

## Перестройки населения прямокрылых насекомых (Orthoptera) в урбо- и агроландшафтах внетропической Евразии

### Orthopteran assemblage transformations in urban and agricultural landscapes of extra-tropical Eurasia

М.Г. Сергеев  
M.G. Sergeev

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

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

**Ключевые слова:** природная зона, биогеография, видовое богатство, сообщество, прямокрылые, урбо- и агроландшафты, перестройка.

**Key words:** life zone, biogeography, species richness, assemblage, Orthoptera, urban landscapes, agricultural landscapes, transformation.

**Резюме.** Обсуждаются тренды изменения суммарной численности и видового богатства прямокрылых насекомых в трансформированных ландшафтах внетропической Евразии. Охарактеризована зональная специфика в формировании группировок прямокрылых в агро- и урбо- и агроландшафтах. Показано, что в лесостепной, степной и полупустынной зонах такие ландшафты заселяются в основном видами, тяготеющим к зональным местообитаниям. Севернее и южнее большее значение приобретают прямокрылые, связанные с азональными стациями. Отмечено, что расселение в антропогенных ландшафтах определяется преимущественно миграционными способностями видов и наличием благоприятных для Orthoptera линейно вытянутых полос травянистой растительности вдоль дорог, улиц, оросительных каналов и т.п. Подчеркивается, что локальное применение агротехнических мер и инсектицидных обработок создаёт реальные возможности для управления популяциями и сообществами прямокрылых.

**Abstract.** Trends of Orthoptera general abundance and species number changes are discussed for disturbed landscapes of extra-tropic Eurasia. Zonal peculiarities of orthopteran assemblage formation are characterized for agricultural and urban landscapes. In the forest-steppe, steppe and semi-desert life zones, these landscapes are mainly occupied by the species associated with local zonal habitats. Northwards and southwards the species associated with azonal habitats are especially important. Orthopteran spreading through anthropogenic landscapes is determined by migration abilities of species and by development of applicable corridors such as roadsides, lawns, irrigation canals etc. In these conditions, local use of agrotechnical and chemical treatments is applicable for management of Orthoptera populations and assemblages.

Изучение урбо- и агроландшафтов актуально не только с практической, но и с теоретической точки зрения, в частности, в связи с их возможным использованием в качестве моделей природных экосистем [Гиляров, 1980]. Вместе с тем, в агробиогеоценологии длительное время господствовали унификационные представления, в которых подчёркивалась географическая повторяемость или викарируемость характерных и устойчивых комплексов видов в агроценозах [Гиляров, 1955, 1980; Григорьева, 1960; Бей-Биенко, 1961]. Для первого этапа исследований это было вполне оправдано — главным было вычленение общего. К концу XX в. стало очевидным наличие совершенно определённой региональной специфики формирования животного населения в антропогенных ландшафтах [Сергеев, 1987а, б; Sergeev, 1997, 1998].

Прямокрылые насекомые, в особенности саранчовые, принадлежат к объектам, весьма удобным для исследований такого рода. Причиной тому является их хорошая представленность и высокая численность в большинстве естественных и антропогенных ландшафтов в пределах регионов с хорошей теплообеспеченностью. Хорошо известна и заметная роль Orthoptera в круговороте вещества и энергии в травянистых экосистемах. Для ряда регионов Палеарктики выявлены географические особенности формирования населения этих насекомых [Сергеев, 1987а; Sergeev, 1997, 1998].

Всё это определяет цель настоящей статьи — выявить закономерности перестройки сообществ Orthoptera в урбо- и агроландшафтах основных природных зон внетропической Евразии. Общий ха-

рактик использованных данных и методические подходы описаны в ряде предыдущих публикаций [Сергеев, 1986; Sergeev, 1992, 1997]. В настоящей статье приведены модальные оценки численности и видового богатства прямокрылых в разных типах естественных и трансформированных ландшафтов.

В зоне тундр значение прямокрылых в естественных ландшафтах минимально [Чернов, 1978; Сергеев, 1989]. Трудно предполагать нарастание их численности и разнообразия в местных антропогенных ландшафтах.

В таёжной зоне роль прямокрылых, в целом, становится более заметной. Можно констатировать, что здесь распространение этих насекомых носит чётко выраженный локальный характер. Это опре-

деляется и пятнистым размещением агро- и урбоценозов. В наиболее хорошо изученной в интересующем аспекте Центральной Якутии, где ведётся крупномасштабное сельское хозяйство, численность прямокрылых на естественных остепнённых лугах весьма велика, но число видов мало (рис. 1). Из них лишь *Chorthippus albomarginatus* (De Geer) и *Aeropus sibiricus* (Linnaeus) имеют высокое обилие. В относительно стабильных условиях пастбищ, при отсутствии перевыпаса, наблюдается резкий подъём численности прямокрылых, в первую очередь сравнительно ксерофильных *Ae. sibiricus* и *Omocestus haemorrhoidalis* (Charpentier). Последний доминирует и в группировках, формирующихся в рудеральной растительности. В нестабильных агроце-

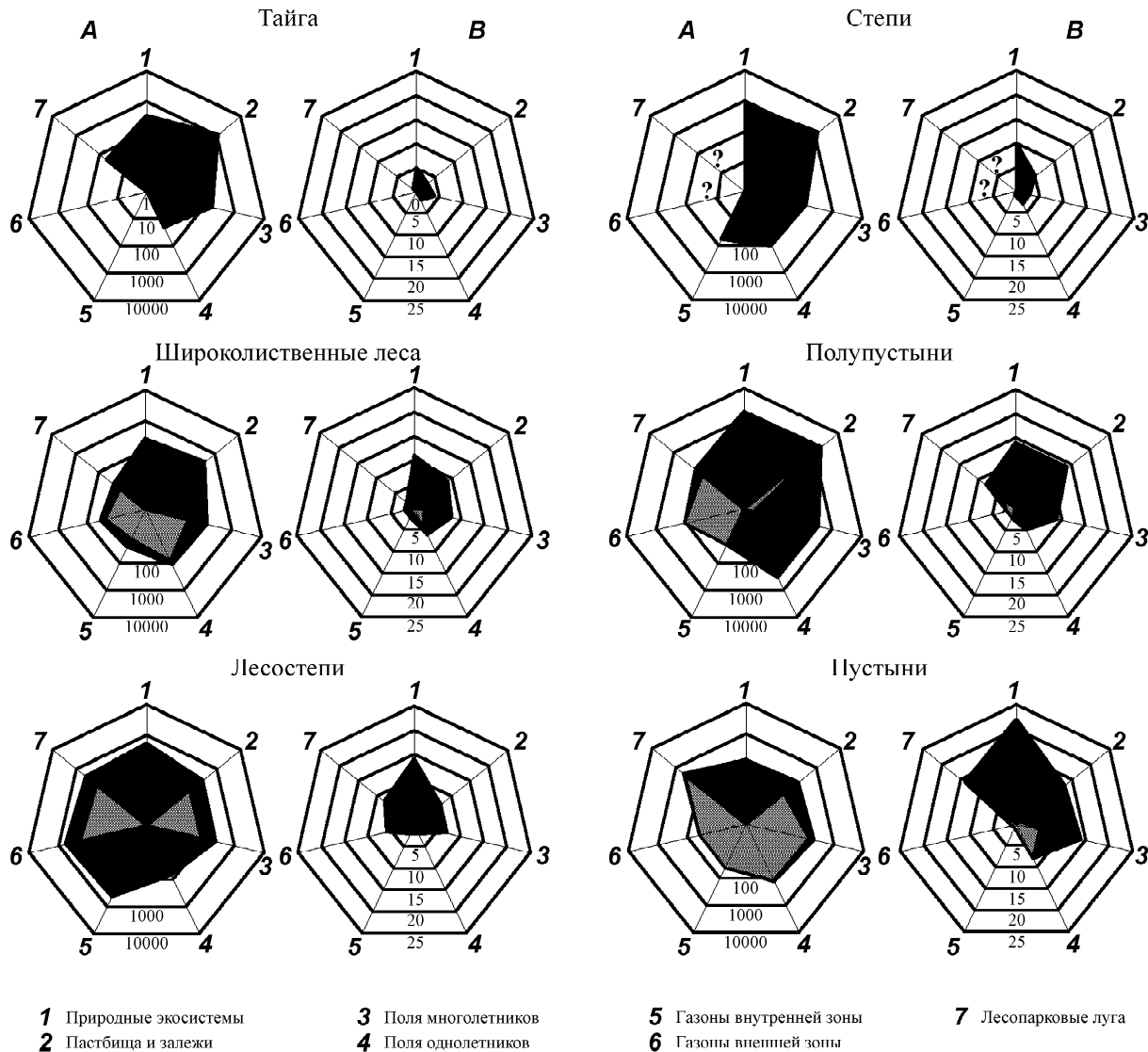


Рис. 1. Тенденции распределения обилия (слева, логарифмическая шкала) и видового богатства прямокрылых (справа) в зональных и антропогенных ландшафтах природных зон Палеарктики. Штриховкой выделен вклад видов, не свойственных местным зональным ландшафтам.

Fig. 1. Trends of Orthopteran abundance (left side, logarithmic scale) and species richness (right side) distribution in zonal and anthropogenic landscapes of the Palearctic Region. Abundance and richness of species alien for local zonal landscapes are in grey shadow.

нозах, особенно на полях однолетников, и обилие, и видовое разнообразие прямокрылых невелики. В местные урбоценозы эти насекомые почти не проникают, заходя лишь на окраины поселений [Сергеев, 1987a].

В области развития **широколиственных и смешанных лесов** обилие прямокрылых в естественных травянистых ландшафтах на водоразделах сохраняется примерно на том же уровне, но количество видов, формирующих сообщества, существенно выше, чем в тайге (см. рис. 1). В Приморье и на юге Приамурья в число доминантов входят *Mecostethus alliaceus* (Germar), *Chorthippus montanus* (Charpentier), *Ch. fallax* (Zubovsky), *Megaulacothrus aethalinus* (Zubovsky), *Epacromius pulverulentus* (Fischer de Waldheim) и др. На юге Польши также прослеживается явное преобладание широко распространенных в Палеарктике видов — *Chorthippus apricarius* (Linnaeus), *Ch. parallelus* (Zetterstedt), *Glyptobothrus biguttulus* (Linnaeus). Правда, на опушечных участках в массе может попадаться связанный с подобными местообитаниями и не выходящий за пределы Европы кузнечик *Pholidoptera griseoptera* (De Geer). В условиях юга Дальнего Востока России, как правило, численность прямокрылых на пастбищах хотя и не так велика, как в Центральной Якутии, тем не менее больше, чем в естественных местообитаниях. На фоне почти не сокращающегося видового разнообразия на первое место в сообществах выходят *Tetrix japonica* (I. Bolivar), *Oedaleus infernalis* Saussure, *Glyptobothrus maritimus* (Mistshenko), *Omocestus haemorrhoidalis*, а также мелкие сверчки из трибы Pteronemobiini. Обычен и *Epacromius pulverulentus*. Примечательно, что наряду с видами, свойственными зональным ландшафтам, на пастбища изредка проникают и формы, тяготеющие к речным долинам и иным не собственно плакорным местообитаниям (*Schmidtiacris schmidti* (Kononikov), *Tetrix subulata* (Linnaeus) и др.). Эта тенденция получает развитие в менее стабильных агроценозах, особенно таких, как поля однолетних культур. Основу сообществ прямокрылых здесь составляют главным образом саранчовые и кузнечики, в естественных условиях встречающиеся очень локально и приуроченные, как правило, к азональным местообитаниям [Попова, Сергеев, 1983]. Это, например, *Chorthippus caliginosus* Mistshenko и *Deracantha onos* (Pallas). Местные эндемики, связанные с зарослями широколистного разнотравья и опушечными кустарниками, как правило, отсутствуют во всех группировках, формирующихся в ходе восстановительных сукцессий. В урбоценозах зоны лиственных и смешанных лесов, судя по литературным данным [Schweiger, 1962; Черняховский, 1978; Klausnitzer, 1981; Köhler, 1987] и наблюдениям автора на юге Польши, наблюдается падение численности и разнообразия этих насекомых по мере перемещения от границ населённых пунктов к их центру. Значение сохраняют в основном виды, связанные с зональными ландшаф-

тами, в том числе арбустиколы. Но на газонах, особенно внутренних частей городов, обычны широко распространённые саранчовые, предпочитающие разнообразные, в том числе сухие, злаковники — *Glyptobothrus biguttulus*, *Chorthippus parallelus*. Интересно, что в Европе для урбоценозов отмечено появление теплолюбивых средиземноморских видов [Klausnitzer, 1981].

В **лесостепной зоне** наблюдается совершенно иная ситуация. Так, суммарная численность прямокрылых в плакорных сообществах очень высока, значительно и видовое богатство. В число доминантов входят лугово-степные и степные саранчовые: *Ch. apricarius*, *Ch. parallelus*, *Glyptobothrus dubius* (Zubovsky), *Stenobothrus nigromaculatus* (Herrich-Schaffer), а также почти эврибионтные *Glyptobothrus biguttulus* и *Omocestus haemorrhoidalis*. На умеренно выбитых пастбищах обилие и разнообразие прямокрылых много ниже, чем в естественных травянистых местообитаниях. На мой взгляд, в первую очередь это отражает хорошее развитие в лесостепи природной и частично антропогенной мозаичности почвенно-растительного покрова, которая, несмотря на значительную освоённость данной природной зоны, обеспечивает благоприятные условия для прямокрылых в естественных и слабо нарушенных местообитаниях. На полях многолетних культур и залежах численность и разнообразие поддерживаются в основном на том же уровне, что и в более стабильных агроценозах, лишь на полях однолетних культур наблюдается резкое их падение. Примечательно, что повсюду — от естественных до сильно нарушенных ландшафтов — доминируют одни и те же виды: *Glyptobothrus biguttulus*, *Chorthippus albomarginatus*, *Ch. apricarius*. Вместе с тем в агроценозах зарегистрированы и формы, связанные с азональными местообитаниями. Таковы *Tetrix tenuicornis* (Sahlberg), *Chorthippus montanus* и др. Сходные перестройки наблюдаются в местных урбанизированных ландшафтах. Но здесь, по-видимому, в связи с меньшей нагрузкой на растительный покров, численность прямокрылых выше, чем в агроценозах. Виды, не свойственные зональным ландшафтам, такие как сравнительно ксерофильный восточно-палеарктический *Ch. fallax*, могут быть очень многочисленными.

В **степной зоне** в зональных ландшафтах численность и разнообразие прямокрылых сопоставимы с таковыми в лесостепях (см. рис. 1). Но основные доминанты иные — *Euchorthippus pulvinatus* (Fischer de Waldheim), *Myrmeleotettix pallidus* (Brunner-Wattenwyl), *Calliptamus italicus* (Linnaeus) (в Казахстане и Западной Сибири), *Chorthippus hammarstroemi* (Miram), *Angaracris barabensis* (Pallas), *Bryodema gebleri* (Fischer de Waldheim), *Myrmeleotettix palpalis* (Zubovsky), *Stenobothrus eurasius* Zubovsky (на юге Средней и Восточной Сибири). Обычны также *Chorthippus albomarginatus* и *Glyptobothrus biguttulus* s.l. Также прослеживаются суще-

ственные различия в сообществах прямокрылых антропогенных ландшафтов. На пастбищах наблюдается резкое повышение обилия прямокрылых при небольшом падении видового разнообразия. Для полей и залежей в большинстве случаев характерно резкое снижение численности и разнообразия Orthoptera. Однако повсюду в качестве доминантного сохраняется в основном тот же комплекс саранчовых, что и в плакорных местообитаниях. Примеси видов, не свойственных зональным ландшафтам, почти нет. Внутри населённых пунктов прямокрылые проникают незначительно. Это почти исключительно *G. biguttulus* s.l., по сути дела эврибионтный вид, проникающий, так же как и в лесостепной и неморальной зонах, вплоть до центральных частей городов.

В полупустынях численность прямокрылых по сравнению со степями почти во всех сравниваемых ландшафтах увеличивается. Однако и в естественных и в антропогенных ландшафтах доминируют более ксерофильные и террикольные саранчовые: *Oedaleus decorus* (Germar), *Calliptamus coelestis* (Giglio-Tos), *Sphingonotus coeruleipes* Uvarov, *S. rubescens* (F. Walker), *Doclostaurus kraussi* (Ingenitzky), *Notostaurus albicornis* (Eversmann), *Stenobothrus fischeri* (Eversmann). Но на пастбищах и залежах важную роль играют виды, свойственные степной зоне: *M. pallidus* и *Doclostaurus brevicollis* (Eversmann). В Восточном Казахстане при умеренной пастбищной дигрессии прослеживается смена доминантов — появляются *Calliptamus barbarus* (Costa), *Oedipoda caerulea* (Linnaeus). При интенсивном выпасе к ним присоединяется *Notostaurus albicornis* (Eversmann). В полупустынях Прикаспия на орошаемых полях преобладает пойменный *Aiolopus thalassinus* (Fabricius). В урбоценозах на неполиваемых газонах и рудеральной растительности численность прямокрылых невелика. К наиболее обильному местному представителю сложной с таксономической точки зрения группы *Glyptobothrus biguttulus* s.l., а именно *G. maritimus*, добавляется фактически только *Doclostaurus brevicollis*. Резко отличная картина наблюдается на орошаемых газонах: по ним в городские поселения проникают такие мезофильные виды, как *Acrida oxyccephala* (Pallas), *Chorthippus loratus* (Fischer de Waldheim) и им подобные, и даже галофильный *Heteracris adpersa* (Redtenbacher).

В зоне пустынь в зональных местообитаниях складываются сообщества Orthoptera с невысокой численностью, но богатим видовым составом (см. рис. 1). К числу доминантов относятся *Sphingonotus maculatus* Uvarov, *S. nebulosus* (Fischer de Waldheim), *S. rubescens* (F. Walker), *Eremippus miramae* Serg. Tarbinsky, *Calliptamus barbarus*, *Strumiger desertorum* (Zubovsky), *Doclostaurus tartarus* (Stshelkanovtzev) и многие другие. Однако даже на пастбищах ситуация совершенно иная — возрастает численность и падает разнообразие прямокрылых. В число доминантов входят *Oedipoda*

*caerulea* (Linnaeus), *Oedaleus decorus*, *Sphingonotus coeruleipes*. На перевыбитых участках их сменяют *S. maculatus* и *Sphingoderus carinatus* (Saussure). Особенно существенно, что на полях и залежах большее значение приобретают виды, не свойственные местным зональным ландшафтам: *Aiolopus thalassinus* (Fischer), *Calliptamus italicus*, *Acrotylus insubricus* (Scopoli). В характерных же для освоенных территорий пустынной зоны орошаемых ландшафтах вообще господствуют прямокрылые, тяготеющие к долинам рек: мезо- и гигро-мезофилы: *Aiolopus thalassinus*, *Glyptobothrus maritimus*, *Locusta migratoria* (Linnaeus), *Oxya fuscovittata* (Marschall), *Calliptamus italicus*, *Acrida oxyccephala* и др., а также галофилы: *Heteracris adpersa* и др. [Сергеев, 1987]. Аналогичные сообщества в основном из *Aiolopus thalassinus* формируются и в урбоценозах, однако прямокрылые при этом внутрь поселений далеко не заходят. В целом, в условиях оазисного расселения человека образуются сообщества прямокрылых, почти идентичные таковым на орошаемых естественными водотоками конусах выноса [Стебаев, Насырова, 1982; Сергеев, 1987].

Из особенностей временной организации сообществ прямокрылых в агро- и урбоценозах отмечается их относительная многолетняя стабильность. Хотя год от года суммарное обилие этих насекомых может существенно меняться, тем не менее, структура сообществ, даже в крайне нарушенных ландшафтах, сохраняется, т. е. доминируют одни и те же виды, в разные годы в учёт попадает примерно одинаковое их число. Это подтверждается не только данными многолетних рядов для лесостепной зоны юго-востока Западной Сибири [Стебаева, Сергеев, 1995], но и результатами североамериканских исследователей [Joerg, Pruess, 1986]. Вспышки массовых размножений формируются лишь в особо благоприятных условиях, часто не без участия человека.

Характер сезонной динамики сообществ прямокрылых существенно меняется от зоны к зоне. В целом с севера на юг удлиняется период активной жизнедеятельности этих насекомых, и сезонный ход развития их сообществ становится всё более многоаспектным. Однако есть и определённая общность, выражающаяся в первую очередь в том, что в стабильных, длительно существующих агро- и урбоценозах динамика группировок в общем соответствует таковой в естественных условиях, а в нестабильных — с характерными для них периодическими серьёзными катастрофами (например, ежегодно распахиваемые поля) — она определяется, главным образом, миграционными потоками из естественных и слабо нарушенных местообитаний [Попов, 1965]. Это, в частности, приводит к тому, что личинки младших возрастов в нестабильных ландшафтах почти не обнаруживаются, а их заселение идёт только личинками 3–5-го возраста, а иногда и взрослыми [Соболев, Сергеев, 1985].

Для таких часто обрабатываемых полей, как поля хлопчатника, показаны ещё более резкие временные смены [Сергеев, Бугров, 1985; Сергеев и др., 1988].

Итак, отчётливо выделяется зональная специфика в формировании многовидовых группировок прямокрылых в агро- и урболандшафтах. Судя по всему, в первую очередь она определяется сходством естественного и нарушенного либо вновь сформированного растительного покрова. Так, в лесостепной, степной и полупустынной зонах агро- и урболандшафты заселяются в основном видами, тяготеющим к зональным местообитаниям, а севернее и южнее большее значение приобретают прямокрылые, связанные с азональными стадиями. В этом случае их расселение в антропогенных ландшафтах определяется преимущественно миграционными способностями видов и наличием благоприятных для Orthoptera линейно вытянутых полос травянистой растительности вдоль дорог, улиц, оросительных каналов и т.п. Это существенно облегчает контроль и создаёт возможность управления их расселением [Попова, Сергеев, 1982; Сергеев, 1987а, б]. Подобные, но ещё более динамичные миграции свойственны и сообществам прямокрылых на полях, особенно однолетних культур. Поэтому локальное применение агротехнических мер и инсектицидных обработок создаёт реальные возможности для регулирования их численности [Бунин, 1979; Соболев, Сергеев, 1985; Сергеев и др., 1988].

## Благодарности

Исследование выполнено благодаря частичной финансовой поддержке программ «Развитие научного потенциала высшей школы» (проект 2.2.3.1/1557 и 10984) и «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (контракт 02.740.11.0277).

## Литература

- Бей-Биенко Г.Я. 1961. О некоторых закономерностях изменения фауны беспозвоночных при освоении целинной степи // Энтомологическое обозрение. Т.40. No.4. С.763–775.
- Бунин Л.Д. 1979. Итальянская саранча (*Calliptamus italicus* L.) в зоне почвозащитного земледелия на востоке Казахстана и совершенствование мероприятий по борьбе с ней. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. ВИЗР. Л. 24 с.
- Гиляров М.С. 1955. Закономерности формирования комплексов вредных насекомых при освоении целинных земель // Журнал общей биологии. Т.16. No.6. С.444–457.
- Гиляров М.С. 1980. Биогеоценология и агроценология // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука. С.8–22.
- Григорьева Т.Г. 1960. О некоторых общих закономерностях формирования агробиогеоценозов и о принципах защиты растений на целинных землях // Журнал общей биологии. Т.21. No.6. С.411–418.
- Попов Г.А. 1965. О смене состава жизненных форм прямокрылых при освоении целинных земель // Труды Всесоюзного энтомологического общества. Т.50. С.121–128.
- Попова Л.И., Сергеев М.Г. 1983. Изменение сообществ прямокрылых насекомых Верхнего и Среднего Приамурья в связи с хозяйственной деятельностью человека // Охрана живой природы. М. С.170–172.
- Сергеев М.Г. 1986. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск: Наука. 237 с.
- Сергеев М.Г. 1987а. Закономерности формирования сообществ прямокрылых насекомых в урбоценозах // Журнал общей биологии. Т. 48. No.2. С.230–237.
- Сергеев М.Г. 1987б. Изменение состава и численности саранчовых в пустынных агроценозах Юго-Западного Таджикистана // Проблемы освоения пустынь. No.2. С.72–75.
- Сергеев М.Г. 1989. Зонально-ландшафтное распределение зоомассы прямокрылых насекомых в Среднем регионе СССР // География и природные ресурсы. No.2. С.89–93.
- Сергеев М.Г., Бугров А.Г. 1985. Прямокрылые насекомые в агроценозах Юго-Западного Таджикистана. Предварительное сообщение // Антропогенные воздействия на сообщества насекомых. Новосибирск: Наука. С.134–138.
- 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.
- Соболев Н.Н., Сергеев М.Г. 1985. Популяционная динамика саранчовых (Orthoptera, Acridoidea) в агроценозах Северного Казахстана // Антропогенные воздействия на сообщества насекомых. Новосибирск: Наука. С.96–104.
- Стебаев И.В., Насырова С.Р. 1982. Динамика многовидовых сообществ саранчовых в условиях агроландшафта целинных и орошаемых земель Казахстана и Киргизии // Формирование животного и микробного населения агроценозов. М.: Наука. С.59–60.
- Чернов Ю.И. 1978. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука. 166 с.
- Черныховский М.Е. 1978. Фауна кузнечиков и саранчовых Москвы // Растительность и животное население Москвы и Подмосковья. М. С.35–36.
- Joern A., Pruess K.P. 1986. Temporal constancy in grasshopper assemblies (Orthoptera: Acrididae) // Ecological Entomology. Vol.11. No.4. P.379–385.
- Klausnitzer B. 1981. Grossstädte als Lebensraum für das Mediterrane Faunenelement // Acta entomologica jugoslavica. Bd.17. Nos 1–2. S.33–39.
- Köhler G. 1987. Die Verbreitung der Heuschrecken (Saltatoria) im Mittleren Saaletal um Jena (Thüringen) — Bestandsaufnahme and Faunenveränderung in der letzten 50 Jahren // Wissenschaftliche Zeitschrift der Friedrich-Schiller-Universität Jena. Naturwissenschaftliche Reihe. Bd.36. No.3. S.391–435.
- Schweiger H. 1962. Die Insektenfauna des Wiener Stadtgebietes als Beispiel einer Kontinentalen Grossstadtfaua // XI Internationaler Kongress für Entomologie (1960). Wien. Bd.3. S.184–193.
- Sergeev M.G. 1992. Distribution patterns of Orthoptera in North and Central Asia // Journal of Orthoptera Research. Vol.1. P.14–24.
- Sergeev M.G. 1997. Ecogeographical distribution of Orthoptera // The bionomics of grasshoppers, katydid and their kin. Oxon et al.: CAB International. P.129–146.
- Sergeev M.G. 1998. Conservation of orthopteran biological diversity relative to landscape change in temperate Eurasia // Journal of Insect Conservation. Vol.2. Nos 3/4. P.247–252.
- Stebaeva S.K., Sergeev M.G. 1995. Structure of collembolan and chrotobiont communities in grass urboecosystems // Polskie Pismo Entomologiczne. Vol.64. Nos 1–2. P.199–206.

Поступила в редакцию 8.04.2011