

Растительный покров и его деструкторы – саранчовые (Acridoidea) в сукцессионных рядах пересыхающих речных потоков в Убсунурской котловине Тувы

И. В. СТЕБАЕВ, Л. Б. ПШЕНИЦЫНА, В. В. МОЛОДЦОВ, С. А. ГИЖИЦКАЯ*

Новосибирский государственный университет
630090 Новосибирск, ул. Пирогова, 2

*Новосибирский государственный педагогический университет
630126 Новосибирск, ул. Виллойская, 28

АННОТАЦИЯ

В дельтах начинается сукцессия наземных ассоциаций. Саранчовые выступают как и ограничители, и ускорители.

В первичных гидрогенных сукцессиях, подобно тому, как это происходит в литогенных [1], за счет освоения наземной биотой свежих речных отложений нижних пойм постоянно зарождаются новые аэральные биогеоценозы. Эти биогеоценозы трансформируются в ходе развития долины в близкие к климаксовым и пополняют собой местные плакорные системы, как бы прирастая к ним в виде террас, ставших за время развития рельефа долины уже высокими [2]. Все это особенно характерно для пересыхающих за счет инфильтрации дельт рек, стекающих с гор в аридные котловины. На модели реки Шивелиг-Хем мы уже рассмотрели подобные трансформации почв и их животного населения, взаимосвязанных в детритной цепи биогеоценозов [3, 4]. Теперь обратимся к пастбищной цепи с ее травянистыми продуцентами и важнейшими в степных условиях их консументами – саранчовыми.

На трехмерной матричной схеме (рис. 1 и др.) показано, что сукцессионный метаморфоз, как его называл для таких случаев И. П. Герасимов [5], идет одновременно в двух градиентных

сериях: 1) вниз по течению реки по мере ее пересыхания и 2) поперек долины за счет постепенной гидрогенно-геоморфологической трансформации бывших пойм в приводораздельные террасы. На рисунках в горизонтальной плоскости первый ряд обозначен цифрами 1–14, а второй – буквами А–Г. По вертикали для каждой точки учтены отложены нормированные количественные значения компонентов биоты, объединенные на блокдиаграммах так называемыми поверхностями отклика. Нормирование [6] осуществлялось по отношению к максимальному значению численности каждого из этих компонентов, что позволило сравнивать между собой данные по тенденциям пространственного распределения частей биоты с разными характерными для них уровнями численности. Работа проводилась в течение июня–августа 1990, 1991 гг.

Растительный покров характеризовался в природе на учетных площадках размерами 10–15 м² в пятикратной повторности для каждой из 120 точек по составу видов и проективному покрытию, создаваемому основными во-

семью группами растений. Полученные показатели рассматривались в системе упомянутых выше двух сукцессионных градиентов. Поверхности отклика по числу видов в одной точке отличаются от того, что отмечалось для педобионтов [7], тем, что общее снижение видоразнообразия вниз по течению потоков проявляется здесь не столь резко, а максимальные значения группируются не на нижних надпойменных террасах, а на линии водораздела (см. рис. 1). В показателях суммарного проективного покрытия и то и другое проявляется еще сильнее (рис. 2). Резче выступает и отмеченный для педобионтов [7] поперечный "гребень высоких значений" в верхней части дельты, но уже вне гор, где пролегает и на водоразделах характеризующаяся трансэлювиальным стоковым режимом зона сгущения жизни [3, 4].

Указанные черты хорошо проявляются и в обилии растений кормовых групп, определяемом по их проективному покрытию. Например, полукустарничков – *Artemisia frigida* Willd.,

Kochia prostrata (L.) Schrad. и др. (рис. 3), ксерофитных злаков – *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng., *Stipa glareosa*, P. Smim. (рис. 4) и даже ксерофитных осок – *Carex duriuscula* C. A. Mey, *C. pediformis* C. A. Mey, а также разнотравья, особенно ксерофитного *Veronica incana* L., *Potentilla sericea* L. (рис. 5), но в последнем случае с явным сдвигом максимумов ближе к руслу. Это особенно выражено у мезофитных злаков *Poa sibirica* Rosher, *Elymus sibiricus* L. (рис. 6). Во всех случаях нужно отметить следующее: 1) несмотря на тяготение к водоразделам, растения всех групп в заметном количестве достигают даже нижних пойм (А), что на наших диаграммах проявляется в отдельных точках в виде приподнятости поверхностей отклика; 2) помимо упомянутой зоны сгущения жизни проявляются еще две, тоже экотонные, полосы повышенных значений обилия растений: а) в отрезке долины среди хребтов у границы проникающих сюда горно-склоновых степей с горными лесами и б) у края долины большой ма-

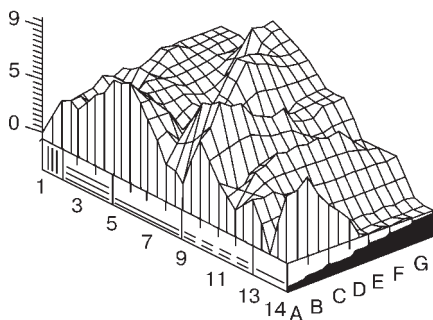


Рис. 1.

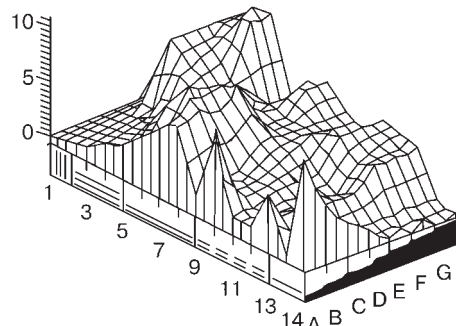


Рис. 2.

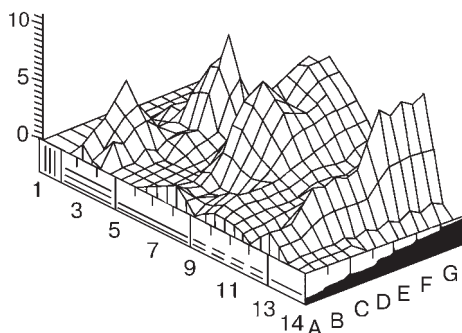


Рис. 3.

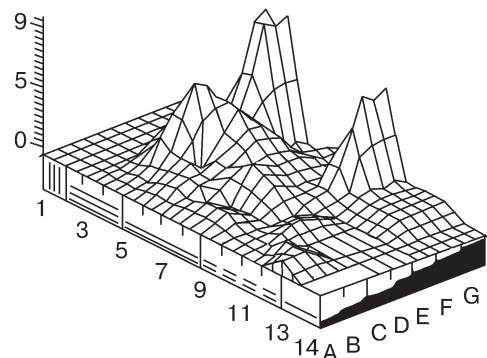


Рис. 4.

гистральной р. Тес-Хем, в которую в пору высокого паводка впадает р. Шивелиг-Хем.

Становится очевидным, что сукцессионная инвазия ксерофитных элементов идет от равнинных водоразделов, постепенно ослабляясь по мере удаления от них, достигая местами даже нижних пойм, т. е. включаясь в биогеоценологическую гидрогенную аллювиальную сукцессию, начиная с ее инициальной стадии, и, как мы увидим ниже, не без участия саранчовых.

Население саранчовых характеризовалось в каждой точке с помощью метода учета на время, разработанного применительно к саранчовым Г. Я. Бей-Биенко [9] и усовершенствованного И.А.Четыркиной для степей [10]. Математическое его обоснование дано в работе А. В. Лопаткина [11]. Данная методика была опробована и хорошо себя зарекомендовала, например, при анализе населения саранчовых Дальнего Востока [12]. Учет производился одним и тем же сборщиком на площадках в 100–250 м², данные пересчитывались на один час.

Эти насекомые, особенно в степной зоне, заполняют все ярусы травостоя, являясь его главными деструкторами. На нашем полигоне общее число видов саранчовых 35, максимальное значение в отдельных точках – 16. Соответствующая поверхность отклика сходна с таковой для растений (рис. 7), но в то же время отличается меньшим спадом в сторону самой засушливой части полигона и гораздо большим, чем у растений, в сторону гор, а также, что особенно важно, в сторону пойм почти по всему их протяжению. Все это особенно резко выступает в картинах тенденций распределения их суммарной зоомассы (рис. 8) и численности (рис. 9). На последнем рисунке более, чем на других, проявляется поперечный к долине "гребень" высоких численностей, приуроченный к отмечавшейся зоне сгущения жизни и демонстрирующий трассу наиболее сильного тангентального вторжения саранчовых в слабозаселенную продольную полосу, расположенную ближе к р. Шивелиг-Хем.

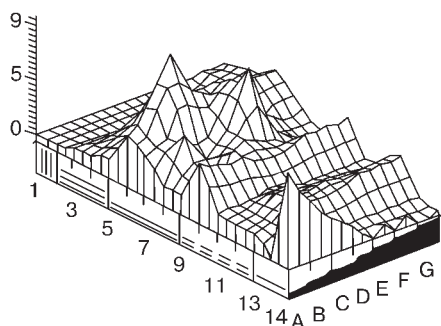


Рис. 5.

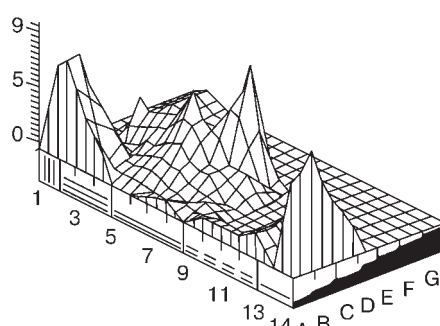


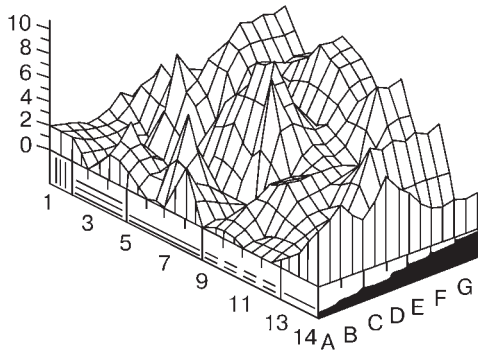
Рис. 6.

Рис. 1–6. Тенденции пространственного распределения кормовых растений саранчовых.

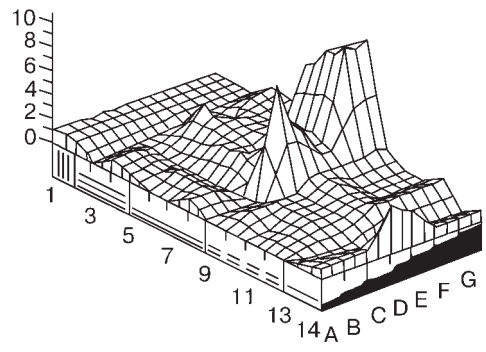
1 – число видов растений в каждой точке, или их видовое разнообразие; 2 – суммарное проективное покрытие всех кормовых растений; проективное покрытие, образуемое: 3 – полукустарниками и полукустарничками; 4 – осоками; 5 – ксерофитным разнотравьем; 6 – мезофитными злаками. На боковых панелях черным цветом дано схематическое изображение ландшафтных позиций по мере удаления от русла реки. Штриховка на вертикальной боковой панели объединяет однотипные ландшафтно-геоморфологические позиции по мере удаления от гор, которые в целом соответствуют положениям в пространственно-временном ряду по мере исчезновения потока.

1–14 – ландшафтно-геоморфологические позиции как проявление этапов сукцессионного метаморфоза биогеоценозов вниз по течению р. Шивелиг-Хем, стекающей с гор, по мере ее пересыхания и у большой котловинной р. Тес-Хем: 1 – в горном поясе тундр; 2 – горных лесов; 3–5 – в поясе горно-склоновых степей; 6–8 – в верхней части дельты на нагромождении аллювия и с родниками возвращенного стока; 9–13 – пониженная авандельта с пересыхающим потоком; 14 – терраса р. Тес-Хем.

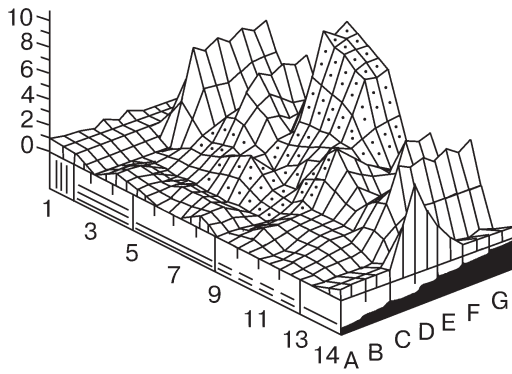
A–G – Этапы сукцессионного метаморфоза, разворачивающегося поперек долины за счет постепенной гидрогенно-геоморфологической трансформации бывших пойм в приводораздельную террасу: A – нижние поймы; B – верхние; C, D – первые два уровня надпойменных террас; E – второй уровень надпойменных террас; F – третья приводораздельная терраса; G – прилегающая к долине часть равнинного водораздела между реками, стекающими с гор.



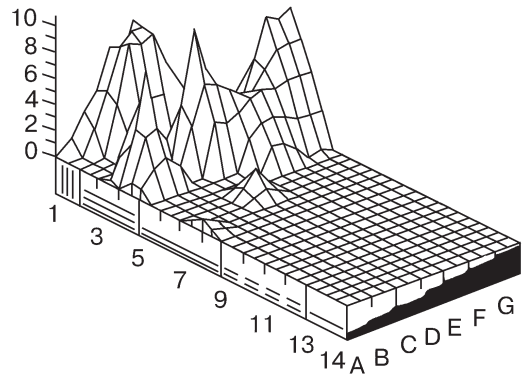
Puc. 7.



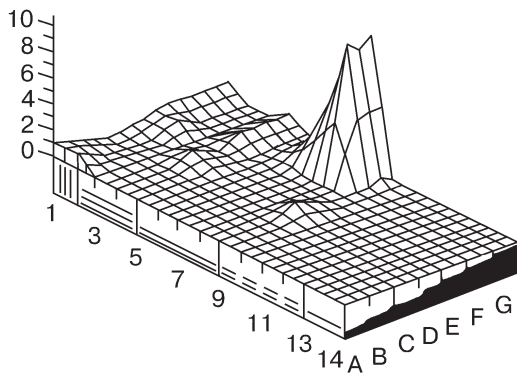
Puc. 8.



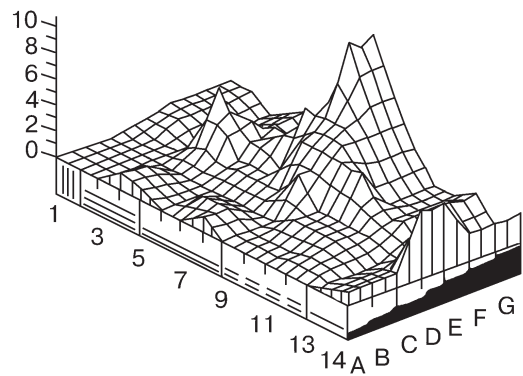
Puc. 9.



Puc. 10.



Puc. 11.



Puc. 12.

Для анализа населения биогеоценозов, как справедливо отмечает В. Г. Мордкович [13], наиболее информативна не столько таксономическая, сколько морфоадаптационная идентификация видов, как проявление жизненных форм,

концепция которых была дана Г. Я. Бей-Биенко на примере избранных видов [9]. Почти для всех видов саранчовых юга Сибири и Казахстана нами была разработана строгая морфометрическая система, учитывающая половой димор-

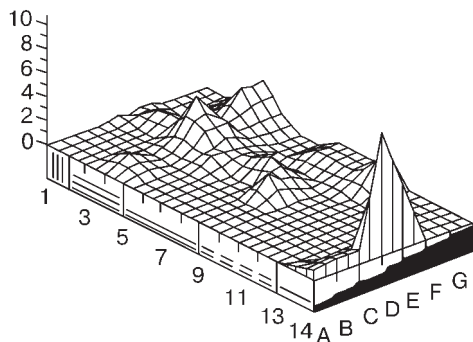


Рис. 13.

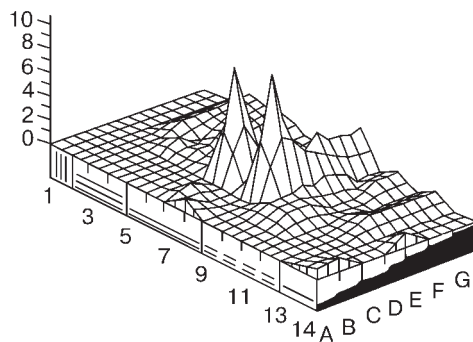


Рис. 14.

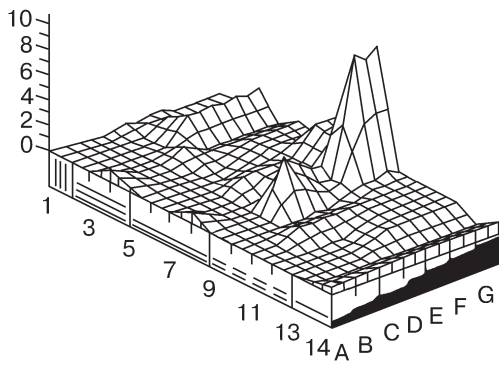


Рис. 15.

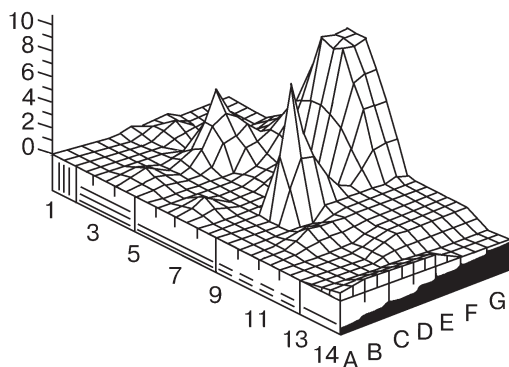


Рис. 16.

Рис. 7–16. Поверхности отклика нормированных значений совокупности всех видов саранчовых и видов одной жизненной формы на всем полигоне долины и дельты р. Шивелиг-Хем и долины магистральной р. Тес-Хем. 7 – число видов, или видоразнообразие в каждой точке полигона; 8 – то же в относительных величинах для биомассы саранчовых (максимум биомассы Б. М. = 23); 9 – нормированная численность в экземплярах на один учет (максимум – М = 657). Пунктировкой отмечена часть растительности, совпадающая с местным проявлением наибольшей численности саранчовых; 10 – морфоадаптивно малоспециализированные геофитобионтные виды (*Eirenephilus longipennis* (Shir), *Gomphocerus sibiricus* (L.), М = 29, Б. М. = 6,5); 11 – *Podismopsis altaica* Zub. – вид, переходный от малоспециализированных к долихоморфным хортобионтным, долихоморфным: (*Myrmeleotettix palpalis* (Zub.); *Chorthippus dubius* (Zub.); *Dasyhippus barbipes* (F.d.W.) и др.; М = 275, Б. М. = 6,7); 12 – виды, переходные от гемидолихоморфных, факультативно хортобионтных к облигатно хортобионтным, долихоморфным: (*Myrmeleotettix palpalis* (Zub.); *Chorthippus dubius* (Zub.); *Dasyhippus barbipes* (F.d.W.) и др.; М = 275, Б. М. = 6,7); 13 – долихоморфные облигатные злаковые хортобионты (*Mongolotettix japonicus japonicus* (I. Bol), *Aeropedellus variegatus* F.d.W.; М = 38, Б. М. = 2); 14 – особоспециализированные хортобионты (*Stenobothrus eurasius eurasius* Zub.; *Chorthippus dichrous* (Ev.), М = 32, Б. М. = 3,2); 15 – виды, переходные от малоспециализированных к брахиморфным геобионтным (*Arcyptera fusca fusca* (Pall.), *Pararcyptera microptera meridionalis* (Ikonn.), *Oedaleus asiaticus* В.-Bien., М = 342, Б. М. = 3); 16 – специализированные брахиморфные геобионты (*Calliptamus abbreviatus* Ikonn., *Celes scalozubovi* Adel., *Bryodema holdereri* Krauss, *B.tuberculatum* (F.), *B.gebleri gebleri* (F.d.W.), М = 460, Б. М. = 22).

Примечание. Ключевые виды, уже упомянутые в тексте, здесь не приводятся.

физм и обоснованная этологически [14, 15]. Используем ее в данной работе.

Малоспециализированные виды с вальковатым телом, например *Melanoplus frigidus* (Boh.), передвигающиеся по опяду и широким листьям, связаны с горной частью полигона, где имеют относительно высокую биомассу, но едва выступают на поймы равнинной части дельты (рис. 10). Единственный переходный к специализированным узкотелым хортобионтам вид, в общем горно-степной *Podismopsis altaica* Zub. продвигается в равнинную часть дельты, при этом сильно сокращая свою численность в горах (рис. 11). Наиболее отчетливо это проявляется по отношению к нижним террасам дельты р. Шивелиг-Хем и магистральной р. Тес-Хем у форм, переходных от геми- к эудолихоморфным, т. е. к длинноузкотелым и остроголовым, отличающимся постоянным пребыванием в травостое (рис. 12) (например, *Omocestus viridulus* (L.)), и у собственно долихоморфных, полностью переходящих к жизни на мезоксерофильных злаках, т. е., по Г. Я. Бей-Биенко, злаковых хортобионтов (рис. 13) (например, *O. haemorrhoidalis* (Charp.)). Наконец, наиболее заметный количественный сдвиг в нижнюю часть дельты демонстрируют особо специализированные злаковые хортобионты, постоянно пребывающие уже в верхней части травостоя (*Chorthippus albomarginatus* (Deg.) и др.) (рис. 14).

Остальные рисунки относятся к брахиморфным видам с широким и уплощенным снизу телом, адаптированным к постоянному пребыванию на поверхности почвы, которые являются, по терминологии Г. Я. Бей-Биенко [9], более специализированными геобионтами. Интересно, что у малоспециализированных геобионтов (рис. 15), например у связанного с фрагментами мертвого покрова из остатков степных злаков вида *Oedaleus asiaticus* В.-Вен., поверхность отклика на нашей блокдиаграмме оказывается сходной с таковой у малоспециализированных фитобионтов (см. рис. 11). У специализированных же геобионтов (рис. 16), например *Calliptamus abbreviatus* Иконн. или *Angaracris barabensis* (Pall.), форма поверхности отклика близка к таковой у специализированных хортобионтов (см. рис. 13), правда, не при столь же выраженном проникновении в поймы. Самый

нижний край дельты оказывается убежищем весьма своеобразного геобионта *Compsorhipis davidiana* (Sauss.), характерного для восточных районов Центральной Азии к югу от исследованных нами хребтов.

В целом можно сказать, что в ходе долино-дельтового сукцессионного метаморфоза при взаимодействии обоих его градиентов происходит викаривание малоспециализированных форм вполне специализированными как хорто-, так и геобионтами. Сочетание именно этих групп, действующих во всех ярусах травостоя и в разной степени посещающих поверхность почвы, наблюдается все в той же зоне сгущения жизни. Эта зона благодаря регулярному притоку воды в сочетании с осадждением взвеси (трансэлювиально-аккумулятивный режим) находится равновесно в субклимаксовом состоянии. Такое состояние, которое В. Н. Беклемишев [16] называл суперклимаксовым, поддерживается балансом приноса и выноса вещества со стоком. Этому же соответствует и положение подобных сообществ на переходе от флангов дельты к водоразделам, что хорошо видно на рисунках 10–16.

Пресс, оказываемый саранчовыми на растения в степных районах, даже на лугах, весьма ощутим, тем более что почти каждый их вид может атаковать растения разных групп. По ранее разработанной методике [17–20], в районе исследуемого здесь полигона саранчовые, кормившиеся перед этим на природе в характерных для них местообитаниях, отдельно по видам, но без корма помещались в садки, где собирались их экскременты, являющиеся по своему биотическому составу отражением их естественной диеты. Состав растительных фрагментов в экскрементах саранчовых определялся микроскопически по характеру покровов растений, образцы которых фиксировались в природе. В результате выяснились количественные спектры для всех видов саранчовых, с учетом суточной продукции экскрементов [21], иногда даже отдельно для самцов и самок. На основании спектров, зная о количественном распределении соответствующих видов по полигону, удавалось строить матрицы атакуемости саранчовыми отдельных групп растений, в том числе и при частичном питании саранчовых этими растениями. Матрицы обрабаты-

лись программно с помощью изоплетограмм [22, 23], которые показаны на рисунках 17–19.

На рис. 17 показано поле трофической активности саранчовых по отношению к полукустарничкам (которое на изоплетограмме представлено белым цветом). Изоплеты обозначают 5 ступеней атакуемости, причем жирной изоплетой обозначена нижняя граница ее высоких значений. Пунктировкой показаны участки большого и очень большого обилия кормовых растений (на данном рисунке – для полукустарнич-

ков). Сочетание изоплет и этих пунктировок позволяет выделить три ситуации (см. условные обозначения на рис. 17): 1 – есть только изоплеты небольших трофических претензий саранчовых к малочисленным растениям данной группы – это ситуация их взаимосбалансирования на низком уровне численности; 2, 3 – оба показателя обилия растений велики, а претензии выше обозначенных жирной изоплетой. Здесь как нарастание фитомассы, так и ее переработка интенсивны и массированны, что весь-

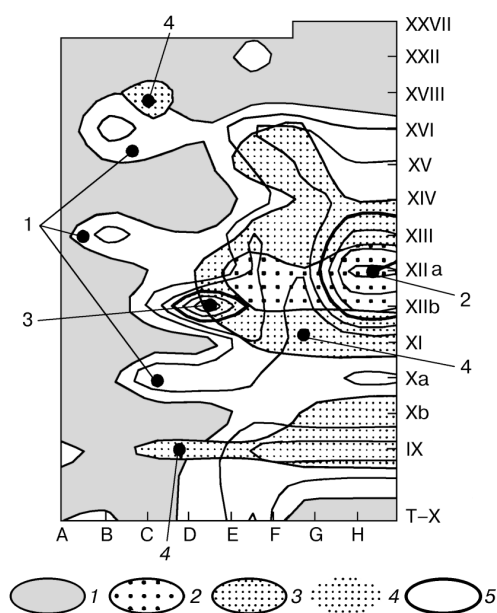


Рис. 17.

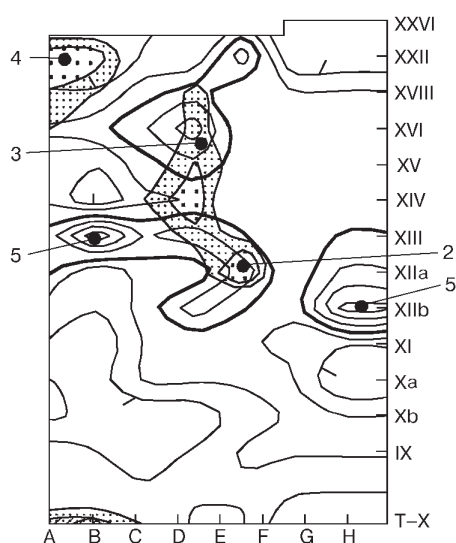


Рис. 19.

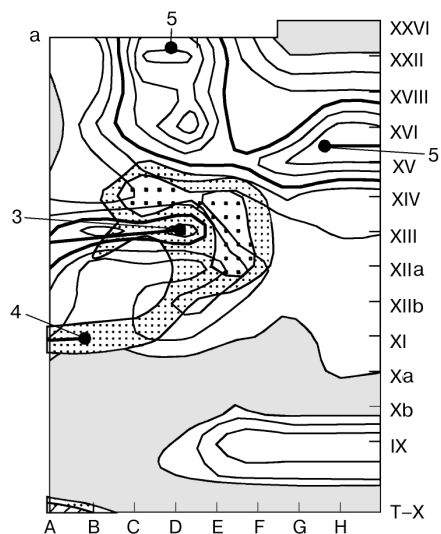


Рис. 18.

Рис. 17–19. Сопоставление трофических претензий акридоцена и распределения обилия групп кормовых растений. 17 – для полукустарничков, 18 – для мезофитного разнотравья, 19 – для мезофитных злаков.

Жирной изоплетой обозначена нижняя граница высоких значений атакуемости кормовых растений саранчовыми. Пунктировкой разной плотности показаны участки большого и очень большого обилия кормовых растений.

Варианты сочетаний нагрузки со стороны саранчовых и уровня обилия кормовых растений, изображенные стрелками с черными кружками: 1 – нейтральный баланс на уровне малых значений трофических претензий и низкого обилия растений; 2 – большой уровень баланса при большом обилии растений и при высоких трофических претензиях саранчовых; 3 – высокий уровень баланса при еще более высоком обилии растений и больших трофических претензиях саранчовых; 4 – сильное недоиспользование растений при очень высоком обилии последних и низких трофических претензиях саранчовых ("убежища" растений); 5 – высокое значение трофических претензий на уровне низкого обилия растений.

ма важно для местного круговорота веществ. Баланс здесь поддерживается при высоком уровне обилия. При этом здесь, как и ниже, выделяются участки с претензиями саранчовых на уровне ниже жирной изоплеты (4), на которых велико обилие растений при ослабленном прессе саранчовых-фитофагов (и даже при отсутствии его). Участки с такой ситуацией мы называем "убежищами" растений. На этом рисунке видно, что деструкция полукустарничков на уровне баланса при высоком значении количественных показателей для обилия как кормовых групп растений, так и их потребителей происходит в дельте только в зоне сгущения жизни, особенно у водоразделов. Убежища располагаются на верхних надпойменных террасах, куда полукустарнички проникают активно, а их потребители – очень слабо. Схема для мезофитного разнотравья на рис. 18 демонстрирует сдвиг "убежищ" в сторону низких террас, а также появление еще одного типа участ-

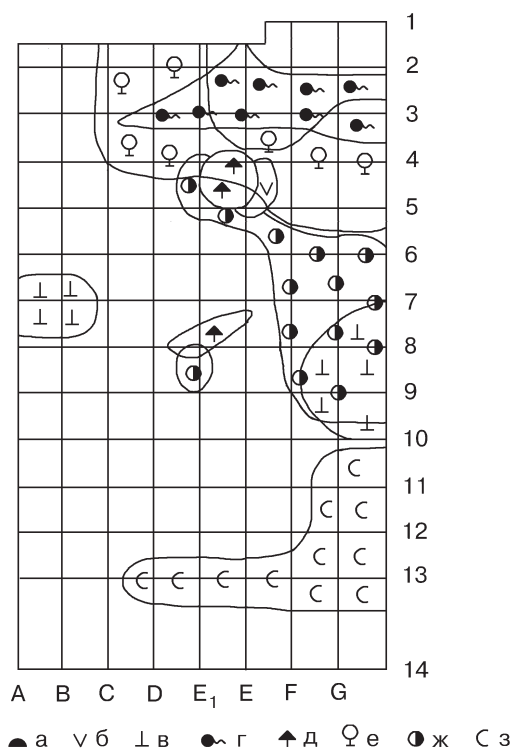


Рис. 20. Участки сильного прессинга саранчовых на кормовые растения.

Условные обозначения к рис. 20–22.

Группы растений: а – полукустарнички и полукустарнички; б – ксерофитные злаки; в – мезофитные злаки; г – ксерофитные осоки; д – ксерофитное разнотравье; е – мезофитное разнотравье; ж – кустарники и кустарнички; з – суккуленты.

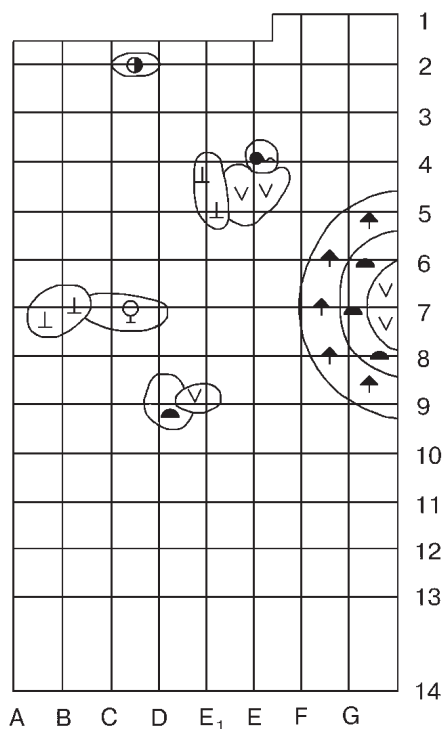


Рис. 21. Участки с высоким уровнем трофического баланса.

ков трофических соотношений, на которых обилие трав мало, а трофические претензии саранчовых велики и оказываются выше обозначенных жирной изоплетой (в условных обозначениях № 5). Это участки исключительно сильного прессинга саранчовых на малый ресурс растений. Их можно считать местами очень вероятного чрезмерного подавления или временами даже уничтожения растений данной группы. Они хорошо выражены для мезофитного разнотравья в горной долине и на ее склонах. В аналогичной изоплетограмме для мезофитных злаков дельты (рис. 19) хорошо видны участки всех четырех типов, причем "убежища" в верхней части дельты и в горной долине смещаются в сторону пойм, как и один участок баланса на высоком уровне обилия продуцентов и консументов.

Оказалось целесообразным рассортировать участки трофических соотношений по типам, отображая на втором плане деление по группам растений (рис. 20–22). На первом из них можно видеть, что участки сильного прессинга располагаются по линии водораздела и определено "проникают" в дельту лишь по зоне сгущения жизни, кроме того, располага-

ются лишь у ее экотонных внешних границ: верхней – в горной долине и нижней – на линии пересыхания потоков. В то же время сильный прессинг осуществляется и в нижней половине поперечной к дельте зоны сгущения жизни (профили 7–9). Именно в этой зоне на рис. 21 проявляется группа участков высокого уровня трофического баланса, где с помощью экскрементов активно осуществляется прямой обмен между пастбищной и детритной цепями биогеоценозов (см. рис. 21). На рис. 22 хорошо видно, что эта зона еще более заполняется участками "убежищ", которые, кроме того, распространяются на горных склонах и в полосе пересыхающей дельты. Такие участки, совпадающие по положению с внешними границами трофических полей, показанных в сводном виде на рис. 21, располагаются на местах ступенчатого повышения влажности, за которые растения разных групп еще могут "прорываться", а "преследующие" их саранчовые – лишь слегка проникать.

Очевидно, что в дельте складывается, образно говоря, Z-образная система взаимодействия продуцентов и саранчовых-консументов, способная сохранять равновесие между ними, а также видоизменяться, как и все открытые природные

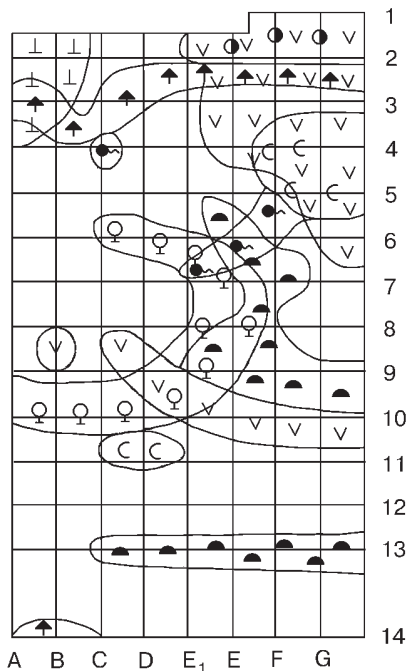


Рис. 22. Участки "убежищ" растений, где нагрузка на растения со стороны саранчовых понижена.

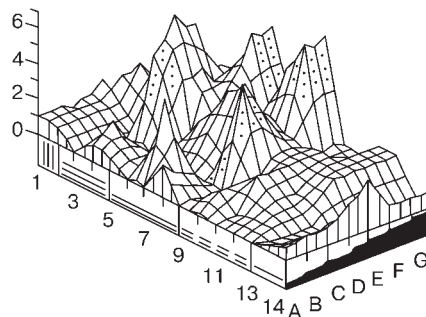


Рис. 23. Распределение в дельте "детритного дождя" из экскрементов всей совокупности саранчовых. Пунктировкой обозначены места высоких биомасс саранчовых.

системы [24], в ходе сукцессионного метаморфоза всего комплекса пойменно-террасных биогеоценозов, находящихся под контролем гидролого-геоморфологических процессов.

Саранчовые как агенты форсированного перевода фитомассы в детритную цепь биогеоценоза в почве действуют очень активно, так как в погоне за водой захватывают большое количество пищи, но мало ее усваивают, оставляя много для микроорганизмов, атакующих эти остатки еще в их кишечниках. Развивающаяся здесь микробная сукцессия освобождения элементов-органогенов в экскрементах, падающих на почву, протекает за 3–4 дня, в то время как в обычном опаде на нее уходят месяцы и годы. Причина в том, что насекомые разгрызают целлюлозные ткани, стимулируя работу карбо- и нитролиберантов [25]. Кроме того, в экскрементах микроорганизмы накапливают и витамины группы В, являющиеся стимуляторами роста растений [26–28]. В то же время в фитомассе, отчужденной саранчовыми, микрофлора начинает действовать в кишечных трактах этих насекомых, превращая образующиеся в них экскременты в ядра микробиотической активности, падающие прямо на почву.

Таким образом, саранчовые выступают, особенно в области сухих степей, как важнейшие агенты перевода фитомассы еще живых листьев в микробиотически активную часть почвенной детритной трофической цепи биогеоценозов.

Учеты экскрементов на почве и в садках после питания саранчовых в природе позволяют

ЛИТЕРАТУРА

оценить их продуцирование многими видами саранчовых на 1 га за сутки в горах юга Сибири на уровне 0,5 кг [17]. Приблизительно такие значения обнаруживаются на нашем полигоне в зоне сгущения жизни, связанной с возвращенным стоком (рис. 23). Представленная на этом рисунке поверхность отклика сходна одновременно с таковыми и для зоомасс, и для численности саранчовых (см. рис. 8, 9). Показывая интенсивную средообразовательную деятельность насекомых, она в то же время демонстрирует ее высокий уровень в этой зоне не только у водоразделов, но и на уровне низких надпойменных террас, заметно проявляясь даже на поймах. Очевидно, что это приходится в основном на участки сильного прессинга и высокого баланса (см. рис. 20, 21).

Таким образом, в комплексе прямых связей между растениями и их консументами и обратных – с почвенной микрофлорой саранчовые выступают как активные и незаменимые участники сукцессионного развития почв дельтовой биогеосистемы.

В итоге можно прийти к заключению, что в происходящий в дельте процесс накопления аллювия и его дегидроморфизации очень рано включаются растения, а затем и фитофаги. При наличии зоны легкого прессинга на растения, в которой уже начинает проявляться вызываемая саранчовыми стимуляция микрофлоры почв, образуются участки баланса растений и фитофагов на высоком уровне их обилия, где влияние саранчовых на почвы усиливается еще более. Складывается самонастраивающаяся сукцессионно-метаморфическая биогеосистема, формирующая степные биогеоценозы, пополняющие их площади на междуречьях подгорной равнины, что соответствует эволюционной концепции И. И. Шмальгаузена [29].

Работа выполнена при финансовой поддержке программы "Университеты России – фундаментальные исследования", грант 1768/ЗН – 319–98.

1. И. В. Стебаев, Ж.Ф. Пивоварова, *Журн. общ. биол.*, 1992, **53**: 5, 715–722.
2. И. М. Крашенинников, Географические работы И.М. Крашенинникова, М., Географиздат, 1951, 580–597.
3. И. В. Стебаев, Ж.Ф. Пивоварова, Б. С. Смоляков, С. В. Неделькина, *Общая биогеосистемная экология*, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1993.
4. И. В. Стебаев, В. Э. Колпаков, В. В. Молодцов, *Аридные экосистемы*, 1999 (в печати).
5. И. П. Герасимов, *Почвоведение*, 1968, 7, 159–171.
6. Ю. А. Песенко, *Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях*, М., Наука, 1982, 287.
7. И. В. Стебаев, В. Э. Колпаков, В. В. Молодцов, *Сиб. экол. журн.*, (в печати).
8. И. В. Стебаев, *Зоол. журн.*, 1976, **55**: 2, 85–96.
9. Г. Я. Бей-Биенко, *Тр. Зоол. Ин-та АН СССР*, 1949, VII, 720–734.
10. И. А. Четыркина, Там же, 1954, XVI, 133–148.
11. А. В. Лопаткин, *Этологические проблемы экологии насекомых Сибири*, М., МГУ, 1977, 77–81.
12. И. В. Стебаев, М. Г. Сергеев, *Журн. общ. биологии*, 1982, **43**: 3, 399–410.
13. В. Г. Мордкович, *Изв. СО АН СССР, сер. Биол.*, 1993, 1, 13–24.
14. И. В. Стебаев, *Журн. общ. биологии*, 1987, **48**: 5, 626–639.
15. И. В. Стебаев, С. И. Никитина, *Зоол. журн.*, 1976, **55**: 5, 688–700.
16. В. Н. Беклемишев, *Бюл. МОИП, отд. Биологии*, 1969, **69**: 2, 22–38.
17. И.В. Стебаев, Экологическое своеобразие и пространственная структура почвенно-зоологических комплексов каштановых и сопутствующих им почв гор юга Сибири, Автореф. дис. ... д-ра биол. наук, М., ИЭМЭЖ АН СССР, 1971.
18. И. В. Стебаев, Л. Б. Пшеницына, *Вопросы экологии*, Новосибирск, НГУ, 1978, 18–59.
19. И. В. Стебаев, Л. Б. Пшеницына, *Энтомол. обозрение*, 1984, **62**: 3, 433–446.
20. Л. Б. Пшеницына, *Журн. общ. биологии*, 1987, **48**: 4, 506–512.
21. И. В. Стебаев, Е. А. Кушниренко, Л. Б. Пшеницына, Там же, 1991, **52**: 4, 521–533.
22. И. В. Стебаев, Н. Н. Акава, В. А. Дебелов, В. В. Молодцов, *Изв. РАН, Сер. биол.*, 1997, 3, 76–88.
23. И. В. Стебаев, Л. Б. Пшеницына, В. В. Молодцов, *Сиб. экол. журн.* (в печати).
24. С. М. Шарыгин, *Космическая ориентированность биосферы и ноосферы*, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1999.
25. Л. С. Козловская, *Взаимоотношения леса и болота*, М., Наука, 1967, 105–127.
26. И. В. Стебаев, *Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза*, М., Наука, 1984, 40–52.
27. И. В. Стебаев, А. Б. Гукасян, *Зоол. журн.*, 1963, **42**: 2, 216–221.
28. I. V. Stebaev, N. N. Napliokova, R. R. Volkovinzer, *Pedobiologia*, 1968, 8, 386–395.
29. И. И. Шмальгаузен, *Избранные труды*, М., Наука, 1983, 111–173.

**Vegetation Cover and its Destroyers – the Locusts (Acridoidea)
in Succession Series of Drying-up River Courses
in the Uvs-Nuur Hollow of Tuva**

I. V. STEBAEV, L. B. PSHENITSYNA, V. V. MOLODTSOV, S. A. GIZHITSKAYA

*The Novosibirsk State University,
The Novosibirsk State Pedagogical University*

Succession of terrestrial association starts in deltae. Locusts play the role of both their limiting and promoting factor.