

## Локальные миграции саранчовых в пространственно структурированных ландшафтах. I. Общий характер и миграции темнокрылой кобылки (*Stauroderus scalaris* (F.d.W.))

### Local migrations of grasshoppers in spatially structured landscapes. I. General pattern and dispersal of *Stauroderus scalaris* (F.d.W.)

М.Г. Сергеев  
M.G. Sergeev

Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия; Новосибирский государственный университет, ул. Пирогова 2, Новосибирск 630090 Россия. E-mail: mgs@fen.nsu.ru.

Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia; Novosibirsk State University, Pirogova Str. 2, Novosibirsk 630090 Russia.

**Ключевые слова:** миграция, ландшафт, биогеоценоз, фация, саранчовые, темнокрылая кобылка.

**Key words:** migration, wandering, landscape, biogeocoenosis, facies, grasshopper, *Stauroderus scalaris*.

**Резюме.** Обсуждаются основные аспекты разномасштабных миграций саранчовых. Отмечается хорошая изученность дальних (межрегиональных и региональных) и внутрибиогеоценологических перемещений. Подчеркивается недостаточный уровень наших знаний о миграциях в пространственно структурированных ландшафтах. Характеризуются особенности миграций темнокрылой кобылки в пространственно структурированных ландшафтах юга Сибири. Полевые эксперименты в Центральном Алтае показывают, что взрослые саранчовые даже в условиях высокой численности в оптимальных условиях почти не мигрируют. Вместе с тем, выявлены перемещения отдельных особей и пересечения ими межстационных барьеров, в том числе дорог. В неблагоприятных условиях кобылки сразу начинают смещаться в более подходящие станции. Для Новосибирского Академгородка описана уникальная ситуация лета 2013 г., когда резко изменился характер миграций темнокрылой кобылки, и её особи были обнаружены в нескольких километрах от постоянных местообитаний этого вида.

**Abstract.** Main aspects of acridid migrations are discussed for different spatial scales. These processes are relatively well studied on both the interregional/regional and biogeocoenotic scales. However, our knowledge concerning the dispersion of grasshoppers and locusts over spatially structured landscapes is scanty. The peculiarities of the *Stauroderus scalaris* dispersal are characterized for the spatially structured landscapes of South Siberia. The field experiments in the steppes of the Central Altay Mts. show that, in the optimal environment, the adults disperse very rarely, even when their abundance is very high. Wandering of the adults is evidently determined by distribution of patches of preferable vegetation. However, the migrations of some specimens over interhabitat barriers, including roads, are described. On the contrary, in unfavorable environment, the grasshoppers tend towards more or less optimal habitats. All experiments show that the main direction of wandering is downwards. The unique situation is described for the summer of 2013 in Novosibirsk Academgorodok: the

dispersion pattern of *Stauroderus scalaris* changed significantly and some specimens were found over several kilometers from its usual habitats.

Миграции — один из ключевых процессов в поддержании и развитии популяционных систем многих видов [Taylor, Taylor, 1977; Baker, 1978; Dingle, 1980; Dingle, Drake, 2007]. Способность особей (и/или половых продуктов) каждого конкретного вида перемещаться в пространстве определяет возможности как установления и поддержания межпопуляционных и внутривидовых контактов [Roff, 1974], так и расселения за пределы ареала [Andrewartha, Birch, 1954]. Последнее особенно существенно для современной эпохи, когда регистрируется всё большее количество успешных инвазий, нередко приводящих к локальным и региональным катастрофам [Elton, 1958].

Очевидно, что под миграциями понимают достаточно различные, хотя и сходные (в своей основе) процессы — начиная от более или менее закономерных перемещений целых популяций или даже их групп и заканчивая передвижением особей внутри биогеоценоза (из одного яруса в другой либо из одной микростации в другую) [Kennedy, 1985; Dingle, Drake, 2007]. Дальние и упорядоченные миграции в целом изучены сравнительно хорошо, по крайней мере, выявлена их определённая организованность в разных таксонах. В значительной степени это справедливо и для внутрибиогеоценологических перемещений, поскольку они обычно связаны с реализацией разных стадий жизненного цикла. В то же время локальные миграции, в ходе которых идёт перераспределение индивидуумов на местном уровне, в первую очередь внутри ландшафта, во многом остаются ещё не познанными. Однако в подобные миграции

нередко включено множество особей, что не может не отражаться на особенностях функционирования конкретных биогеоценозов и популяций.

В полной мере эта проблема относится к такой массовой и экологически значимой группе, как саранчовые. Среди них представлены как дальние мигранты (знаменитые пустынная и перелётная саранча), так формы с ярко выраженными локальными миграциями (многие кобылки и коньки). Есть и виды с инвазионным потенциалом. Особенно актуальны их миграции в пространственно структурированных ландшафтах лесостепной, степной и полупустынной природных зон. Такие ландшафты стали господствующими на обширных территориях в результате антропогенной трансформации естественных геосистем. Их характер определяется в первую очередь ярко выраженной мозаичностью, в том числе возникающей в результате фрагментации исходного ландшафта, преобладанием резких границ между внутриландшафтными выделами, многочисленными разрывами ранее единых фаций, присутствием разнообразных линейно вытянутых структур (типа коридоров и барьеров) [Naveh, Lieberman, 1984; Сергеев, 1997]. Формирование подобной пространственной структуры создаёт (1) условия для расселения ряда видов, (2) обеспечивает разнообразные препятствия, ограничивающие перемещения других форм, (3) из-за инсультации популяций может привести к элиминации части из них.

Задачи данной статьи — во-первых, охарактеризовать главные результаты изучения миграций, в первую очередь локальных, полученные в предыдущие десятилетия разными коллективами исследователей, и, во-вторых, описать особенности перемещений темнокрылой кобылки (*Stauoderus scalaris* (Fischer de Waldheim)) в условиях пространственно структурированных ландшафтов с хорошо выраженной мозаичностью, сформированной в результате взаимодействия природных факторов и деятельности человека.

### Общий характер локальных миграций саранчовых

Миграции являются одним из ведущих признаков разных жизненных стратегий [MacArthur, Wilson, 1967]. Очевидно, что перемещения особей во времени и пространстве во многих случаях носят адаптивный характер, что приводит к их сосредоточению в первую очередь в самых благоприятных местообитаниях [Taylor, Taylor, 1977; Engen et al., 2008]. Миграции — стратегия, максимизирующая репродуктивный успех или жизнеспособность в условиях ресурсов, меняющихся в пространстве и времени [Fagrow, 1990]. Характерной особенностью перемещений особей — независимо от расстояния — следует считать снижение интенсивности или полное прекращение активности, связанной с питанием, собственно размножением и т. п.

Разнообразие миграций получило отражение в попытке их типизации по интенсивности и направленности: 1) подвижность (mobility) (поиск пищевых ресурсов и случайные перемещения), 2) расселение (dispersal) (перемещения, обеспечивающие поток генетической информации) и 3) собственно миграции (периодические массовые перемещения) [Stevens et al., 2010]. Расселение внутри ландшафта, в том числе пространственно структурированном, может идти двумя основными способами, различающимися по поведенческим реакциям: (1) «крутиным», связанным с эксплуатацией какого-то ресурса, и (2) «направленным» (часто довольно быстрым и в той или иной степени организованным) [Van Dyck, Baguette, 2005].

Закономерности перемещений на межландшафтном и внутриландшафтном уровнях выявлены для сравнительно небольшого числа видов. В целом, к настоящему времени на разных группах животных показано, что структурированность ландшафта нередко приводит к расчленению локальных популяций [Samways, Sergeev, 1997].

Саранчовые — одна из немногих групп, включающих виды, способные не только мигрировать на значительные расстояния (десятки, сотни и даже тысячи километров), но и совершать такие перелёты огромными стаями. Естественно, подобная специфика стадных саранчовых, или саранчи, издавна привлекала внимание исследователей, тем более что все подобные виды — известнейшие вредители сельского хозяйства. Это определяет разнообразие источников и данных по таким перелётам. Б.П. Уваров [Uvarov, 1977] во второй части своей уникальной сводки по саранчовым, вышедшей через 7 лет после его кончины, предложил различать брожение (wandering) и собственно миграцию. С его точки зрения, брожение — это перемещение особи внутри топографических границ участка, занимаемого локальной популяцией (хотя площадь и гетерогенность территории могут быть значительными). Миграция же — это межпопуляционные движения или выселения за пределы исходного пространства популяции. Сам Уваров подчёркивал отсутствие четкой границы между этими двумя типами перемещений. Представления Уварова были в те же годы несколько уточнены [Chapman, 1972]. Отмечена значимость вертикальных перемещений (фактически между геогоризонтами/ярусами), сезонных движений внутри местообитаний (в значительной степени случайных и ненаправленных), перемещения кулиг и стай (причём для взрослых особей этот вариант достаточно хорошо идентифицируется именно по полёту), перемещения отдельных взрослых (часто реально это выселение).

Неоднократно демонстрировалось, что миграции играют существенную роль в экологии, по крайней мере, ряда массовых видов саранчовых, в том числе и в периоды рецессии [McAnelly, Rankin, 1986]. Для разных регионов, в первую очередь аридных и семи-

аридных, многократно описывались местные передвижения саранчовых между участками, на которых осуществляется питание (food-shelter habitats) и местами яйцекладки (oviposition habitats) [Key, 1945]. Вместе с тем Г.М. Винокуров и И.А. Рубцов [1930] и С.Н. Лепёшкин [1934] считали, что сезонные миграции, по сути, являются простой суммой дневных перемещений. Для Северо-Западного Прикаспия И.В. Стебаев [1957] выявил значительное разнообразие по характеру внутриландшафтных передвижений нестадных видов: наряду с видами, фактически не выходящими за пределы характерных микростаций, есть формы, совершающие достаточно правильные миграции между станциями питания и станциями яйцекладки. Близкую картину описали О.В. Ричардс и Н. Валова [Richards, Waloff, 1954] для Великобритании. Позже под руководством Стебаева были выполнены полевые эксперименты в степях Западно-Сибирской равнины, в ходе которых отслеживались перемещения после выпуска на экспериментальном полигоне меченых самцов и самок малой крестовички *Dociostaurus brevicollis* (Eversmann) и белополосой кобылки *Chorthippus albomarginatus* (De Geer) [Стебаев и др., 1978]. Было показано наличие ярко выраженных межвидовых и межполовых различий в расселении по фациям и преодолении неблагоприятных участков. Результаты позволили авторам сформулировать гипотезу о наличии оптимальной пространственно-прогностической стратегии межфациального расселения и оптимальной тактики внутрифациального передвижения.

Для саранчовых в разных ситуациях продемонстрировано решающее значение различных факторов: для стадных форм — температуры, поляризованного света, направления ветра [Uvarov, 1977; Mappes, Nomberg, 2004], для нестадных — высоты растительного покрова и особенностей топографии [Richards, Waloff, 1954]. Показано, что средняя и вариации среднесуточных перемещений нестадных саранчовых умеренных широт (а именно белополосой кобылки) в пределах более или менее гомогенных участков зависят от температуры [Walters et al., 2006]. Для изученных видов нестадных саранчовых показано отсутствие заметных перемещений в ночное время.

Несмотря на многочисленные исследования, причины, вызывающие массовые миграции саранчовых и других прямокрылых во время вспышек массового размножения, до сих пор почти не известны [Lorch et al., 2005]. У североамериканского представителя нестадных саранчовых *Melanoplus sanguinipes* (Fabricius), проявляющего элементы поведения стадного вида, выявлены миграционные полёты в отсутствие очевидного скучивания [McAnelly, Rankin, 1986]. Методом мечения – повторного отлова для него продемонстрирована относительная оседлость. Предполагалось, что миграционное поведение, приводящее к активным перемещениям этого вида на значительные расстояния, связано исключительно с неблагоприятными условиями [Shotwell, 1930; Pfadt,

1982]. Однако последующие лабораторные эксперименты с полётом особи на привязи показали, что в популяциях данного саранчового практически всегда присутствуют индивидуумы, способные летать довольно долго — на протяжении не менее 1 ч [McAnelly, Rankin, 1986]. Полевые наблюдения этих же авторов в одной из популяций *M. sanguinipes* при средней плотности подтверждают высокую полётную активность особей: они были способны подниматься на высоту до 6 м, держаться в воздухе больше 1 мин и улетать на расстояние до 50 м. В другой изученной популяции таких полётов не было. Аналогичная картина наблюдалась и после выпуска особей, принадлежащих к каждой популяции, после содержания в садках.

В полевых экспериментах для короткокрылого конька *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt) показано, что общая направленность местных перемещений особей определяется преимущественно особенностями растительного покрова [Gardiner, Hill, 2004]. Примечательно, что для данного вида установлена более высокая скорость расселения нимф. Для восточной болотной кобылки *Stethophyma magister* (Rehn) выявлены преобладающие направления локальных миграций на север, северо-запад и запад и их ограниченность по дальности (до 35 м) [Nakamura et al., 1964]. Для зелёного травника *Omocestus viridulus* (Linnaeus) показана ярко выраженная оседлость [Southwood, Waloff, 1967]. Сходная картина продемонстрирована для пятнистой копыеуски *Myrmeleotettix maculatus* (Thunberg) в эксперименте на сравнительно однородном участке [Aikman, Hewitt, 1972]. Описано значительное варьирование в перемещениях бескрылой кобылки *Podisma pedestris* (Linnaeus) в пределах негетогенных участков [Barton, Hewitt, 1982]. Различные линейно вытянутые структуры (полосы травы, живые изгороди и т. п.), разделяющие те или иные поля, могут быть эффективными станциями, обеспечивающими поддержание разнообразия саранчовых, а также благоприятствующими их возможному расселению [Gardiner et al., 2008; Badenhausser, Cordeau, 2012].

У нормально короткокрылых видов, имеющих длиннокрылые формы, выявлена довольно сложная картина: во многих популяциях макроптерные формы не способны летать: следовательно, длиннокрылость не даёт никакого преимущества в расселении [Казаква, Сергеев, 1992; Poniatowski, Fartmann, 2011]. Интересно, что некоторые нелетающие саранчовые (такие как *Podisma pedestris*), могут использовать для миграций экзотические способы, например, в шерсти овец [Nichols, Hewitt, 1986]. Очевидно, что подобные виды могут использовать и другие способы перемещения: так, в Центральном Алтае в последние десятилетия XX в. область, заселённая *P. pedestris*, существенно увеличилась [Сергеев и др., 1999], причём бескрылая кобылка здесь активно осваивала придорожную сорную растительность (заросли крупных полыней и крапивы коноплевидной).

Нами в конце прошлого века установлено, что в степных ландшафтах Северного Казахстана местные сезонные перемещения разных видов саранчовых довольно сильно различаются: итальянская саранча (*Calliptamus italicus* (Linnaeus)) характеризуется ярко выраженным сходством картины расселения самцов и самок, тогда как у всех изученных нестатных видов миграции полов существенно различаются [Соболев, Сергеев, 1985]. Картирование расположения кулиг итальянской саранчи на степном полигоне, часть которого была обработана инсектицидами, демонстрирует, что, во-первых, личинки этого вида при перемещениях избегают полос, в пределах которых распылялся инсектицид, а во-вторых, в условиях достаточности корма кулиги, видимо, не мигрируют в точном смысле этого слова: реально площадь, занимаемая каждой из них, увеличивается и постепенно происходит слияние соседних кулиг [Сергеев, Ванькова, 2006]. Показано, что перемещение особей некоторых видов на протяжении онтогенеза в пределах семиаридного структурированного ландшафта может быть сопряжено с изменением трофических предпочтений [Пшеницына, 1988].

Для ряда видов продемонстрирована возможность использования рисуночно-окрасочных признаков для эффективной дифференциации локальных популяций [Казакова, Сергеев, 1992]. Так, впервые показано, что на протяжении почти всего ареала короткокрылый конек характеризуется четкими различиями пойменно-террасных и плакорных популяций, что, судя по всему, отражает крайне низкую интенсивность межпопуляционного миграционного обмена. Установлено, что сами пойменно-террасные поселения, очевидно, характеризуются очень высокой степенью разобщенности. Сравнительный фенетический анализ пространственно разобщенных, но соседствующих поселений трёх степных видов саранчовых, характеризующихся различными способностями к полёту (не способные летать, плохо летающие и хорошо летающие), демонстрирует их существенные различия [Казакова, Сергеев, 1997]. При этом явно дифференцированы популяции нелетающей алтайской короткокрылки *Podismopsis altaica* Zubovsky практически идентичны (по рассматриваемым признакам) популяции плохо летающей евразийской травянки *Stenobothrus eurasius* Zubovsky, и по одному признаку достоверно различаются поселения хорошо летающей ширококрылой трещотки *Bryodema tuberculatum* (Fabricius). Специально проведённые эксперименты с последним видом (мечение и последующий отлов) показывают, что в действительности полёт носит, по всей видимости, главным образом демонстрационный характер при ухаживании: особи взлетают, некоторое время активно летают или парят с использованием восходящих токов воздуха, а потом опускаются на тот же участок, с которого поднялись. Эти заключения подтверждаются и наблюдениями энтомологов МГУ (О.С. Корсуновская, личное сообщ.).

Исследование расселения прямокрылых в пространственно структурированных агроландшафтах Швейцарии показывает значимость расположенных рядом участков, служащих источником для формирования популяций и сообществ [Кнор et al., 2011]. Последнее особенно существенно для урбанизированных ландшафтов, в которых как бы прорастают друг в друга естественные и городские участки [Глазычев, 1984] и заселение их животными часто определяется именно миграциями [Сергеев, 1985, 1987, 2007; Samways, Sergeev, 1997].

Данные по распределению прямокрылых в разных городах внетропической Евразии позволяют определить основные пути расселения и источники формирования их населения в урбанизированных ландшафтах [Сергеев, 1984, 1987]. Показано значение дальних миграций. Отмечено, что в качестве источников расселения могут использоваться различные резерваты, обычно сохраняющиеся в том или ином виде даже внутри мегаполисов (лесопарковые луга, поймы, придорожные полосы и т. п.) [Сергеев, 1987]. Выяснено, что распространение инвазионных видов в урбоценозах связано в первую очередь с использованием линейных структур, фактически коридоров (таких как придорожные полосы и газоны) [Сергеев, 1984, 2007]. Выявлена концентрация личинок саранчовых на краях при заселении полей зерновых и кормовых культур [Сергеев и др., 1988; Сергеев и др., 2002; Сергеев, Ванькова, 2005]. В ходе полевых экспериментов с применением инсектицидов показано, что восстановление численности саранчовых и других прямокрылых идёт из сравнительно стабильных резерватов, не подвергавшихся воздействию человека [Сергеев и др., 1988].

### Локальные миграции темнокрылой кобылки

*Stauroderus scalaris* широко распространён в Палеарктике от Европы до Забайкалья. Заходит на юг таёжной зоны, достаточно обычен в лесостепной и на севере степной зоны, южнее встречается локально [Бережков, 1956]. Кобылка часто многочисленна в горах юга Сибири, в Тянь-Шане, на Северном Памире и на Кавказе, известна с Эльбурса. В целом локальные популяции вида в той или иной степени локализованы и, видимо, в большинстве случаев явно изолированы друг от друга. Вероятно, такие особенности современного распределения во многом определяются специальными предпочтениями темнокрылой кобылки: она обычно тяготеет к лугово-степной растительности средней высоты (десятки сантиметров) с большой долей разнотравья. Подобные открытые участки осваивались и осваиваются человеком в первую очередь. Можно предполагать, что в результате многие местные поселения вида просто исчезли, а оставшиеся оказались размещёнными дискретно. Именно поэтому темнокрылая кобылка используется некоторыми исследо-

вателями в качестве модельного объекта для оценки многолетней динамики пространственной популяционной структуры (в первую очередь на уровне вымирания–появления новых локальных популяций) [Carlsson, Kindvall, 2001].

Миграционные особенности темнокрылой кобылки в пространственно структурированных ландшафтах изучались в 1988–1989 гг. в середине лета на двух полигонах в Центральном Алтае (долина р. Эдиган, правый приток р. Катунь) и в 2013–2014 гг. в Новосибирском Академгородке. Оба алтайских полигона были сопоставимы по площади и характеризовались хорошо выраженной пространственной структурированностью, определяемой преимущественно микрорельефом, а частично — деятельностью человека. Один из них (основной) находился на краю долины реки: его большая, центральная часть — это очень пологий конус выноса, занятый луговой степью с более или менее однородной растительностью. По периферии располагались крутой северный склон с кустарниками, отсечённый полевой дорогой участок с высокотравьем, более пологий северо-западный склон с высокотравьем, фрагмент, разрушенный при ремонте дороги, постоянно используемая грунтовая дорога, идущая по краю террасы, на основной поверхности которой была также представлена луговая степь. Второй полигон располагался на краю древней высокой террасы со степной растительностью и не был разделён какими-то явными барьерными структурами.

Для проведения экспериментов на основном полигоне отлавливались серии имаго по 200 особей с равным соотношением самцов и самок. Пойманные особи метились групповой меткой: точки на переднеспинке наносились цветным лаком для ногтей. Варианты красок предварительно проверялись по адгезионной способности. После мечения особи выпускались на соответствующем полигоне в одной точке. В последующие дни проводились учёты распределения как меченых, так и немеченых особей кобылки.

На основном полигоне выполнено три эксперимента. В одном оценивалось перераспределение меченых особей в пределах участка. В двух экспериментах на центральном участке лугово-степного полигона в Центральном Алтае, а также в эксперименте на втором полигоне, предварительно были размечены по две трансекты шириной 1 м, крестообразно пересекающие друг друга. Выпуск меченых особей осуществлялся в точке пересечения трансект. Последующие учёты меченых и немеченых особей велись на площадках по одному квадратному метру каждой трансекты.

Для расчётов использовано лицензионное [StatSoft, Inc., 2011. STATISTICA (data analysis software system), version 10; Microsoft Corporation, 2006. Microsoft® Office Excel® 2007 SP3 MSO, Part of Microsoft Office Standard 2007] и свободно распространяемое программное обеспечение PAST, version 2.16 [Hammer, Harper, 2012].

**Центральный Алтай.** Во время исследований, по оценкам, основанным на средней плотности особей и площади, на центральном участке основного полигона обитало около 4000 имаго данного вида, плотность на периферийных участках, занятых лугово-степной растительностью и кустарниками с разнотравьем была несколько ниже. Можно предполагать, что на всём полигоне жило примерно 6000–7000 кобылок.

Эксперимент 1. Серия из 100 самцов и 100 самок была отловлена на центральном участке, помечена и выпущена на нём же (в центре). Через сутки на этом участке были обнаружены 21 самец и 9 самок, единичные меченые особи были также найдены на сопредельных участках, в том числе на участке, отделённом от центрального дорогой (ширина до 3 м). Ещё через сутки ситуация принципиально не изменилась, хотя удалось выявить всего 6 меченых особей: 4 на центральном участке и по одной — на остепнённом пологом склоне и на террасе через дорогу. Через две недели на центральном участке оставалась значительная часть меченых особей (46,9 % от числа найденных), но часть из них (25 %, причём преимущественно самки) сосредоточилась на высокотравном участке, кроме того, некоторые особи были обнаружены на других участках полигона, сходных с центральным по характеру растительности. Существенно, что дорогу пересекли три самца и две самки. Кроме того, важно, что меченые в эксперименте особи встречались на протяжении месяца, т.е. используемые краски держаться довольно хорошо. Следует отметить, что край центрального участка был местами нарушен при реконструкции дороги, что, возможно, повлияло на распределение части имаго.

Эксперимент 2. Серия из 100 самцов и 100 самок была отловлена на центральном участке, помечена и выпущена на месте пересечения учётных трансект. Через сутки было обнаружено 44 меченые особи, причём почти половина сместилась вниз по склону (рис. 1), а одна найдена на расстоянии 25 м от площадки выпуска. В последующие два дня эта тенденция сохранялась, хотя число найденных особей было незначительным.

Эксперимент 3. Через 5 дней на этом же участке был поставлен эксперимент по аналогичной схеме. Был выявлен сходный тренд, однако в отличие от предыдущего эксперимента значительное число меченых особей было обнаружено на 5-е и 7-е сутки (соответственно 31 и 16).

Эксперимент 4 был проведён на втором полигоне со степной растительностью, на котором исходная плотность темнокрылой кобылки была очень низкой. Схема проведения эксперимента отличалась тем, что особи отлавливались за пределами данного полигона. Очевидно, что выпуск здесь 200 особей кобылки привёл к существенному увеличению её общей численности. В целом, картина перераспределения имаго темнокрылой кобылки оказалась сходной с выявленной в ходе экспериментов 2 и 3, однако

здесь наблюдали лишь незначительную часть меченых особей. Можно предполагать, что в сравнительно неподходящих для данного вида условиях и повышенной численности основная часть имаго активно выселялась на луговые участки за пределы полигона.

Общая тенденция для всех экспериментов — смещение особей вниз по склону.

Неравномерность распределения особей на экспериментальных участках оценена с помощью индекса Мориситы [Morisita, 1959]:

$$I_M = \frac{M \sum n_i (n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

где  $M$  — суммарное число площадок,  $N$  — суммарное число особей на всех площадках,  $n_i$  — число особей на  $i$ -ой площадке.

На лугово-степном полигоне распределение немеченых особей темнокрылой кобылки в целом можно считать равномерным (табл. 1), хотя в отдельные дни эксперимента выявляются небольшие скопления особей. Наоборот, меченые особи явно агрегированы, особенно в первые несколько суток после его начала: фактически их большая часть остаётся сосредоточенной в районе точки выпуска (см. рис. 1). В ходе эксперимента 3 явно прослеживается постепенное «растворение» таких кобылок в местной популяции.

На степном полигоне распределение как немеченых, так и меченых особей *S. scalaris*, очевидно, носит пятнистый характер, что, несомненно, определяется немногочисленностью микростаций, благоприятных для этого вида. При этом степень агрегированности меченых особей постепенно увеличивается, что, вероятно, связано, с одной стороны, с выселением большей их части за пределы

участка, а с другой — с накоплением оставшихся в оптимальных местообитаниях.

Анализ полученных данных с помощью подходов непараметрической статистики (часть сравниваемых параметров — номинальные признаки, распределение других признаков существенно отличается от нормального) проведён с использованием ANOVA Фридмана и Краскела-Уоллиса, коэффициента согласованности Кендалла и коэффициента ранговой корреляции Спирмена. Оценена связь распределения особей кобылки (отдельно самцы и самки, меченые и немеченые, суммарно — меченые и немеченые, общая численность) по отношению к полигонам (луговой, степной), направлению смещения (вверх, вниз, вправо, влево), расстоянию от точки выпуска, суткам после выпуска.

Общая сопряжённость всех признаков очень высока  $F(1300, 11) = 12324,01$  при  $p < 0,00000$ , а коэффициент согласованности равен 0,86182. Оценка связи перераспределения меченых особей с другими показателями показывает, что есть достаточно слабая, но достоверная отрицательная корреляция с расстоянием от точки выпуска: самцы — 0,280148, самки — 0,279229 ( $p < 0,00000$ ), все меченые особи — 0,352042 при  $p < 0,005$ . Аналогичный результат даёт и ANOVA Краскела-Уоллиса. В целом это соответствует распределению значений индекса Мориситы. Достоверные различия между полигонами проявляются в распределении немеченых особей, что отражает разные уровни плотности кобылки. ANOVA Краскела-Уоллиса также демонстрирует достоверную связь изменения в распределении как меченых, так и немеченых особей с числом дней с начала каждого эксперимента и с их размещением по отношению к центральной площадке.

**Новосибирский Академгородок.** Уникальная ситуация с расселением темнокрылой кобылки в про-

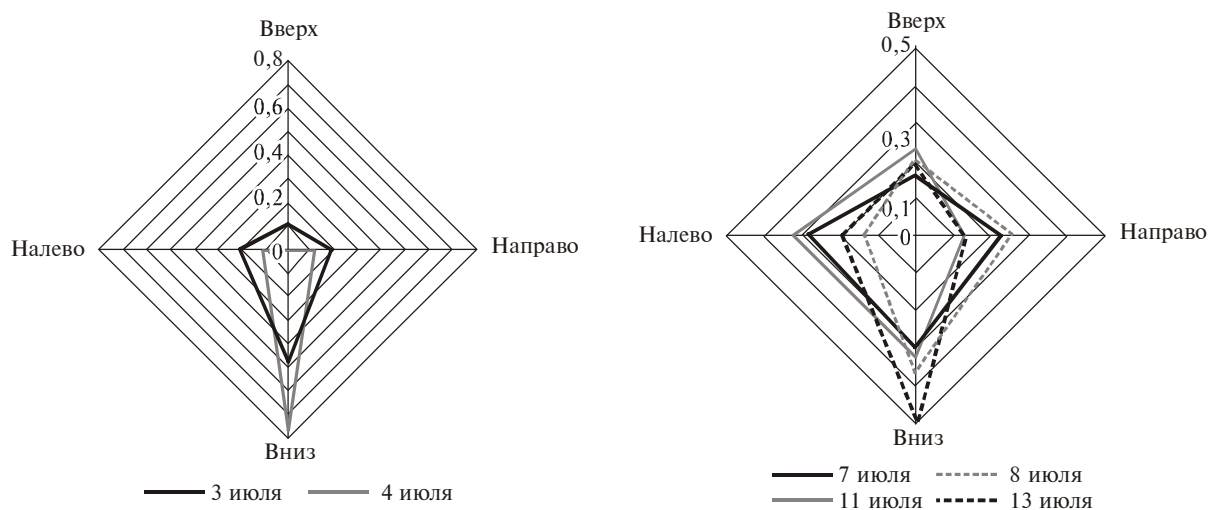


Рис. 1. Изменения распределения меченых особей темнокрылой кобылки по разным направлениям (доля от числа зарегистрированных): а — эксперимент 2; б — эксперимент 3.

Fig. 1. Changes in distribution of marked *Sturoderus scalaris* grasshoppers along different directions (portion of observed specimens): а — 2d experiment; б — 3d experiment.

Таблица 1. Значения индекса Мориситы для меченых и немеченых особей темнокрылой кобылки на лугово-степном и степном полигоне в Центральном Алтае  
 Table 1. Morisita's index for marked and unmarked *Stauroderus scalaris* grasshoppers on the meadow-steppe and steppe experimental plots (Central Altay)

Сутки после выпуска	Лугово-степной полигон				Степной полигон	
	эксперимент 2		эксперимент 3		эксперимент 4	
	меченые	немеченые	меченые	немеченые	меченые	немеченые
1	2,73**	0,87	2,32**	1,03	4,83**	2,2
2	5,13**	1,52**	2,11**	0,9	3,54**	4,55**
3	0	0,97	—	—	3,69**	7,12**
4	—	—	—	—	—	—
5	—	—	2,02*	1,55**	3**	6,67*
6	—	—	—	—	—	—
7	—	—	0,83	0,93	—	—
8	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	—	2,5	5,71*
10	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	3,57	9,52*

Вероятность принятия гипотезы случайного распределения особей: \* —  $p < 0,05$ , \*\* —  $p < 0,01$

странственно структурированном ландшафте была выявлена летом 2013 г. в Новосибирском Академгородке и его окрестностях. Исследования населения прямокрылых насекомых, которые велись на данной территории с 1979 г., показывают, что здесь представлено всего несколько островных популяций этого вида, причём по крайней мере две из них были в последние десятилетия уничтожены в результате строительных работ. О редкости поселений темнокрылой кобылки наглядно свидетельствуют данные учётов 1981 и 1984 г., когда было обследовано подавляющее большинство местных открытых участков: встречаемость вида была меньше 2 % (для сравнения — встречаемость изменчивого конька *Glyptobothrus biguttulus* (L.), как правило, существенно превышала 50 %).

В серии из 20 участков, на которых учёты проводились в 1981 г. (начиная с 1984 г. — ежегодно), темнокрылая кобылка была обнаружена только в 1985 и 1991 г., причём находки были сделаны рядом с постоянными её поселениями. Только в одном случае в 1991 г. кобылка была найдена на луговом участке в центральной части Академгородка (400 м от края ближайшего постоянно существующего локального поселения). Но в 2013 г. темнокрылая кобылка (исключительно самцы) была обнаружена на 5 из 20 ежегодно обследуемых участков, причём все они располагались на довольно большом расстоянии (1,8–2,5 км) от известных постоянных поселений кобылки. Более того, значительная часть находок была сделана в бору на песках, то есть в совершенно не типичных для вида местообитаниях. Важно, что тёплый сезон 2013 г. не был самым благоприятным для прямокрылых: температуры июня и июля были ниже

средних, а количество выпавших осадков было выше среднего. Таким образом, по неизвестным нам пока причинам темнокрылая кобылка начала активно осваивать территории за пределами оптимальных для неё местообитаний, пересекая при этом различные барьерные структуры (такие как асфальтированные улицы) и, видимо, используя для проникновения внутрь бора более или менее открытые участки по просекам.

Уникальность картины, наблюдавшейся в 2013 г., подчеркивается тем, что летом 2014 г. этот вид встречался единично: он был найден только на остепнённом лугу на водоразделе рек Зырянка и Шадриха (здесь же кобылка была обнаружена и в 2013 г.). Такая малая численность имаго определялась неблагоприятными погодными условиями мая и июня (низкие температуры и дожди). В первую очередь это отразилось на рано отрождающихся видах, к числу которых относится *S. scalaris* [Бережков, 1956].

Выявленная резкая перестройка характера миграций, вероятно, отражает какие-то общие свойства популяций темнокрылой кобылки. Так, Carlsson и Kindvall [2001] показали возможность колонизации этим видом участков, расположенных на значительном удалении (в пределах нескольких километров) от ранее заселённых фрагментов, а также высказали предположение, что миграционная способность вида (или его отдельных локальных популяций) может меняться во времени: для некоторых сезонов среднее расстояние миграций кобылки оценивается этими авторами как незначительное (меньше 5 м), тогда как в отдельные годы оно может быть на порядки больше.

## Заключение

Итак, миграции саранчовых в пространственно структурированных ландшафтах весьма разнообразны и варьируются от внутрifaциальных перемещений до достаточно далёких выселений в необычные для вида местообитания либо даже районы. При этом масштабы дальних миграций во многом определяются сочетанием морфологических, физиологических и поведенческих приспособлений. Так, взрослые стадные саранчовые могут залетать на расстояния в десятки, сотни и тысячи километров (хотя часто делают это поэтапно), тогда как нестатные формы обычно ограничены в перемещениях десятками и сотнями метров, реже — первыми километрами. В любом случае до сих пор не вполне ясно, что может являться «спусковым крючком» дальних миграций. Очевидно, в некоторых случаях подобные перемещения инициируются недостатком пищевых ресурсов.

Миграционная активность прослеживается у ряда видов, не имеющих морфологических приспособлений к полёту, в первую очередь, с редуцированным крыловым аппаратом. Например, у той же бескрылой кобылки (см. выше). Соответственно, способность к перемещениям на более или менее большие расстояния не всегда можно оценить по морфологическим особенностям. И, наоборот, виды, явно способные хорошо летать (такие как ширококрылая трещотка), далеко не всегда расселяются за пределы исходного урочища или даже фации.

Есть основания предполагать, что в популяциях многих, если не всех, видов присутствуют особи, в той или иной степени склонные к расселению, активно преодолевающие местные барьеры, в том числе превышающие по ширине возможное однократное перемещение (прыжок, перелёт). Способы миграции при этом также могут быть достаточно разными: от последовательных прыжков без применения крыльев до длительного полёта и от использования природных возможностей (попутный ветер, потоки поднимающегося воздуха) до задействования деятельности человека (перемещение с транспортом, сельскохозяйственными животными, по антропогенным линейным структурам и т. п.). Вероятно, присутствие именно таких особей в своеобразных погодных условиях лета 2013 г. привело к уникальной ситуации резкой перестройки миграционной активности темнокрылой кобылки в пространственно структурированном ландшафте.

## Благодарности

Автор искренне признателен Н.В. Аникеевой, И.Г. Казаковой, А.Н. Колчановой за активное участие в сборе исходных данных в ходе полевых исследований 1988–1989 гг. Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 13-04-00958) и программы ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект VI.51.1.9.

## Литература

- Бережков Р.П. 1956. Саранчовые Западной Сибири. Томск: Изд-во Томского ун-та. 175 с.
- Винокуров Г.М., Рубцов И.А. 1930. Материалы по экологии саранчовых Иркутского округа // Известия Иркутской СТАЗР. No.2. С.3–86.
- Глазыхев В.Л. 1984. Социально-экологическая интерпретация городской среды. М.: Наука. 190 с.
- Казакова И.Г., Сергеев М.Г. 1992. Пространственная организация популяционной системы вида у короткокрылого конька *Chorthippus parallelus* Zett. (Insecta: Orthoptera) // Журнал общей биологии. Т.53. No.3. С.373–383.
- Казакова И.Г., Сергеев М.Г. 1997. О проблеме определения границ популяционных группировок саранчовых // Сибирский экологический журнал. Т.4. No.3. С.315–321.
- Лепёшкин С.Н. 1934. О ликвидации пруса (*Calliptamus italicus* L.) в Мервском оазисе // Лепёшкин С.Н., Зимин Л.С., Иванов Е.Н., Захваткин А.А. (ред.): Саранчовые Средней Азии. М.–Ташкент: САОГИЗ. С.9–81.
- Пшеницына Л.Б. 1988. Сравнительное изучение пищевой избирательности личинок и имаго некоторых видов саранчовых Тувы // Ландшафтная экология насекомых. Новосибирск: Наука. С.47–56.
- Сергеев М.Г. 1984. Особенности сообществ и популяционных структур прямокрылых насекомых (Insecta, Orthoptera) в условиях города диффузного типа (на примере Новосибирского Академгородка) // Известия СО АН СССР, Серия биологических наук. Вып.2. С.122–125.
- Сергеев М.Г. 1985. Формирование сообществ прямокрылых насекомых на газонах города диффузного типа // Антропогенные воздействия на сообщества насекомых. Новосибирск: Наука. С. 105–112.
- Сергеев М.Г. 1987. Закономерности формирования сообществ прямокрылых насекомых в урбоценозах // Журнал общей биологии. Т.48. No.2. С.230–237.
- Сергеев М.Г. 1997. Экология антропогенных ландшафтов. Новосибирск: Изд-во Новосибирского университета. 150 с.
- Сергеев М.Г. 2007. Прямокрылые насекомые // Природа Академгородка: 50 лет спустя. Новосибирск: Изд-во СО РАН. С.94–104.
- Сергеев М.Г., Бугров А.Г., Казакова И.Г., Соболев Н.Н. 1988. Регуляция динамики популяций саранчовых в агроландшафтах с помощью инсектицидных аэрозолей // Ландшафтная экология насекомых. Новосибирск: Наука. С.63–69.
- Сергеев М.Г., Ванькова И.А. 2005. Закономерности динамики популяций итальянской саранчи *Calliptamus italicus* L. на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологический журнал. Т.12. No.3. С.393–400.
- Сергеев М.Г., Ванькова И.А. 2006. Динамика локальной популяции итальянской саранчи (*Calliptamus italicus* L.) в антропогенном ландшафте // Сибирский экологический журнал. Т.13. No.4. С.439–447.
- Сергеев М.Г., Казакова И.Г., Ванькова И.А., Денисова О.В., Иванченко О.В., Ли А.И., Ершова С.А., Фокина В.М. 1999. Распределение поселений бескрылой кобылки — *Podisma pedestris* L. (Orthoptera: Acrididae) в Центральном Алтае // Животный мир Алтае-Саянской горной страны. Горно-Алтайск: изд-во ГАГУ. С.141–147.
- Сергеев М.Г., Лачининский А.В., Локвуд Дж.А., Ванькова И.А., Денисова О.В. 2002. Стадные и нестатные саранчовые: Распространение, экология, управление популяциями. Новосибирск: Новосибирский государственный университет. 103 с.
- Соболев Н.Н., Сергеев М.Г. 1985. Популяционная динамика саранчовых в агроценозах Северного Казахстана // Антропогенные воздействия на сообщества насекомых. Новосибирск: Наука. С.96–104.
- Стебаев И.В. 1957. Особенности экологии насекомых в районе контакта степей и пустынь на примере прямокры-



- лых Северо-Западного Прикаспия // Журнал общей биологии. Т.18. No.2. С.137–152.
- Стебаев И.В., Соболев Н.Н., Лопаткин А.В. 1978. Анализ стациальной верности и расселения по микроландшафтам популяционных групп саранчовых с помощью полевого эксперимента (в связи с вопросом о микроландшафтной ориентации насекомых и о пространственно-временной структуре их популяций. На примере *Dociostaurus brevicollis* и *Chorthippus albomarginatus* DeG. в колючей степи Западной Сибири) // Вопросы экологии. Новосибирск: Новосибирский государственный университет. С.70–115.
- Aikman D., Hewitt G. 1972. An experimental investigation of the rate and form of dispersal of grasshoppers // Journal of Applied Ecology. Vol.9. No.3. P.807–817.
- Andrewartha H.G., Birch L.C. 1954. The distribution and abundance of animals. Chicago: University of Chicago Press. 782 p.
- Badenhausser I., Cordeau S. 2012. Sown grass strip — a stable habitat for grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in dynamic agricultural landscapes // Agriculture, Ecosystems and Environment. Vol.159. P.105–111.
- Baker G.H. 1978. The population dynamics of the millipede, *Ommatoiulus moreletii* (Diplopoda: Iulidae) // Journal of Zoology. Vol.186. No.2. P.229–242.
- Barton N.H., Hewitt G.M. 1982. A measurement of dispersal in the grasshopper *Podisma pedestris* (Orthoptera: Acrididae) // Heredity. Vol.48. P.237–249.
- Carlsson A., Kindvall O. 2001. Spatial dynamics in a metapopulation network: recovery of a rare grasshopper *Stauroderus scalaris* from population refuges // Ecography. Vol.24. No.4. P.452–460.
- Chapman R.F. 1972. The movements of acridoid populations // Proceedings of the International Study Conference on the Current and Future Problems of Acridology. London: Centre for Overseas Pest Research. P.239–252.
- Dingle H. 1980. Ecology and evolution of migration // Animal migration, orientation and navigation. N.Y.: Academic Press. P.1–101.
- Dingle H., Drake V.A. 2007. What is migration? // Bioscience. Vol.57. P.113–121.
- Elton C.S. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen. 181 p.
- Engen S., Lande R., Sæther B.-E. 2008. A general model for analyzing Taylor's spatial scaling laws // Ecology. Vol.89. No.9. P.2612–2622.
- Farrow R.A. 1990. Flight and migration in Acridoids // Chapman R.F., Joern A. (Eds.): Biology of Grasshoppers. N.Y.: John Wiley & Sons. P.227–314.
- Gardiner T., Hill J. 2004. Directional dispersal patterns of *Chorthippus parallelus* (Orthoptera: Acrididae) in patches of grazed pastures // Journal of Orthoptera Research. Vol.13. No.1. P.135–141.
- Gardiner T., Hill J., Marshall E.J.P. 2008. Grass field margins and Orthoptera in eastern England // Entomologist's Gazette. Vol.59. P.251–257.
- 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. P.9.
- Kennedy J.S. 1985. Migrations, behavioral and ecological // Contributions in Marine Science. Suppl.27. P.5–26.
- Key K.H.L. 1945. The general ecological characteristics of the outbreak areas and outbreak years of the Australian plague locust (*Chortoicetes terminifera* Walk.). Melbourne: Council for Scientific and Industrial Research. 127 p. [Bulletin (Council for Scientific and Industrial Research (Australia)). No.186]
- Knop E., Herzog F., Schmid B. 2011. Effect of connectivity between restoration meadows on invertebrates with contrasting dispersal abilities // Restoration Ecology. Vol.19. No.201. P.151–159.
- Lorch P.D., Sword G.A., Gwynne D.T., Anderson G.L. 2005. Radiotelemetry reveals differences in individual movement patterns between outbreak and non-outbreak Mormon cricket populations // Ecological Entomology. Vol.30. P.548–555.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton, N.J.: Princeton University Press. 203 p.
- McAnelly M.L., Rankin M.A. 1986. Migration in the grasshopper *Melanoplus sanguinipes* (Fab.). I. The capacity for flight in non-swarming populations // Biology Bulletin. Vol.170. P.368–377.
- Mappes M., Homberg U. 2004. Behavioral analysis of polarization vision in tethered flying locusts // Journal of Comparative Physiology, A. Vol.190. No.1. P.61–68.
- Morisita M. 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns // Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University. Series E (Biology). Vol.2. No.4. P.215–235.
- Nakamura K., Itô Y., Miyashita K., Takai A. 1964. Dispersal of adult grasshoppers, *Mecostethus magister*, under the field condition // Researches on Population Ecology. Vol.6. No.2. P.67–78.
- Naveh Z., Lieberman A.S. 1984. Landscape ecology: Theory and application. N.Y.: Springer Verlag. 356 p.
- Nichols R.A., Hewitt G.M. 1986. Population structure and the shape of a chromosomal cline between two races of *Podisma pedestris* (Orthoptera: Acrididae) // Biological Journal of the Linnean Society. Vol.29. No.4. P.301–316.
- Pfadt R.E. 1982. Density and diversity of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in an outbreak on Arizona rangeland // Environmental Entomology. Vol.11. No.3. P.690–695.
- Poniatowski D., Fartmann T. 2011. Does wing dimorphism affect mobility in *Metriopectera roeselii* (Orthoptera: Tettigoniidae)? // European Journal of Entomology. Vol.108. P.409–415.
- Richards O.W., Waloff N. 1954. Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers // Anti-Locust Bulletin. No.17. P.1–182.
- Roff D.A. 1974. Spatial heterogeneity and the persistence of populations // Oecologia. Vol.15. No.3. P.245–258.
- Samways M.J., Sergeev M.G. 1997. Orthoptera and landscape change // Gangwere S.K., Muralirangan M.C., Muralirangan M. (Eds): The bionomics of grasshoppers, katydids and their kin. Oxon et al.: CAB International, P.147–162.
- Shotwell R.L. 1930. A study of the Lesser Migratory grasshopper // Technical Bulletin of the U.S. Department of Agriculture. No.190. P.1–34.
- Southwood T. R. E., Waloff N. 1967. The experimental approach to animal ecology // Lambert J.M. (ed.): Teaching of Ecology. Oxford: Blackwell Scientific. P.147–159.
- Stevens V.M., Pavoine S., Baguette M. 2010. Variation within and between closely related species uncovers high intraspecific variability in dispersal // PLoS ONE. Vol.5. No.6. P.e111123. doi:10.1371/journal.pone.0011123.
- Taylor L.R., Taylor R.A.J. 1977. Aggregation, migration and population mechanics // Nature. Vol.265. P.415–421.
- Uvarov B.P. 1977. Grasshoppers and locusts: A handbook on general acridology. Vol.2. London: Centre for Overseas Pest Research. 613 p.
- Van Dyck H., Baguette M. 2005. Dispersal behavior in fragmented landscapes: routine or special movements? // Basic and Applied Ecology. Vol.6. P.535–545.
- Walters R.J., Hassall M., Telfer M.G., Hewitt G.M., Palutikof J.P. 2006. Modelling dispersal of a temperate insect in a changing climate // Proceedings of the Royal Society of London. B. Vol.273. No.1597. P.2017–2023.