герпетобионты-копрофаги.

Обитатели травяного покрова — хортобионты разделяются только по характеру питания на фито- и энтомофагов, так как наблюдения и материалы автора не дают оснований для деления их по ярусам травяного покрова.

Обитатели наземных частей деревьев и кустарников — дендробионты. Объединение в одну группу собственно дендробионтов и тамнобионтов (Бей-Биенко и Мищенко, 1951) сделано вследствие невозможности найти объективные различия между деревьями и кустарниками как местами обитания. Ветвление от корневой шейки у кустарников или образование кроны на некоторой высоте ствола у деревьев имеют значение с точки зрения, например, достижимости ветвей прыгающими саранчовыми, но не играют почти никакой роли для ряда летающих насекомых. Состав вредителей той или иной породы, насколько мне известно, не изменяется в связи с переходом ее от кустарниковой к древовидной форме; в частности, мною не замечено таких различий на лохе и тополе, имеющих в Нарынских песках обе формы. Обитатели подземных частей деревьев отнесены в группу геобионтов.

Дендробионты-фитофаги живут, как правило, непосредственно на кормовом субстрате или даже внутри него. Можно выделить насекомых, живущих за счет органов ассимиляции (листьев, почек, побегов) и обитающих на них или в них; листо- и хвоегрызущие, сосущие, минирующие и другими способами повреждающие листья насекомые могут быть названы филлобионтами-филлофагами. Живущих за счет генеративных органов — цветков и плодов, и обитающих в них можно назвать карпобионтами-карпофагами. Насекомых, протачивающих кору, луб, забо-

Примеры жизненных форм из
Beispiele der biologischen Formen

Экологические группы пиронии. Ökologische Gruppierung	Группы жизненных форм. Gruppen der biologischen Formen	Обитатели почво-грунтов — геобионты Bodensbewohner	Обитатели поверхности грунта (в том числе обитатели подстилки) — герпетобионты Bodensflächebewohner (darunter Streubewohner)
Пустынные ксерофилы. Xerophile Wüstenarten.	{ <i>Anomala errans</i> F. <i>Scarites bucida</i> Pall.	{ <i>Hyalorrhhipis clausi</i> (Kitt.).	
Полупустынные ксерофилы. Xerophile Semiwüstenarten.	{ <i>Polyphylla alba</i> Pall. <i>Aphodius aequalis</i> A. Schm. <i>Ceratophyus polyceros</i> Pall. <i>Chioneosoma pulvereum</i> Knoch. <i>Potosia karelini</i> Zubk. <i>Byrsinus fossor</i> (M. R.). <i>Blissus putoni</i> Jak.		
Степные ксерофилы. Xerophile Steppenarten.	{ <i>Legnotus picipes</i> (Fall.). <i>Aphodius sulcatus</i> F. <i>A. punctipennis</i> Er. <i>Gymnopleurus mopsus</i> Pall. <i>Gonocephalum pusillum</i> F.	{ <i>Cicindela atrata</i> Pall. <i>Harpalus calathoides</i> Motsch. <i>Calosoma denticolle</i> Gebl.	
Эврибионтные ксерофилы. Xerophile eurytope Arten.	{ <i>Scarabaeus sacer</i> L. <i>Anoxia pilosa</i> F. <i>Epicometis hirta</i> Poda <i>Pimelia subglobosa</i> Pall. <i>Nomia diversipes</i> Latr.	{ <i>Harpalus fuscipalpis</i> Sturm. <i>Cleonus piger</i> Scop.	
Слабомезофильные степные формы. Schwachmesophile Steppenarten.	{ <i>Crypticus quisquilius</i> L.	{ <i>Sciocoris cursitans</i> (F.).	
Степные мезофилы (типичные). Mesophile Steppenarten.	{ <i>Anisoplia segetum zoubkovi</i> Kryn. <i>Cardiophorus rufipes</i> Goeze.		
Луговые мезофилы. Mesophile Wiesenarten.	{ <i>Agriotes lineatus</i> L.	{ <i>Gryllulus desertus</i> (Pall.).	

Таблица 1

энтомофауны Нарынских песков
von Naryn Sandgegens Insektenfauna

Обитатели травяного покрова — хортобионты Grasbewohner	Обитатели наземных частей деревьев и кустарников — дендробионты Baum- und Strauchbewohner	Обитатели воды — гидробионты Wasserbewohner	Добывающие корм в воздухе — аэробионты Luftbewohner (Arten, die ins Luft sich nähren)
<i>Ochrilidia hebetata kazaka</i> (Tarb.).	—	—	<i>Satanas gigas</i> Eversm. <i>Polysarca ungulata</i> Pall. <i>Apoclea helvipes</i> Loew.
<i>Sphenoptera exarata</i> Fisch. <i>Agrilus sericans</i> Kiesw. <i>Phimodera distincta</i> Jak.	—	—	—
<i>Calliptamus italicus italicus</i> (L.). <i>C. barbarus barbarus</i> (Costa). <i>Chorosoma schillingi</i> (Schill.). <i>Ptochus porcellus</i> Boh. <i>Cataglyphis cursor aeneus</i> Nyl. <i>Ulochlena hirta</i> Hb.	<i>Chaninthus pannonicus</i> Germ.	—	<i>Leptogaster cylindrica</i> Deg. <i>Echthistus rufinervis</i> Wied.
<i>Dociostaurus brevicollis</i> (Ev.). <i>Zicrona coerulea</i> (L.). <i>Carpocoris fuscispinus</i> (Boh.). <i>Dolycoris baccarum</i> (L.). <i>Formica rufibarbis</i> F.	<i>Bulaea lichatschovi</i> Humm.	—	—
<i>Adelphocoris lineolatus</i> Goeze. <i>Eurydema festiva</i> (L.) <i>Eurygaster integriceps</i> Put.	—	—	—
<i>Decticus verrucivorus</i> L. <i>Paracryptera microptera microptera</i> F.-W. <i>Dicranomerus agilis</i> (Scop.). <i>Malacosoma castrensis</i> L.	—	—	—
<i>Tettigonia viridissima</i> L. <i>Chorthippus albomarginatus</i> (Hv.). <i>Aiolopus thalassinus</i> (Fabr.).	<i>Lepyronia coleoptrata</i> L.	—	—

Экологические группировки. Ökologische Gruppierung Группы жизненных форм. Gruppen der biologischen Formen	Обитатели почво-грунтов — геобионты Bodensbewohner	Обитатели поверхности грунта (в том числе обитатели подстилки) — герпетобионты Bodensflächebewohner (darunter Streubewohner)
Лесные мезофилы. Mesophile Waldarten.	—	—
Эврибионтные мезофилы. Mesophile eurytope Arten.	<i>Lasiopsis caninus</i> Zoubk.	—
Гигрофилы (в том числе галофилы) Feuchtsüchtiger (darunter Salzsüchtiger).	—	<i>Sphingonotus salinus</i> (Pall.). <i>Saldula pallipes</i> (F.). <i>Cicindela elegans</i> F.-W. <i>Scarites terricola</i> Bon. <i>Dyschirius</i> sp. <i>Leucomigus candidatus</i> Pall. <i>Eristalis arbustorum</i> L. <i>Ophyra anthrax</i> Meig.
Эврибионты. Eurytope Arten.	<i>Aphodius me anostictus</i> W. Schm. <i>A. granarius</i> L.	—
Гидрофилы. Wassersüchtiger.	—	—

Продолжение

Обитатели травяного покрова — хортобионты Grasbewohner	Обитатели наземных частей деревьев и кустарников — дендробионты Baum- und Strauchbewohner	Обитатели воды — гидробионты Wasserbewohner	Добывающие корм в воздухе — аэробиионты Luftbewohner (Arten, die ins Luft sich nähren)
<i>Synharmonia conglobata</i> L. <i>Synthomis phaegea</i> L. <i>Gonopteryx rhamni</i> L.	<i>Calosoma sycophanta</i> L. <i>Phaenops cyanea</i> F. <i>Criocephalus rusticus</i> L. <i>Rhynchaenus alni</i> Müll. <i>Blastophagus piniperda</i> L. <i>Paururus juvencus</i> L. <i>Neodiprion sertifer</i> Geoffr. <i>Fenusa dohrni</i> Tischnb. <i>Croesus septentrionalis</i> L. <i>Lophyproctus luteator</i> Thunb. <i>Euproctis chrysorrhoea</i> L. <i>Ocnieria dispar</i> L.	—	—
<i>Chrysomela marginata</i> L. <i>Athalia colibri</i> Christ. <i>Plusia (Phytometra) gamma</i> L. <i>Apanteles lacteus</i> (Nees). <i>Etiella zinckenella</i> Tr.	<i>Apanteles lacteus</i> (Nees). <i>Etiella zinckenella</i> Tr.	—	—
<i>Heteroceris parallelus</i> Gebl. <i>Hippodamia tredecimpunctata</i> L.	—	—	—
<i>Pyrrhocoris apterus</i> L.	—	—	—
<i>Corizus hyosциami</i> L. <i>Lygus pratensis</i> L. <i>Coccinella septempunctata</i> L. <i>Adonia variegata</i> Goeze. <i>Gastroidea polygoni</i> L.	—	—	—
—	—	<i>Cymatium rogenhoferi</i> Fieb. <i>Sigara</i> sp. sp. <i>Gerris lacustris</i> L. <i>Cybister laterimarginalis</i> De Geer. <i>Hydrous piceus</i> L.	—

лонь и более глубокие слои древесины стволов и ветвей, можно назвать ксилобионтами-ксилофагами.

Дендробионт-энтомофаг, как правило, следует за своей жертвой. Так, жужелица-красотел обитает совместно с гусеницами непарного шелкопряда, кокциnellиды — с тлями и т. д. Еще теснее связаны со своей жертвой паразиты, живущие либо в организме, либо на поверхности тела хозяина.

Обитатели воды — гидробионты в Нарынских песках очень немногочисленны; они живут в воде соленых озер и грязей, а также в колодцах. Здесь можно выделить:

а) гидробионтов-фитофагов (точнее, альгофагов) и

б) гидробионтов-энтомофагов.

Добывающие корм в воздухе — аэробии, разумеется, только энтомофаги; представителями их в первую очередь могут служить ктыри, очень многочисленные на Рын-песках.

В зависимости от экологической вагильности вида, его местом обитания, или стацией, могут служить либо характерные биотопы, либо только их части, либо целые группы биотопов; этим определяется степень стено- или эврибионтности вида.

Рассматривая особенности распространения некоторых экологических форм насекомых в различных ландшафтно-географических зонах Украины, Медведев (1954) исходит из бесспорного положения о роли влажности (действующей совместно с температурой), как одного из важнейших факторов среды. Этот фактор воздействует и на распространение насекомых в различных климатических зонах и на их распределение по элементам рельефа. На Рын-песках, при чрезвычайно малом количестве осадков и колоссальной амплитуде колебаний уровня грунтовых вод на буграх и в котловинах, этот фактор имеет огромное значение. Медведев в названной работе весьма основательно определил ксеро-, мезо- и гигрофилию как различные степени приспособления к жизни в известных условиях влажности в зависимости от условий температуры и распределил насекомых по соответствующим группам. Эта группировка принята и для нашей таблицы. В отношении отдельных насекомых можно отметить зональную смену стаций, которая выявляется при сравнении данных по Нарынским пескам и по Украине. В этой связи следует учитывать указание Арнольди (1952), что насекомое можно точно охарактеризовать лишь в природной обстановке, так как на севере оно может вести себя как ксерофил, а на юге — как мезофил.

Пустынные ксерофилы приурочены к зональным биотопам, т. е. предпочитают пески с минимальным покрытием растительностью. В эту группу Медведев (1954) отнес белого и мучнистого хрущей. Белый хрущ, приуроченный в степной зоне Украины к пескам надлуговых речных террас с изреженным растительным покровом, в Нарынских песках развивается в луговых почвах на ашиках, в тополевах, где и летает; мучнистый хрущ развивается здесь в песках, но летает и на ашиках. Из этого следует, что на Рын-песках эти два хруща ведут себя не как пустынные, а как полупустынные ксерофилы. Объяснить это можно их происхождением и правилом зональной смены стаций: оба они (полупустынники по происхождению) ведут себя в степи более сухолюбиво, чем в полупустыне.

Полупустынные ксерофилы приурочены к более заросшим пескам, а также заселяют некоторые участки ашиков (переходные к нарынам мелкобугристые пески, солонцы и другие ксерофитизированные степные участки). Представители полупустынной зоны (см. таблицу) и некоторые

другие виды ведут себя, как полупустынные ксерофилы и в Нарынских песках, и на Украине. Однако *Potosia karelini* Zubk. (пустынник) здесь обитает на ашиках, а другие (степняки *Aphodius aequalis* A. Schm., *Agriolus sericans* Kiesw., *Ceratophyus polyceros* Pall. и пустынный *Sphenoptera exarata* Fisch.) — на песках. Здесь, по-видимому, выбор мест обитания определяется не столько происхождением и гидротермическим фактором (полупустыня — переходная зона и для степи, и для пустыни), сколько воздействием других факторов среды (Медведев, 1954). Так, бронзовка избирает для своего развития почвы с достаточным количеством растительных остатков, а для дополнительного питания — достаточное количество цветущих растений; обе златки следуют за своими кормовыми растениями (соответственно за полынями и хондриллой), а оба навозника приурочены к пескам, по-видимому вследствие своей большей стенобионтности в отношении субстрата (псаммофилы) и меньшей — в отношении гидротермических условий.

Степные ксерофилы типичны для степных участков ашиков, занятых злаково-разнотравными ассоциациями с преобладанием житняка сибирского; некоторые из них проникают в пески, но держатся либо у границ ашиков, либо по пониженным местам (котловинам). Многие из видов этой группы совпадают с украинскими; из них только один представитель зоны пустынь, *Calliptamus barbarus barbarus* (Costa), остается в песках, не заходя на ашики. Поскольку и на Украине местами их обитания служат как степные, так и полупустынные и пустынные биотопы, совпадение группировок не нуждается в объяснении.

Эврибионтные ксерофилы, способные в жару переносить большие колебания во влажности, обитают в ряде биотопов Нарынских песков. Такая эврибионтность обеспечила относящимся к этой группе видам не только местную эвритопность, но и широту ареалов, и поэтому естественно, что ряд видов, перечисленных в этой графе таблицы, встречается и на Рын-песках, и на Украине.

Слабомезофильные степные формы, более или менее теплолюбивые и очень близкие к степным ксерофилам, также населяют степные участки ашиков, но реже встречаются в песках.

Степные мезофилы (типичные) не выходят за пределы ашиков, а некоторые из них обитают в травяном покрове лесных куртин. Наблюдавшийся выход некоторых из них за пределы относительно мезофитных биотопов объясняется либо кормовой связью (например, *Anisoplia segetum zoubkovi* в песках на колосняке), либо малой площадью и близким соседством различных биотопов (например, леса и голого песка).

Луговые мезофилы приурочены к луговым (более мезофитным) биотопам на ашиках и к травяному покрову лесных куртин. Эта группа в Нарынских песках, естественно, немногочисленна.

Лесные мезофилы в Нарынских песках не могут быть разделены на глубинные и опушечные формы, так как площадь куртин не превышает 0.5 га, а опушки в большинстве случаев отсутствуют.¹

¹ Медведев (1954) указал на возможность выделения группы лесных ксерофилов, например в саксаульниках. В пустынных (песчаных) биотопах Нарынских песков саксаульникам подобны куртины древесно-кустарниковых пород, растущие на вершинах и склонах песчаных бугров; такие куртины тополей, ив, джужгуна в условиях интенсивного нагрева и недостаточного влагоснабжения (влага осадков быстро уходит в толщу песка, оставляя верхние горизонты сухими, а капиллярная зона под буграми находится на глубине 3—7 м и более) обеспечивают относительное затенение и некоторую защиту от ветра. Однако при редкости древостоя в таких куртинах эта защита от солнца и ветра почти не отличается от той, которую дают отдельные деревья. Поэтому лесные условия здесь не ощущаются, и я не выделил группу лесных ксерофилов в Рын-песках, так как не нашел у обитателей древесной и кустарниковой растительности на песках признаков тяготения к лесу.

В группу лесных мезофилов Нарынских песков попали вредители сосны, ольхи, белой акации, т. е. тех пород, которые здесь встречаются только в лесных куртинах, и некоторые другие насекомые. Естественно, что большинство их — пришельцы из лесной зоны. В группу лесных мезофилов здесь вошли не только глубинные, но и те формы, которые на Украине относятся к опушечным и универсальным; в этом сказалось правило зональной смены стадий. Аналогичное явление было отмечено и на Украине (Медведев, 1953): те виды, которые в лесной зоне живут и в лесу, и на открытых пространствах, в степи обитают исключительно под лесным пологом.

Эврибионтные мезофилы, способные жить в условиях широкого диапазона влажности, на Рын-песках встречаются на ашиках, в лесных куртинах, но выходят и на песчаные биотопы.

Гигрофилы представлены лишь околотовидными формами и сосредоточены на мокрых солончаках около грязей Хаки и по берегам соров.

Эврибионты представлены на Рын-песках немногими видами; естественно, что на Украине эта группа многочисленнее, так как там контрасты между ксерофитными условиями пустынных и мезофитными луговых и лесных биотопов, по-видимому, резче.

Гидрофилы у нас обитают либо в воде соленых грязей и соров, либо в колодцах.

Попробуем сформулировать выводы. Комплексность энтомофауны Нарынских песков объясняется ее сложением, с одной стороны, из небольшого количества автохтонных форм зоны полупустынь, а с другой — из большого количества проникших сюда представителей соседних зон (пустыни и степи) и даже не соседних (лесостепи и лесов), при изменении их границ в различные периоды отступления Каспия. Распределение различных видов по биотопам обусловлено трофическими связями и приспособленностью к различным условиям влажности и температурного режима. Эти экологические признаки складывались в ходе развития жизненных форм и у пришельцев могли подвергнуться некоторым изменениям в процессе приспособления к местным условиям. Поэтому некоторые, особенно зоогеографически характерные виды более локализованы, а некоторые эвритопны. Формы полупустынные, по происхождению или вследствие адаптации, могут быть специфическими для биотопов пустынного или степного типа, но зональность их определяется приспособленностью к климату полупустыни. Наиболее консервативными в этом случае оказываются кормовые связи, а отношение к эоклиматическим факторам более подвержено изменениям.

ЛИТЕРАТУРА

- Арнольд К. В. 1952. К выяснению зональных закономерностей образования новых группировок насекомых и заселения лесопосадок ксерофильными видами при степном лесоразведении. Зоол. журн., XXXI, 3 : 329—346.
- Бей-Биенко Г. Я. 1930. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчевых в Западносибирской и Зайсанской низменностях. Тр. по защ. раст., сер. энтом., 1, 1 : 51—90.
- Бей-Биенко Г. Я. и Л. Л. Мищенко. 1951. Саранчевые фауны СССР и сопредельных стран, ч. 1. Изд. АН СССР.
- Белая В. Н. 1955. О жуках, заселяющих кроны древесно-кустарниковых пород поймы Урала. Сообщ. Инст. леса АН СССР, 5 : 26—46.
- Гильров М. С. 1954. Вид, популяция и биоценоз. Зоол. журн., XXXIII, 4 : 769—778.
- Догель В. А. 1921. Количественный анализ фауны лугов в Петергофе. Русск. зоол. журн., IV, 1—2 : 117—154.
- Каменский А. Ф. 1949. Опыт зоогеографической характеристики энтомофауны северного Казахстана. Тр. Наурзумск. гос. заповедн., II : 269—313.

- Кузнецов Н. Я. 1930. Связь географического распространения белянок с распространением их кормовых растений и с химизмом последних. Ежегодн. Зоолог. муз. АН СССР, XXXI, 1 : 49—63.
- Медведев С. И. 1953. Некоторые черты фауны насекомых искусственных насаждений в степях Восточной Украины. Учен. зап. Харьк. унив., 48. Тр. Научно-исслед. инст. биол., 18 : 63—112.
- Медведев С. И. 1954. Особенности распространения некоторых экологических форм насекомых в различных ландшафтно-географических зонах Украины. Зоолог. журн., XXXIII, 6 : 1245—1263.
- Стебаев И. В. 1957. Особенности экологии насекомых в районе контакта степей и пустынь на примере прямокрылых северо-западного Прикаспия. Журн. общ. биол., XVIII, № 2 : 137—152.
- Тер-Минасян М. Е. 1944. Распространение и экология долгоносиков *Attelabidae* в СССР. Зоолог. сборн., III, изд. АН Армянск. ССР : 177—194.
- Формозов А. Н. 1950. Животный мир. В кн.: «Казахстан», М.—Л. : 346—473.
- Формозов А. Н. 1956. Биологические формы животных в аридных и полуаридных областях Средней и Центральной Азии. Вопр. географ. : 238—248.
- Шапошников Г. X. 1953. Тли — Aphidodea. В кн.: «Животный мир СССР», IV, изд. АН СССР : 505—521.
- Штейнберг Д. М. 1952. Основные черты распределения дендрофильных насекомых в пойме р. Урала в связи с возможностью заселения ими лесных полей защитных полос. Тр. Зоолог. инст. АН СССР, XI : 111—125.

Институт леса
Академии наук СССР,
Москва.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Ketten der Naryn Sandgegend sind die Anschwemmungen der altertümlicher Deltas oberhalb der lehmhaltigen Ablagerungen, die nach der Kaspischer Transgression zustande gekommen waren (6—5 Jahrtausende vor neuer Ära). In jener Zeit verbreitete sich in diesem Gebiet die Vegetation nicht nur aus Steppenzone, sondern aus der Waldzone auch. In dem Zeitraum der maximaler Regression (4—2 Jahrtausende vor neuer Ära) schob sich hierher von Südost durch die Vegetation der Wüstenzone; dann zogen sich die Steppenformationen nach Nord zurück, aber die einige Waldvegetationselemente (Weiden, Pappeln, Schwarzerle) waren in der Kesseln zwischen die Sandhügeln und die andere (Ölweide) an die Fläche zwischen die Sandketten geblieben.

Die Insekten traten mit ihren Fraßpflanzen auf und passten sich mit ihnen zusammen an der neuen Umwelt und an klimatischen Verhältnisse der Halbwüsten an.

Seit neunzehnte Jahrhundert wurden die Pflanzungen der Kiefer, Robinien und einigen einheimischen Baumarten angefangen und zur Gegenwart wurden in die Sandkesseln die echte Haine mit spezifischen Insekten geschaffen.

In diesem Artikel sind die biologischen Formen an ihren Fundorten von zwei Kennzeichen eingeteilt: 1) die Stockwerke (die Schichten), wo der Art seine Nahrung ausbeutet; 2) das Streben zu gewissen hydrologischen und thermischen Verhältnissen, das hauptsächlich von dem Ursprung des Artes auseinander gesetzt ist (s. Tabelle 1). Außer dem spezifischen Fundorten sind die biologische Formen nach der Nahrungstypen klassifiziert: die Pflanzenfresser, die mit andere Insekten verzehren, die die verwesenden organischen Stoffen fressen u. s. w. Die Ernährungscharakteristik ist nach die Larvenstadien aller Insekten gegeben außer der Raubfliegen, wobei die Ernährung der Imagines die große Bedeutung hat.

Die aufgenommene Metodik gibt die Möglichkeit jeder Art nicht weniger als mit drei Kennzeichen zu charakterisieren. Zum Beispiel, der Laufkäfer *Scarites bucida* Pall. ist der wüsten xerophile Art, der Bodensbewohner und das Raubtier; der Bockkäfer *Criocephalus rusticus* L. ist der fürstlicher mesophile Art, der Baumbewohner und der Holzfresser.