

Сообщества прямокрылых насекомых (Orthoptera)  
реликтовых степей Центральной ЯкутииOrthopteran communities in the relic steppes  
of Central Yakutia, RussiaЮ.В. Ермакова  
Yu.V. Ermakova

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, пр. Ленина 41, Якутск 677980 Россия. E-mail: yermakova68@mail.ru.

Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Lenina Ave. 41, Yakutsk 677980 Russia.

**Ключевые слова:** прямокрылые, степные сообщества, обилие, Центральная Якутия, растительная формация, приуроченность, классификация.**Key words:** Orthoptera, steppe communities, abundance, Central Yakutia, plant formation, preference, classification.**Резюме.** Впервые описаны сообщества прямокрылых насекомых, приуроченные к реликтовым степям по бортам долин Средней Лены и Амги (Центральная Якутия). Выявлено 14 видов: 2 вида кузнечиков, один вид тетриков и 11 видов саранчовых. По сравнению с луговыми, степные сообщества характеризуются невысоким уровнем разнообразия и общего обилия, северостепной восточнопалеарктический вид *Celes skalozubovi* Adelung, 1906 в Центральной Якутии был обнаружен только в реликтовых степях на склонах. Ядро степных сообществ формируют 8 наиболее ксерофильных видов. По структуре и видовому составу доминантов все изученные сообщества делятся на два основных типа: I — степные сообщества с преобладанием в структуре *Glyptobotrus maritimus jacutus* Storozhenko, 2002; II — степные сообщества с доминированием различных ксерофильных видов: *Omocestus haemorrhoidalis* (Charpentier, 1825), *Gomphocerus sibiricus* (Linnaeus, 1758), *Bryodemella tuberculata* (Fabricius, 1775), *Gampsocleis sedakovii* (Fischer von Waldheim, 1846) *Montana montana* (Kollar, 1833) и *Aeropedellus variegatus* (Fischer von Waldheim, 1846).**Abstract.** Orthopteran communities associated with relic steppe slopes in the river valleys of the Middle Lena and the Amga (Central Yakutia) are described for the first time; of the 14 species found (2 Tettigoniidae spp., 1 Tetrigidae sp. & 11 Acrididae spp.). In comparison with those of the meadow, steppe communities are characterized by a low level of diversity and abundance. The north-steppe eastern Palearctic species *Celes skalozubovi* Adelung, 1906 has been found only in relict steppes on mountain slopes. The basis of the steppe communities is formed by eight of the most xerophilous species. By structure and species composition of dominants, all investigated communities are divided into two main types: I — steppe communities with a predominance of *Glyptobotrus maritimus jacutus* Storozhenko, 2002; II — steppe communities dominated by various xerophilous species: *Omocestus haemorrhoidalis* (Charpentier, 1825), *Gomphocerus sibiricus* (Linnaeus, 1758), *Bryodemella tuberculata* (Fabricius, 1775), *Gampsocleis sedakovii* (Fischer von Waldheim, 1846) *Montana montana* (Kollar, 1833) and *Aeropedellus variegatus* (Fischer von Waldheim, 1846).**Введение**

Реликтовые степи на территории Якутии описаны ботаниками ещё в начале прошлого века [Cajander, 1903; Abolin, 1929]. В позднем плейстоцене степные сообщества были распространены в перигляциальной зоне Северной Евразии [Velichko, 1973], а в голоценовом межледниковье островками сохранились в центральной части Якутии, на северо-востоке в Верхоянской и Оймяконской котловинах, а также в верховьях Колымы [Karavaev, Skryabin, 1971]. Основными факторами, способствовавшими сохранению этих степей на северо-востоке Азии, являются резкоконтинентальный засушливый климат с высокими температурами летом и очень низкими — зимой, дефицитом осадков, сопоставимым с Нижним Поволжьем, в условиях сохранения мощного подземного ледового комплекса [Gavrilova, 1973].

В настоящее время фрагменты реликтовых степей в Центральной Якутии сохранились исключительно по склонам коренных берегов, хотя до середины прошлого века исследователи описывали ковыльные степи на надпойменных и пойменных террасах р. Лена [Abolin, 1929; Ivanova, 1967]. В долине Средней Лены, на надпойменных террасах, в результате чрезмерного использования пастбищ вместо первичных типчаково-ковыльных степей распространились дигрессивные степи [Ivanova, Perfiljeva, 1972].

Прямокрылые насекомые являются основной группой фитофагов в травянистых экосистемах Центральной Якутии. Во время массовых размножений прямокрылые (главным образом саранчовые) могут наносить значительный ущерб сельскому хозяйству республики, основой которого является животноводство. Целенаправленное изучение прямокрылых насекомых в Центральной Якутии началось во второй половине XX века. Основное вни-

мание было уделено биолого-экологическим особенностям белополосой кобылки *Chorthippus albomarginatus* (De Geer, 1773), которая до сих пор является опаснейшим вредителем сенокосов и пастбищ. Видовой состав и структура сообществ прямокрылых насекомых в Центральной Якутии до недавнего времени оставались практически неизученными, отрывочные сведения по данному вопросу имеются в коллективной монографии, посвящённой сибирской кобылке [Sergeev et al., 1995]. Изучение энтомофауны реликтовых степей Центральной Якутии представляет определённый интерес, так как наличие степного элемента играет заметную роль в увеличении разнообразия насекомых Центральной и Северо-Восточной Якутии [Vinokurov, 1996].

Целью данной статьи является обобщение результатов многолетних исследований видового разнообразия, суммарного обилия и структуры сообществ прямокрылых насекомых в реликтовых степях Центральной Якутии.

## Материалы и методы

Основой для публикации послужили исследования, проведённые в реликтовых степях Центральной Якутии в сезоны 1999–2011 гг. В долине Средней Лены было обследовано 25 участков реликтовой степной растительности (№№ 1–25) от с. Еланка (61°16'01" с.ш. 128°06'15" в.д.) до с. Маймага (63°00'32" с.ш. 129°30'42" в.д.). В долине Амги исследования проводились в июле 2009 г., на маршруте от лагеря на левом берегу (60°25'08" с.ш. 130°41'44" в.д.) до с. Михайловка (61°12'30" с.ш. 132°42'31" в.д.), было обследовано 11 степных участков (№№ 26–36). В таблицах участки степной растительности сгруппированы по принадлежности к классам растительных формаций.

По флористическому составу и структуре растительности степные формации делятся на три основных класса. Наиболее широко в Центральной Якутии распространены настоящие степи, сложенные главным образом дерновинными злаками, реже корневищными злаками и осоками, в сочетании с многочисленными видами разнотравья. Флористическая насыщенность настоящих степей 17–36 видов на 100 м<sup>2</sup>, проективное покрытие 50–90 %. Луговые степи в связи с резкоконтинентальным климатом имеют меньшее распространение. Они встречаются на местах с дополнительным увлажнением. На коренных берегах луговые степи приурочены к ложбинам стока. Флористическая насыщенность луговых степей 20–53 вида на 100 м<sup>2</sup>, проективное покрытие 70–90 %. Петрофитные опустыненные степи, сложенные степными и полупустынными видами, наиболее ксерофитны. Доминантами и эдификаторами этих степей являются полупустынные полукустарнички — *Ceratoides lenensis* (Kuminova) Tzvelev, 1978 и *Ephedra monosperma* С.А. Meyer, 1846, а также полупустынный

дерновинный злак *Psathyrostachys juncea* (Sukaczew, 1913). Флористическая насыщенность опустыненных петрофитных степей 5–11 видов на 100 м<sup>2</sup>, проективное покрытие 10–30 % [Ivanova, 1971].

Прямокрылые в каждом биоценозе отлавливались в течение определённого промежутка времени (в зависимости от площади биотопа) с последующим пересчетом результатов на 1 ч [Gause, 1930; Pravdin et al., 1972]. Обилие прямокрылых выражалось в экз./час и затем оценивалось в баллах по пятибалльной (от I до V) ограниченной сверху логарифмической шкале (табл. 1, 2). Так как суммарное обилие прямокрылых в степных биоценозах (N) не превышает 100 экз./ч, границы классовых интервалов принадлежности вида к тому или иному баллу рассчитывались нами для каждого конкретного сообщества [Pesenko, 1982]: I — от 1 до N<sup>0,2</sup> (единично); II — от N<sup>0,2+1</sup> до N<sup>0,4</sup> (мало); III — от N<sup>0,4+1</sup> до N<sup>0,6</sup> (средне); IV — от N<sup>0,6+1</sup> до N<sup>0,8</sup> (много); V — от N<sup>0,8+1</sup> до N (очень много).

При анализе структуры сообществ были использованы информационные меры разнообразия — индекс Шеннона (H), выравненность (E) и индекс доминирования Бергера–Паркера (d) [Megarran, 1992]. Названия фауногенетических комплексов приводятся по монографии М.Г. Сергеева [Sergeev, 1986]. Классификация сообществ проведена при помощи кластерного анализа на основе евклидовых расстояний ( $ED_{jk}$ ) для долей видов в сообществе, методом Уорда и невзвешенного попарного арифметического среднего (UPGMA) [Pesenko, 1982; Sergeev, 2004]. Для оценки избирательности видов по отношению к различным местообитаниям был использован показатель биотопической приуроченности ( $F_{ij}$ ) [Pesenko, 1982]. Расчёты проведены с помощью пакета программ PAST 2.0 [Hammer et al., 2001] и Microsoft Excel 2003.

## Результаты и обсуждение

В результате проведённых исследований в степях Центральной Якутии было выявлено 14 видов прямокрылых из трёх семейств (Tettigoniidae, Tetrigidae и Acrididae), что составляет 40 % от общего числа видов (35), в настоящее время известных для Центральной Якутии [Ermakova, 2014]. Большинство из них являются представителями степных западно-азиатского (51 %) и центрально-азиатского (7 %), а также лесостепного восточно-палеарктического (14 %) фауногенетических комплексов. Разнообразие прямокрылых насекомых в степных ландшафтах Центральной Якутии, как и ожидалось, оказалось значительно ниже, чем в лесостепных и степных регионах Сибири. В степях Центральной Якутии отсутствуют представители полупустынных, пустынных и палеосубтропических комплексов, характерные для прибайкальских и забайкальских степей [Sergeev, 1986]. При наличии подходящих местообитаний основными экологическими факторами, ограничивающими распространение степных прямокрылых на север, скорее всего, являются особенности климатических

условий в весенне-осенний период. Так как большинство видов палеарктических прямокрылых зимуют на стадии яйца, то, вполне вероятно, что они должны обладать сходными физиологическими характеристиками, позволяющими успешно переносить низкие температуры [Hao, Kang, 2004; Ermakova, 2015; Zhigul'skaya et al., 2016]. Однако, как оказалось, только немногие выходцы из степных регионов смогли адаптироваться к короткому лету и непредсказуемым температурным условиям весеннего и осеннего периода в Центральной Якутии. Важными условиями для успешного существования вида на данной территории является сокращение сроков индивидуального развития и способность отложить максимальное количество яиц, за очень короткий период. Наиболее ярким примером успешной адаптации является *Gomphocerus sibiricus* (Linnaeus, 1758). При благоприятных условиях вид окрыляется уже в конце мая, то есть развитие от момента выхода из яйца (не ранее середины II декады мая) занимает около 14 дней [Ermakova, 2012]. Имаго встречаются на протяжении всего летнего сезона, иногда до конца II декады сентября. Так же, личинки младших возрастов и взрослые насекомые должны обладать способностью переносить кратковременное охлаждение (до 0...–5 °С) во время заморозков, которые в Центральной Якутии могут наблюдаться вплоть до конца II декады июня.

Относительно высокий уровень видового разнообразия (8–10 видов) наблюдался в сообществах, приуроченных к ковыльным, типчаковым, четырёх злаковым змеёвковым настоящим степям и некоторым участкам разнотравных луговых степей, а наиболее бедные варианты сообществ характерны для петрофитных опустыненных степей (табл. 1, 2). Суммарное обилие оказалось низким во всех вариантах степных сообществ (в среднем 55 экз./час) на протяжении всего периода исследований, тогда как на лугах, даже между вспышками массового размножения, обилие может достигать 400 экз./час и выше [Ermakova, 2014].

Анализ значений показателя биотопической приуроченности видов ( $F_{ij}$ ) (табл. 3) позволяет выявить виды, наиболее характерные для того или иного местообитания. Величина показателя  $F_{ij}$  изменяется от «–1», когда вид отсутствует в данном местообитании, до «+1», когда вид встречается только здесь. Нулевой показатель свидетельствует о безразличии вида к данному биотопу, значение показателя  $F_{ij}$  меньше нуля говорит об избегании видом биотопа, а больше нуля — о предпочтении видом биотопа. Таким образом, в правой части таблицы (табл. 3) в горизонтальных рядах располагается характеристика приуроченности каждого вида к различным биотопам, а в вертикальных — отношение разных видов к определённому биотопу [Naglov, Zagorodnyuk, 2006].

Наиболее эвритопным по отношению к степным биотопам оказались *Bryodemella tuberculata* (Fabricius, 1775) и *Glyptobotrus maritimus jacutus* Storozhenko, 2002, значение показателя биотопической приуроченности ( $F_{ij}$ ) для большинства форма-

ций равно или близко к нулю (табл. 3), причём *G. maritimus jacutus* в большинстве исследованных сообществ является доминантом (баллы относительного обилия — IV, V).

*Montana montana* (Kollar, 1833) и *Aeropedellus variegatus* (Fischer von Waldheim, 1846) предпочитают ксерофитные варианты настоящих и луговых степей, а *Omocestus haemorrhoidalis* (Charpentier, 1825) — петрофитных опустыненных. Виды *Tetrix tenuicornis* (Sahlberg, 1893), *Arcyptera fusca* (Pallas, 1773), *Stenobotrus lineatus* (Panzer, 1796) и *Chorthippus albomarginatus* (De Geer, 1773) демонстрируют отрицательное отношение к степным биотопам ( $F_{ij} = -1$ , для большинства формаций), остальные виды занимают промежуточное положение, предпочитая те или иные виды степных формаций (табл. 3). *Celes skalozubovi* Adelung, 1906 оказался единственным видом, который на территории Якутии был обнаружен только в степях на склонах южной экспозиции [Ermakova, 2007]. Остальные ксерофильные виды обычно встречаются в тех или иных ксероморфных биотопах надпойменных террас и плакоров. Вероятно, это связано с онтогенетическими и экологическими особенностями вида, которому требуется довольно длительный период времени для развития, от выхода из яйца до имаго. В Якутии вид относится к позднелетней фенологической группе, отрождение происходит в конце II декады июня, имаго массово появляются в конце I декады августа [Ermakova, 2012]. Ранний сход снежного покрова на склонах, быстрый прогрев и высокие температуры поверхности почвы создают необходимые условия для успешного развития вида. По-видимому, даже небольшие отклонения от этих условий являются неблагоприятными для его существования в условиях короткого якутского лета. Наиболее предпочитаемые биотопы для *Celes skalozubovi* относятся к ковыльным формациям ( $F_{ij} = 0,5$ ), чуть менее благоприятными оказались разнотравные луговые степи ( $F_{ij} = 0,3$ ).

Низкое разнообразие и суммарное обилие прямокрылых в степных биотопах связано с особыми микроклиматическими условиями, характерными для склонов южной экспозиции, обуславливающих своеобразие растительного покрова. Температура поверхности почвы в наиболее жаркий период может достигать +60 °С, уже к середине июля растительность практически полностью выгорает. Цветение и колошение злаков происходит только в наиболее благоприятные по условиям влажности годы. Таким образом, скудная кормовая база, низкая влажность и высокие температуры почвенного покрова являются препятствием для проникновения мезофильных видов прямокрылых в степные биотопы, особенно в жаркие и засушливые годы. Незначительные флуктуации видового состава могут наблюдаться в наиболее влажные годы, когда степная растительность приобретает более мезофитный облик, что делает возможным временное вселение луговых видов с периферии степных участков.

Таблица 1. Видовой состав и структура сообществ прямокрылых настоящих степей (баллы относительного обилия)  
Table 1. Species composition and structure of orthopteran communities in the true steppes (points of relative abundance)

Вид	Настоящие степи																ЖИТНЯКОВАЯ	ТОНКОНОГОВАЯ	МЯГЛЮКОВАЯ	ЗЕМЛЕКОВАЯ	ТРЕПОВАТАЯ ОСОЧКОВАЯ
	КОВЫЛЬНАЯ								ТИПЧАКОВАЯ												
	2	5	9	12	13	16	17	18	20	33	35	1	7	24	4	8	25	22	19	21	14
<i>Gampsocleis sedakovii</i> (Fischer von Waldheim, 1846)	III	III	II	II	IV	II	I	III	III		II	II	IV			III					I
<i>Montana montana</i> (Kollar, 1833)		I			III	II	II	III		III	II	III	IV		I	IV	IV	III		II	III
<i>Tetrix tenuicornis</i> (Sahlberg, 1893)													I								
<i>Aroypiera fusca</i> (Pallas, 1773)																					
<i>Stenobotrus lineatus</i> (Panzer, 1796)																					
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i> (Charpentier, 1825)	IV	I				I		III	III	III	II	IV	III	II		IV			II		
<i>Aeropedellus variegatus</i> (Fischer von Waldheim, 1846)				II		III	II						I	III	III	IV	IV		III	V	
<i>Gomphocerus sibiricus</i> (Linnaeus, 1758)	II					I		IV	V	IV	II	II		II		III	III	V	III	IV	I
<i>Glyptobotrus maritimus</i> Jacutus Storozhenko, 2002	V	V	V	IV	V	V	V	IV	IV	III	V	IV	IV	V	V	III	III	III	IV	IV	V
<i>Chorthippus albomarginatus</i> (De Geer, 1773)																					
<i>Ch. fallax</i> (Zubowsky, 1900)								III					I		III	I	I				
<i>Euthystira brachyptera</i> (Ocskay, 1826)	II												III				III			II	I
<i>Celes skalozibovi</i> Adeltung, 1906.	II						III	II	III				III								
<i>Bryodemella tuberculata</i> (Fabricius, 1775)	II	IV	II	IV	III	I	III		II		III	I	III	IV	IV	I	III	II	IV	II	III
Кол-во видов	7	5	3	4	4	8	6	6	5	5	6	6	10	6	5	5	6	4	4	7	6
Обилие (экз/ч)	87	32	40	42	56	53	70	56	78	71	72	46	95	81	49	35	62	60	64	88	50
Индекс Шеннона (H)	1,5	1,3	0,6	1,1	1,2	1,6	1,3	1,7	1,5	1,4	1,4	1,6	2,0	1,2	1,3	1,2	1,7	0,9	1,2	1,8	1,1
Выравненность (E)	0,7	0,7	0,6	0,7	0,9	0,6	0,6	0,9	0,9	0,8	0,7	0,8	0,8	0,6	0,7	0,7	0,9	0,6	0,8	0,8	0,6
Индекс Бергера-Паркера (d)	0,5	0,5	0,8	0,6	0,5	0,5	0,6	0,3	0,4	0,5	0,5	0,4	0,2	0,6	0,5	0,4	0,3	0,7	0,4	0,4	0,7

Примечание. Баллы относительного обилия [Pesenko, 1982]: I — единично; II — мало; III — средне; IV — много; V — очень много. Степные склоны: долина Средней Лены — №№ 1–25; долина Амги — №№ 26–36.

Note. Points of relative abundance [Pesenko, 1982]: I — single; II — little; III — average; IV — many; V — is very much. The Numbers of the steppe slopes: valley of Middle Lena — No.1–25; Amga valley — No.26–36.

Таблица 2. Видовой состав и структура сообществ прямокрылых луговых и опустыненных степей (баллы относительного обилия)

Table 2. Species composition and structure of orthopteran communities of meadow and desert steppes (points of relative abundance)

Вид	Луговые степи					Петрофитные опустыненные степи											
	житняковая	разнотравная				типчак	тонконоговая	якутпирейная	полынная								
		27	3	6	10				23	11	28	29	31	26	30	15	32
<i>Gampsocleis sedakovii</i>			IV	II													
<i>Montana montana</i>	IV	I	III				IV		II			II	III			II	
<i>Tetrix tenuicornis</i>									IV								
<i>Arcyptera fusca</i>																	
<i>Stenobotrus lineatus</i>										V							
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>		I	I				II	IV		IV	I			V	IV		
<i>Aeropedellus variegatus</i>			I			III						IV				II	
<i>Gomphocerus sibiricus</i>	III			II	III		II	III				III	III				
<i>Glyphobotrus maritimus jacutus</i>	III	IV	III	V	V	IV	V	V	V			V	V			V	
<i>Chorthippus albomarginatus</i>									II			I				III	
<i>Ch. fallax</i>		IV	III														
<i>Euthystira brachyptera</i>			II			III											
<i>Celes skalozubovi</i>		III															
<i>Bryodemella tuberculata</i>		III	I	II	III	II				II	IV	I				II	
Число видов	3	6	8	4	3	4	3	4	5	2	2	7	3	1	6		
Обилие (экз/ч)	32	77	60	40	51	31	51	80	60	32	12	78	36	81	52		
Индекс Шеннона (H)	1,0	1,4	1,8	0,9	0,9	1,3	0,9	0,9 <sub>1</sub>	1,4	0,4	0,7	1,3	0,9	0	1,5		
Выравненность (E)	0,9	0,7	0,7	0,6	0,8	0,9	0,8	0,6 <sub>2</sub>	0,8	0,7	1	0,5	0,8	1	0,8		
Индекс Бергера-Паркера (d)	0,5	0,4	0,4	0,7	0,6	0,5	0,5	0,7	0,5	0,9	0,5	0,6	0,7	1	0,5		

Примечание. Баллы относительного обилия [Pesenko, 1982]: I — единично; II — мало; III — средне; IV — много; V — очень много. Степные склоны: долина Средней Лены — №№ 1–25; долина Амги — №№ 26–36.

Note. Points of relative abundance [Pesenko, 1982]: I — single; II — little; III — average; IV — many; V — is very much. The Numbers of the steppe slopes: valley of Middle Lena — NoNo.1–25; Amga valley — No.26–36.

Кластерный анализ на основе евклидовых расстояний (метод Уорда) показал, что все исследованные сообщества делятся на две чётко ограниченные группы (рис. 1).

В первую группу, объединяются сообщества с выраженным преобладанием *Glyphobotrus maritimus jacutus*. Группировки, различаются между собой по структуре и уровню разнообразия. Наиболее разнообразными оказались сообщества, обитающие на степных склонах в окрестностях Якутска и в петрофитных степях долины Амги. Доля *Glyphobotrus maritimus jacutus* в таких сообществах может достигать 80 %. Остальные сообщества характеризуются средним уровнем разнообразия, вклад доминанта в структуру обычно не превышает 50 %. В качестве субдоминантов в различных сочетаниях встречаются *Gampsocleis sedakovii* (Fischer von Waldheim, 1846), *Montana montana*, *Aeropedellus variegatus*, *Celes skalozubovi* и *Bryodemella tuberculata*. Как показано выше, *Glyphobotrus maritimus jacutus* не проявляет особой избирательности по отношению к степным биотомам, поэтому сообщества, вошедшие в первый кластер, могут

встречаться в широком диапазоне степных растительных формаций.

Во вторую, менее многочисленную группу объединяются сообщества, в которых в различных сочетаниях доминируют *Omocestus haemorrhoidalis*, *Gomphocerus sibiricus*, *Bryodemella tuberculata*, *Montana montana* и *Aeropedellus variegatus*. Уровень поддержки кластеров значительно ниже 50 % (при 1000 повторностях), значение коэффициента кофенетической корреляции немного выше среднего 0,6338. Поэтому для проверки устойчивости кластеров была проведена процедура кластеризации методом невзвешенного попарного арифметического среднего (UPGMA) (рисунок).

Кластеризация методом UPGMA в целом дает похожую картину, причём значение коэффициента кофенетической корреляции для данного метода оказалось значительно выше, чем для метода Уорда — 0,9105. Сообщества с доминированием *Glyphobotrus maritimus jacutus* образуют компактную группу, что касается остальных сообществ, то при данном методе они объединяются в довольно сложно структурированную группу. Первыми отклоняются очень бедные

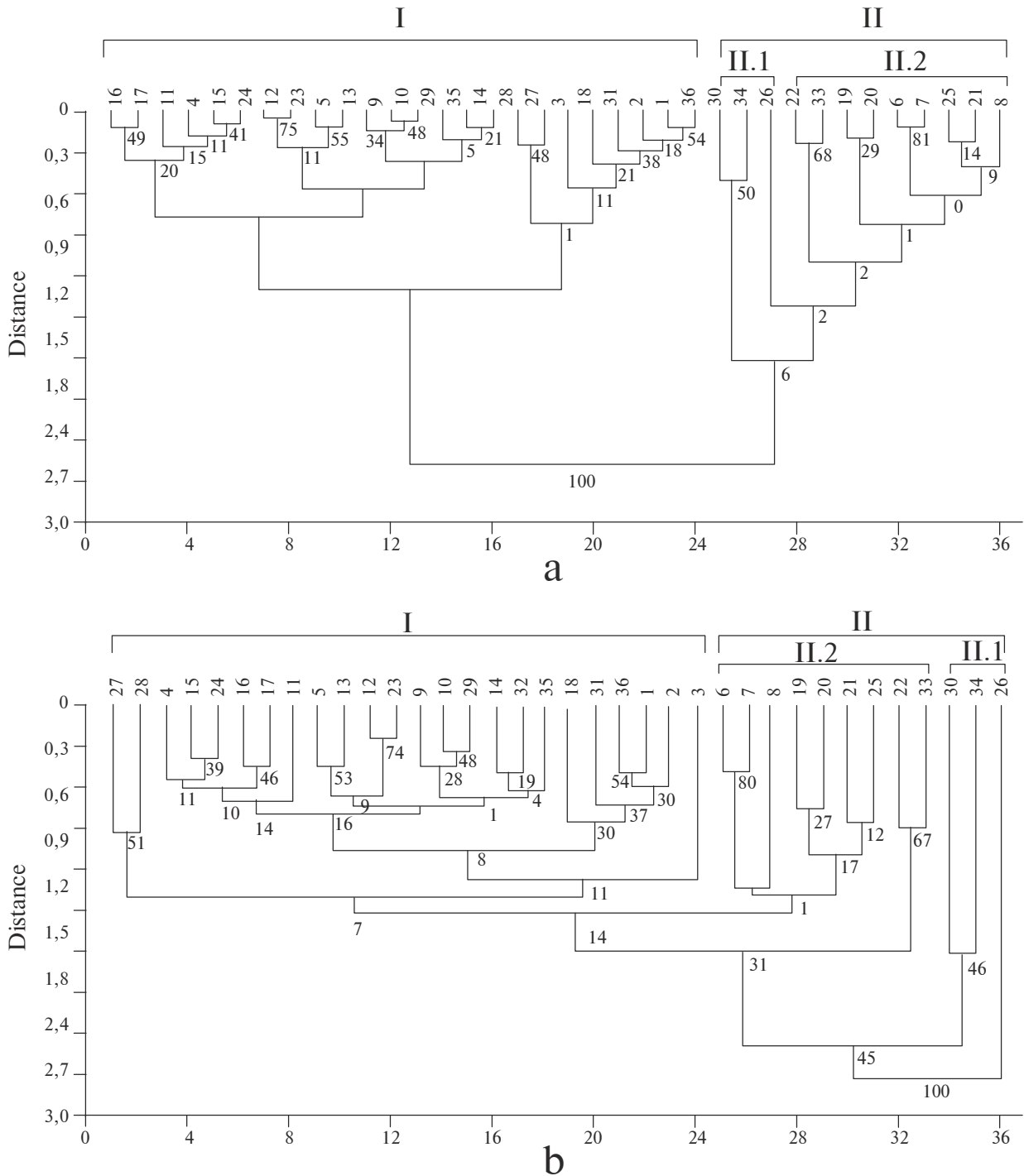


Рис. 1. Сходство степных сообществ прямокрылых долин Средней Лены и Амги (евклидовы расстояния для долей видов в сообществе: а — метод Уорда, б — метод невзвешенного парного арифметического среднего, поддержка кластеров для 1000 повторностей). I — степные сообщества с преобладанием в структуре *Glyptobotrus maritimus jacutus*; II — степные сообщества с доминированием различных ксерофильных видов: II.1 — обеднённые сообщества с преобладанием *Omocestus haemorrhoidalis*, *Gomphocerus sibiricus* или *Stenobotrus lineatus*, II.2 — сообщества с преобладанием *Gampsocleis sedakovii*, *Montana montana* или *Aeropedellus variegatus*.

Fig. 1. Similarity of the steppe orthopteran communities of the Middle Lena and the Amga valleys (Euclidean distances for species shares in the community: a — the Ward method, b — method «paired group» (UPGMA), bootstrapping for 1000 random sampling with replacement). I — steppe communities with a predominance of *Glyptobotrus maritimus jacutus* in the structure; II — steppe communities with the dominance of various xerophilous species: II.1 — depleted communities with a predominance of *Omocestus haemorrhoidalis*, *Gomphocerus sibiricus* or *Stenobotrus lineatus*; II.2 — communities with a predominance of *Gampsocleis sedakovii*, *Montana montana* or *Aeropedellus variegatus*.

Таблица 3. Значение показателя биотопической приуроченности ( $F_{ij}$ ) прямокрылых к различным видам степных формаций в Центральной Якутии

Table 3. The value of the index of biotopic confinement ( $F_{ij}$ ) of Orthoptera to different types of steppe formations in Central Yakutia

Вид	Настоящие степи							Луговые		Петрофитные			
	ковыльная	типчаковая	житняковая	тонконоговая	4-х злаковая змеевковая	мятликовая	твердолато- осочковая	житняковая	разнотравная	типчаковая	полевая	тонконоговая	якутпопирейная
<i>Gampsocleis sedakovii</i>	0,1	0,4	-1	0	-1	-1	-0,6	-1	0,3	-1	-1	-1	-1
<i>Montana montana</i>	-0,1	0,2	-0,7	0,6	-0,6	-0,1	0	0,6	-0,3	0	-0,3	-1	-1
<i>Tetrix tenuicornis</i>	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	1	-1	-1	-1
<i>Arcyptera fusca</i>	-1	1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1
<i>Stenobotrus lineatus</i>	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	1	-1
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>	0,1	0,2	-1	0	-0,4	-1	-1	-1	-1	0	0,6	-1	0,8
<i>Aeropedellus variegatus</i>	-0,2	-0,2	0,3	0,7	0,7	-1	-1	-1	-0,7	-0,4	0,1	-1	-1
<i>Gomphocerus sibiricus</i>	0	-0,6	-1	-0,2	0,5	0,8	0,1	0,6	-0,6	-0,2	0,2	-1	-1
<i>Glyphobotrus maritimus jacutus</i>	0,1	-0,3	0,2	0	-0,1	-0,6	0,3	-0,2	-0,1	0,3	0,2	-1	-1
<i>Chorthippus albomarginatus</i>	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	0,7	1	-1	-1
<i>Ch. fallax</i>	-0,4	-0,6	0,5	-0,1	-0,3	-1	-1	-1	0,8	-1	-1	-1	-1
<i>Euthystira brachyptera</i>	-0,8	0,7	-1	-0,1	-1	-1	-1	-1	0,1	-1	-1	-1	-1
<i>Celes skalozubovi</i>	0,5	-0,1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	0,3	-1	-1	-1	-1
<i>Bryodemella tuberculata</i>	-0,1	0,1	0,4	0	0,1	-0,3	0,1	-1	0,1	-0,3	-0,5	0,1	0,7

(1–2 вида) сообщества опустыненных петрофитных степей на склоне коренного берега Амги. Наиболее интересным из них оказалось сообщество с доминированием редкого для Центральной Якутии северостепного европейско-восточносибирского вида *Stenobotrus lineatus*. Ранее он отмечался только для разнотравно-злаковых опушек лиственничников. Затем отделяются сообщества с преобладанием *Gomphocerus sibiricus*. Для большинства выше названных сообществ характерен обеднённый видовой состав (1–4 вида) и низкий уровень разнообразия ( $0 < H < 0,91$ ). Следующую ветвь образуют сообщества с преобладанием наиболее ксерофильных саранчовых, а также степных кузнечиков. Наиболее высокий уровень разнообразия ( $H = 1,8–2,0$ ) демонстрируют сообщества с доминированием *Gampsocleis sedakovii* и *Montana montana*, выявленные в настоящей типчаковой и разнотравной степях на склонах Табагинского мыса (участки № 6 и № 7).

Таким образом, все изученные сообщества можно разделить на две группы: первая объединяет сообщества с доминированием *Glyphobotrus maritimus jacutus*, во вторую вошли сообщества с доминированием других ксерофильных степных видов. В Центральной Якутии преобладают сообщества с доминированием *Glyphobotrus maritimus jacutus* (67 % от общего количества изученных сообществ).

Распространение большинства степных и лесостепных видов в Якутии ограничено среднетаёжной подзоной, а зачастую только Центральной Яку-

тией. При продвижении на север происходит снижение видового разнообразия и значительная перестройка структуры сообществ. В степях Северо-Восточной Якутии полностью исчезают сообщества с доминированием *Glyphobotrus maritimus jacutus*, на смену им приходят сообщества с доминированием *Gomphocerus sibiricus* и *Aeropedellus variegatus* ssp. *borealis*, также заметно повышается роль лесо-лесостепного сибирско-притихоокеанского *Chorthippus fallax*. В Центральной Якутии этот вид встречается только по периферии степных биотопов. Видовое разнообразие сообществ в степях Северо-Востока Якутии не превышает 4 видов [Ermakova et al., 2016].

## Заключение

Всего в реликтовых степях Центральной Якутии выявлено 14 видов прямокрылых из трёх семейств. Большинство из них являются представителями степных, западно-азиатского и центрально-азиатского, а также лесостепного восточно-палеарктического комплексов, что указывает на связи центрально-якутской степной фауны с лесостепными и степными фаунами Сибири, Казахстана и Северо-Восточной Монголии.

В ходе исследований не выявлено жёсткой приуроченности видов как к определённым видам степных растительных формаций, так и к реликтовым степям в целом. Исключением оказался северостеп-

ной восточнопалеарктический вид *Celes skalozubovi*, для которого степные склоны южной экспозиции оказались единственным возможным местообитанием в Центральной Якутии, соответствующими экологическим предпочтениям вида.

Анализ видового разнообразия и структуры показывает, что в Центральной Якутии можно выделить два основных типа сообществ прямокрылых насекомых (рис. 1).

Тип I. Объединяет сообщества с доминированием *Glyptobotrus maritimus jacutus*.

Тип II. Включает довольно разнородные группировки, отличающиеся составом доминантов и уровнем видового разнообразия. По совокупности проведенных классификационных процедур второй тип был разделен на 2 подтипа.

Подтип II.1. Объединяет бедные сообщества, приуроченные к различным вариантам петрофитных степей по бортам долины Амги. На тонконоговом степном склоне (участок № 26) было обнаружено уникальное сообщество из *Stenobotrus lineatus* (88 %) с небольшим участием *Bryodemella tuberculata*.

Подтип II.2. Объединяет наиболее разнородные по структуре и составу доминантов сообщества настоящих, разнотравных и петрофитных тонконоговых степей. В ксерофитных вариантах, настоящих степей доминирует *Bryodemella tuberculata* в сочетании с *Aeropedellus variegatus*, петрофитных тонконоговых — *Aeropedellus variegatus*. Заметное участие в структуре сообществ принимает *Gampsocleis sedakovii*. Наиболее богатые по видовому составу (8–10 видов) и разнотравные по структуре сообщества (H = 1,8–2,0) заселяют разнотравные и типчаковые степи в долине Средней Лены. В качестве доминантов представлены степные кузнечики — *Gampsocleis sedakovii* и *Montana montana*. Кроме степных, здесь можно наблюдать более мезофильные виды — *Euthystira brachyptera* и *Arcyptera fusca*, постоянных обитателей злаково-разнотравных опушек.

## Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность Н.К. Сосиной и к.б.н. В.И. Захаровой (ИБПК СО РАН) за геоботаническое описание модельных участков, дружеское участие и поддержку в проведении исследований. Исследования проводились в рамках выполнения базового проекта АААА-А17-117020110058-4.

## Литература

Abolin R.I. 1929. [Geobotanical and Soil Description of the Lena-Vilyui Plain] // Trudy komissii po izucheniyu Yakutskoi ASSR. M.: AN SSSR. Vol.10. P.1–334. [In Russian].  
Cajander A.K. 1903. Beitrage zur Kenntniss der Vegetation der Alluvionen des nordlichen Eurasiens. 1: Die Alluvionen des unsern Lena-Thaler // Acta Societatis Scientiarum Fennica. Helsingfors. Vol.32. No.1. 182 p.  
Ermakova Yu.V. 2007. [On distribution of *Celes skalozubovi* Adel. in Central Yakutia] // Labutin Yu. (ed.): Raznoobraziye nasekomykh i paukov osobo okhranyaemykh prirodnykh territoriy Yakutii. Yakutsk: IBPK SO RAN, Min-vo okhrany prirody. P.54–57. [In Russian].

Ermakova Yu.V. 2012. [Phenology and seasonal aspects in Orthopteran communities of Central Yakutia] // Nauka i obrazovaniye. No.3. P.56–60. [In Russian]  
Ermakova Yu.V. 2014. [Fauna and ecology of the Orthoptera of Yakutia]. Avtoref. diss... kand. biol. nauk. Yakutsk. 21 p. [In Russian].  
Ermakova Y.V. 2015. [Ecological Features of the Overwintering Eggs of the Grasshoppers (Orthoptera, Acrididae) in Central Yakutia] // Nauka i obrazovaniye. No.4. P.129–133. [In Russian].  
Ermakova Yu.V., Evdokarova T.G., Nogovitsyna S.N. 2016. [Materials on the study of Orthopteran communities in the relic steppes of North-Eastern Yakutia] // Nauka i obrazovaniye. No.4. P.124–129. [In Russian].  
Gause G.F. 1930. Studies on the ecology of the Orthoptera // Ecology. Vol.11. No.2. P.307–325  
Gavrilova M.K. 1973. [Climate of Central Yakutia]. Yakutsk: Yakutskoye knizhnoye izdatelstvo. 119 p. [In Russian].  
Hammer H., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Paleontologica electronica. No.4(1). P.1–9.  
Hao Shu-Guang, Kang Le. 2004. Supercooling capacity and cold hardness of the eggs of the grasshopper *Chorthippus fallax* (Orthoptera, Acrididae) // European Journal of Entomology. Vol.101. No.2. P.231–236.  
Ivanova V.P. 1967. [On steppe vegetation of the Middle Lena River valley] // Uchyoniye zapiski YaGU. Vol.17. P.11–19. [In Russian].  
Ivanova V.P. 1971. [Steppe vegetation in the Middle Lena River valley]. Avtoref. diss... kand. biol. nauk. Tomsk. 18 p. [In Russian].  
Ivanova V.P., Perfilyeva V.I. 1972. [To protect the *Stipa* steppes of Yakutia] // Elovskaya L.G., Scherbakov I.P., Kirillin F.N., Popov M.V. (Eds): Priroda Yakutii i eyo okhrana. Yakutsk: Yakutskoye knizhnoye izdatelstvo. P.116–122. [In Russian].  
Karavaev M.N., Skryabin S.Z. 1971. [Plant world of Yakutia]. Yakutsk: Yakutskoye knizhnoye izdatelstvo. 123 p. [In Russian].  
Megarran E. 1992. [Ecological diversity and its measurement]. M.: Mir. 181 p. [In Russian].  
Naglov V.A., Zagorodnyuk I.V. 2006. [Statistical analysis of species confinement and community structure] // Teriofauna skhodu Ukrayini. (Pratsi Teriologichnoi shkoly, vipusk 7). Luhans'k. P.291–300. [In Russian].  
Pesenko Yu.A. 1982. [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies]. M.: Nauka. 287 p. [In Russian]  
Pravdin F.N., Guseva V.S., Kritskaya I.G., Chernyakhovskii M.E. 1972. [Some Principles and Techniques of Study of Nongregarious Mixed Populations of Grasshoppers in Different Landscape Conditions] // Fauna i ekologiya zhivotnykh. M.: Nauka. P.3–16. [In Russian].  
Sergeev M.G. 1986. [Consistent Patterns of Orthopteran Insects of North Asia]. Novosibirsk: Nauka. 238 p. [In Russian].  
Sergeev M.G. 2004. [Acridid communities (Orthoptera, Acrididae) in the Great Plains prairies. I. Landscape types] // Euroasian Entomological Journal. Vol.3. No.1. P.1–9. [In Russian].  
Sergeev M.G., Kopaneva L.M., Rubtsov I.A., Antipanov Ye.M., Bugrov A.G., Vysotskaya L.V., Ivanova I.V., Kazakova I.G., Karelina R.I., Pshenitsina L.B., Sobolev N.N., Chogsomzhav L. 1995. [Siberian grasshopper] Novosibirsk: Nauka. P.67–78. [In Russian].  
Velichko A.A. 1973. [Natural Process in the Pleistocene]. M.: Nauka, 254 p. [In Russian]  
Vinokurov N.N. 1996. [Terrestrial bugs (Heteroptera) of Siberia (fauna, zoogeographical analysis, feature of distribution in region)]. Avtoref. diss... dokt. biol. nauk. St.-Peterburg. 46 p. [In Russian].  
Zhigul'skaya Z.A., Ermakova Y.V., Meshcheryakova E.N. 2016. Cold tolerance and distribution of the bush-cricket *Gampsocleis sedakovii* (Orthoptera, Tettigonidae) in Yakutia // Far Eastern Entomologist. No.322. P.1–10.