

Население прямокрылых насекомых (Orthoptera) юго-востока Западно-Сибирской равнины (бассейн р. Карасук)

The assemblages of Orthoptera in the south-eastern part of West Siberian Plain (the Karasuk River Basin), Russia

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

Ключевые слова: прямокрылые насекомые, саранчовые, итальянская саранча, Западно-Сибирская равнина, биоразнообразие, сообщество, классификация, ординация.

Key words: Orthoptera, grasshoppers, Italian locust, West Siberian Plain, biological diversity, assemblage, classification, ordination.

Резюме. Впервые описаны сообщества Orthoptera в бассейне р. Карасук. Выявлено обитание 50 видов прямокрылых. Среди них представлены как потенциальные вредители (итальянская и перелётная саранча, *Dociostaurus brevicollis* (Eversmann), *Arcyptera microptera* (Fischer de Waldheim), *Gomphocerus sibiricus* (Linnaeus), *Stauroderus scalaris* (Fischer de Waldheim), *Oedaleus decorus* (Germar), *Chorthippus albomarginatus* (De Geer), s.l. и др., так и редкие степные прямокрылые (*Miramiola pusilla* (Miram), *Onconotus laxmanni* (Pallas), *Aeropedellus baliolus* Mistshenko). Потверждено существование заметной фаунистической границы, пересекающей эту территорию, однако анализ распределения сообществ показывает наличие широкой полосы перехода между верхней, лесостепной, и нижней, степной частями бассейна. В один кластер попадают почти все сообщества плакоров. В этом случае в число основных доминантов обычно входят *Euchorthippus pulvinatus* (Fischer de Waldheim), *Omocestus haemorrhoidalis* (Charpentier), *Glyptobothrus mollis* (Charpentier) и *Chorthippus albomarginatus* (De Geer), s.str. Второй кластер включает сообщества с господством итальянского пруса. Третий объединяет остальные, преимущественно долинные группировки, обычным доминантом в которых является *Chorthippus albomarginatus* (De Geer), s.l.

Abstract. Orthopteran assemblages are described for the first time for the south-eastern part of West Siberian Plain (Russia) in the Karasuk River Basin. 50 orthopteran species are found. Among them are both some potential pest acridids (Italian and Migratory locusts, *Dociostaurus brevicollis* (Eversmann), *Arcyptera microptera* (Fischer de Waldheim), *Gomphocerus sibiricus* (Linnaeus), *Stauroderus scalaris* (Fischer de Waldheim), *Oedaleus decorus* (Germar), *Chorthippus albomarginatus* (De Geer), s.l. et al. and several relatively rare steppe orthopterans (*Miramiola pusilla* (Miram), *Onconotus laxmanni* (Pallas), *Aeropedellus baliolus* Mistshenko). An analysis of species distribution shows there is the significant faunistic border crossing this basin. On the contrary, an analysis of orthopteran assemblage distribution shows the

presence of the wide transition area between the upper (forest-steppe) part of the river basin and its lower (steppe) part. In the natural steppe habitats of plakors and upper terraces, the assemblages of Orthoptera are characterized by the high levels of species diversity and abundance. The assemblages of flood-plains and lower terraces are usually characterized by relatively low levels of species diversity and abundance. Almost all orthopteran assemblages associated with plakors and upper terraces are in one group with common dominance of *Euchorthippus pulvinatus* (Fischer de Waldheim), *Omocestus haemorrhoidalis* (Charpentier), *Glyptobothrus mollis* (Charpentier) and *Chorthippus albomarginatus* (De Geer), s. str. The second group includes assemblages with very high abundance of the Italian locust (usually during periods of its outbreaks). The last group unites all other assemblages (mainly associated with the local flood-plains and lower terraces). *Chorthippus albomarginatus* (De Geer), s.l. is the typical dominant in such assemblages.

Введение

Бассейн р. Карасук занимает юго-запад Новосибирской области, а древняя часть долины реки заходит на северо-восток Казахстана. Вся эта территория характеризуется значительным остепнением и освоённостью: огромные площади, когда-то занятые степями и лугами, сейчас распаханы либо используются как пастбища. Именно здесь начинались, начинаются и будут начинаться заметные подъёмы численности прямокрылых насекомых, в первую очередь саранчовых — как стадного итальянского пруса (*Calliptamus italicus* (Linnaeus)), так и нестальных представителей Acrididae [Berezhkov, 1956; Latchininsky et al., 2002; Sergeev, 2010b]. Однако трансформация местных ландшафтов может не только определять массовое размножение того или иного вида, но и приводить к сокращению и последующему исчезновению прямокрылых с низкой численно-

стью и разреженными популяциями, особенно с узкими зонами толерантности [Sergeev, 1998]. Таковы, например, формы, связанные преимущественно со степной зоной: кузнечики *Miramiola pusilla* (Miram) и *Onconotus laxmanni* (Pallas), саранчовое *Aeropedellus baliolus* Mistshenko. Соответственно, здесь нередко возникает своеобразный конфликт интересов: с одной стороны, нужно проводить те или иные мероприятия для снижения численности потенциальных вредителей, а с другой — необходимы их ограничения для того, чтобы сохранить как редкие виды, так и общее разнообразие насекомых и их населения. Для решения этой проблемы необходимо выявление закономерностей распространения прямокрылых, распределения их популяций и сообществ.

Цель статьи — охарактеризовать особенности видового богатства и населения прямокрылых насекомых в естественных и слабо нарушенных экосистемах юго-востока Западно-Сибирской равнины в бассейне р. Карасук.

Материалы и методы

Материалы, использованные в статье, собраны в 1985 и 2000–2018 гг., на трёх профилях, пересекающих долину реки р. Карасук в её верхнем, среднем и нижнем течении. Кроме того, проанализированы учеты экспедиции кафедры общей биологии НГУ 1972 г., выполненные в древней части долины реки на северо-востоке Казахстана. Несмотря на то что данные получены в разные годы, очевидна возможность их сопоставления, так как все сезоны были благоприятны для прямокрылых, о чём, в частности, свидетельствуют высокие уровни как суммарного обилия этих насекомых, так и численности характерных видов (например, той же итальянской саранчи).

Бассейн р. Карасук пересекает, по крайней мере, одна заметная эколого-географическая граница: его северо-восточную часть обычно относят к лесостепной зоне, а юго-западную — к степной [Novosibirskaya Oblast, 1978; П'ина et al., 1985; Nikolaev, 1999]. Соответственно меняется естественный растительный покров местных плакоров — от злаково-разнотравных луговых степей и остепнённых лугов в верхней части бассейна до разнотравно-ковыльных и разнотравно-типчачково-ковыльных степей в его нижней части. В том же направлении более ровным становится рельеф, и обычными становятся галофитные луга, нередко с бескильницево-полынными и солянковыми группировками.

В каждом исследуемом местообитании прямокрылые отлавливались сачком диаметром 40 см в течение определённого промежутка времени с последующим пересчётом на 1 ч [Gause, 1930; Sergeev, 1992]. Площадки, на которых проводились учёт, размещались так, чтобы места возможного обитания прямокрылых были представлены наиболее полно. В статье анализируются 15 описаний учётов, вы-

полненных в ненарушенных или незначительно трансформированных стациях. Для оценки различий/сходства сообществ использовано эвклидово расстояние и индекс Брея–Кертиса (для долей в суммарном обилии). Дендрограммы построены для эвклидова расстояния с использованием метода Уорда, основанном на минимизации внутригрупповой дисперсии расстояний между объектами на каждом этапе объединения в группы [Pesenko, 1982], для индекса Брея–Кертиса — с помощью метода невзвешенного попарного арифметического среднего (UPGMA). Статистическая значимость выявляющихся кластеров оценена с помощью бутстрэппинга (для 1000 псевдовыборок). Ординация сообществ выполнена методом главных компонент. Рассчитаны основные показатели разнообразия. Для расчётов использован пакет PAST 3.25 [Hammer et al., 2001].

Результаты и обсуждение

Особенности видового богатства. Всего во время количественных учётов, а также дополнительных наблюдений, выявлено 50 видов прямокрылых, представляющих семейства Tettigoniidae (16), Terigidae (1) и Acrididae (33 вида). Четыре вида, а именно *Tetrix tenuicornis* (Sahlberg), сибирская кобылка (*Gomphocerus sibiricus* (Linnaeus)), кобылка Карелина (*Chorthippus karelini* (Uvarov)) и перелётная саранча (*Locusta migratoria* Linnaeus), присутствуют только в сборах, материалы которых не обсуждаются в статье. Первый найден в кювете шоссе, а последний изредка встречается в луговых понижениях бассейна Карасука, тогда как его популяции, судя по всему, периодически заселяют тростниковые займища местных озёр и водотоков. Сибирская кобылка единично попадалась в плакорных степях нижней части бассейна реки только в сборах 1970–1980-х гг. Напротив, кобылка Карелина впервые обнаружена в 2015 г. на юго-западе Новосибирской области южнее п. Александровский в луговой степи, в которой ранее попадался только другой, хотя и очень близкий вид данной группы, а именно белополосая кобылка (*Chorthippus albomarginatus* (De Geer), s. str.). Можно предполагать, что происходит постепенное смещение северной границы ареала кобылки Карелина на север с вторжением её в южную часть области распространения собственно *Ch. albomarginatus* (De Geer).

Многие найденные виды широко распространены в южной части внетропической Евразии, при этом значителен вклад насекомых, в той или иной степени связанных со степной зоной (табл. 1–3). Таковы *Tessellana vittata* (Charpentier), *Montana eversmanni* (Kittary), *Miramiola pusilla* (Miram) (кузнечики), *Dociostaurus brevicollis* (Eversmann), *Stenobothrus fischeri* (Eversmann), *S. nigromaculatus* (Herrich-Schäffer), *S. eurasius* Zubovsky, *Myrmeleotettix pallidus* (Brunner-Wattenwyl), *Euchorthippus pulvinatus* (Fischer de Waldheim), *Angaracris*

Таблица 1. Обилие (экз./ч) прямокрылых основных местообитаний в верхней части бассейна р. Карасук
 Table 1. Abundance (ind. per hour) of Orthoptera in main habitats of the upper part of the Karasuk River Basin

Вид	Нижняя пойма	Верхняя пойма	Нижняя терраса	Верхняя терраса	Плакор
<i>Poecilimon intermedius</i> (Fieber)	0	0	8	36	28
<i>Tettigonia viridissima</i> Linnaeus	0	0	0	0	+
<i>Tettigonia caudata</i> (Charpentier)	0	0	0	0	+
<i>Gampsocleis glabra</i> (Herbst)	0	0	0	0	12
<i>Decticus verrucivorus</i> (Linnaeus)	0	0	0	6	16
<i>Montana eversmanni</i> (Kittary)	0	0	24	0	0
<i>Bicolorana bicolor</i> (Philippi)	0	0	0	6	120
<i>Onconotus laxmanni</i> (Pallas)	0	0	0	0	+
<i>Conocephalus dorsalis</i> (Latreille)	20	0	0	0	0
<i>Chrysochraon dispar</i> (Germar)	0	7,1	0	+	4
<i>Euthystira brachyptera</i> (Ocskay)	0	0	0	12	84
<i>Arcyptera microptera</i> (Fischer de Waldheim)	0	0	0	+	0
<i>Dociostaurus brevicollis</i> (Eversmann)	0	0	304	0	0
<i>Stenobothrus lineatus</i> (Panzer)	0	0	0	30	40
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i> (Charpentier)	0	0	8	24	12
<i>Stauroderus scalaris</i> (Fischer de Waldheim)	0	0	0	0	8
<i>Glyptobothrus biguttulus</i> (Linnaeus)	0	0	32	12	16
<i>Chorthippus apricarius</i> (Linnaeus)	0	0	0	6	36
<i>Chorthippus parallelus</i> (Zetterstedt)	0	0	0	0	44
<i>Chorthippus albomarginatus</i> (De Geer)	30	416,5	672	42	12
<i>Stethophyma grossum</i> (Linnaeus)	10	0	0	0	0
<i>Psophus stridulus</i> (Linnaeus)	0	0	0	0	4
Суммарное обилие	60	423,6	1048	174	436

Таблица 2. Обилие (экз./ч) прямокрылых основных местообитаний в средней части бассейна р. Карасук
 Table 2. Abundance (ind. per hour) of Orthoptera in main habitats of the middle part of the Karasuk River Basin

Вид	Верхняя пойма	Нижняя терраса	Верхняя терраса	Плакор
<i>Phaneroptera falcata</i> (Poda)	0	12	0	+
<i>Poecilimon intermedius</i> (Fieber)	0	0	0	+
<i>Gampsocleis sedakovii</i> Fischer de Waldheim	0	0	0	+
<i>Platycleis albopunctata</i> (Goeze)	0	0	0	+
<i>Bicolorana bicolor</i> (Philippi)	0	24	0	24
<i>Calliptamus italicus</i> (Linnaeus)	0	0	6	36
<i>Euthystira brachyptera</i> (Ocskay)	0	24	0	6
<i>Arcyptera microptera</i> (Fischer de Waldheim)	0	24	0	6
<i>Dociostaurus brevicollis</i> (Eversmann)	0	0	48	+
<i>Stenobothrus lineatus</i> (Panzer)	0	36	0	36
<i>Stenobothrus fischeri</i> (Eversmann)	0	0	0	18
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i> (Herrich-Schäffer)	0	+	42	10
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i> (Charpentier)	0	24	48	330
<i>Myrmeleotettix pallidus</i> (Brunner von Wattenwyl)	0	0	0	+
<i>Stauroderus scalaris</i> (Fischer de Waldheim)	0	0	0	12
<i>Glyptobothrus biguttulus</i> (Linnaeus)	0	170,4	6	174
<i>Glyptobothrus mollis</i> (Charpentier)	12	21,6	30	162

Таблица 2. (продолжение)
Table 2. (continuation)

Вид	Верхняя пойма	Нижняя терраса	Верхняя терраса	Плакор
<i>Chorthippus apricarius</i> (Linnaeus)	6	120	0	54
<i>Chorthippus fallax</i> (Zubovsky)	18	+	174	6
<i>Chorthippus parallelus</i> (Zetterstedt)	0	72	0	0
<i>Chorthippus dorsatus</i> (Zetterstedt)	6	0	0	0
<i>Chorthippus albomarginatus</i> (De Geer)	6	216	0	12
<i>Stethophyma grossum</i> (Linnaeus)	24	0	0	0
<i>Epracromius pulverulentus</i> (Fischer de Waldheim)	0	0	0	+
<i>Oedaleus decorus</i> (Germar)	0	12	60	6
<i>Celes variabilis</i> (Pallas)	0	+	0	+
<i>Oedipoda miniata</i> (Pallas)	0	0	0	+
<i>Bryodemella tuberculata</i> (Fabricius)	0	0	6	+
<i>Angaracris barabensis</i> (Pallas)	0	0	0	+
Суммарное обилие	72	756	420	892

Таблица 3. Обилие (экз./ч) прямокрылых основных местообитаний в нижней части бассейна и отмершей долине р. Карасук

Table 3. Abundance (ind. per hour) of Orthoptera in main habitats of the lower part and dry valley of the Karasuk River Basin

Вид	Нижняя часть					Отмершая долина (плакор)
	Верхняя пойма	Солончак	Плакор	Плакор (вспышка итальянской саранчи)	Плакор (вспышка нестадных саранчовых)	
<i>Phaneroptera falcata</i> (Poda)	0	0	0	0	78	0
<i>Poecilimon intermedius</i> (Fieber)	0	0	0	6	12	0
<i>Gampsocleis glabra</i> (Herbst)	12	0	+	6	+	0
<i>Montana montana</i> (Kollar)	0	0	0	0	60	0
<i>Montana eversmanni</i> (Kittary)	0	4	6	12	6	0
<i>Platycleis albopunctata</i> (Goeze)	0	0	0	0	+	0
<i>Tessellana vittata</i> (Charpentier)	0	0	0	0	24	0
<i>Bicolorana bicolor</i> (Philippi)	0	0	0	0	0	0
<i>Roeseliana roeselii</i> (Hagenbach)	18	0	0	0	0	0
<i>Miramiola pusilla</i> (Miram)	0	0	0	0	+	0
<i>Calliptamus italicus</i> (Linnaeus)	126	0	+	2682	78	0
<i>Chrysochraon dispar</i> (Germar)	0	0	0	0	0	+
<i>Euthystira brachyptera</i> (Ocskay)	0	0	0	0	18	+
<i>Arcyptera microptera</i> (Fischer de Waldheim)	0	0	+	12	84	6
<i>Dociostaurus brevicollis</i> (Eversmann)	0	4	+	114	30	15
<i>Stenobothrus lineatus</i> (Panzer)	0	0	6	6	24	+
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i> (Herrich-Schäffer)	0	0	0	6	6	15
<i>Stenobothrus eurasius</i> Zubovsky	0	0	0	30	0	24
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i> (Charpentier)	0	0	60	162	462	6
<i>Myrmeleotettix pallidus</i> (Brunner von Wattenwyl)	0	0	0	0	0	9
<i>Aeropedellus baliolus</i> Mistshenko	0	12	0	0	0	0
<i>Glyptobothrus biguttulus</i> (Linnaeus)	0	4	0	360	84	9
<i>Glyptobothrus mollis</i> (Charpentier)	0	0	84	504	594	0
<i>Chorthippus apricarius</i> (Linnaeus)	0	0	0	0	30	+

Таблица 3. (продолжение)
Table 3. (continuation)

Вид	Нижняя часть					Отмершая долина (плакор)
	Верхняя пойма	Солончак	Плакор	Плакор (вспышка итальянской саранчи)	Плакор (вспышка нестадных саранчовых)	
<i>Chorthippus parallelus</i> (Zetterstedt)	30	0	0	0	864	0
<i>Chorthippus dichrous</i> (Eversmann)	6	0	0	0	0	0
<i>Chorthippus albomarginatus</i> (De Geer)	6	188	36	12	1458	+
<i>Euchorthippus pulvinatus</i> (Fischer de Waldheim)	0	0	162	462	714	90
<i>Epacromius pulverulentus</i> (Fischer de Waldheim)	0	0	0	0	6	0
<i>Oedaleus decorus</i> (Germar)	0	0	6	1146	60	0
<i>Psophus stridulus</i> (Linnaeus)	0	0	0	0	6	0
<i>Celes variabilis</i> (Pallas)	0	0	0	0	12	6
<i>Oedipoda miniata</i> (Pallas)	0	0	0	6	0	0
<i>Bryodemella tuberculata</i> (Fabricius)	0	0	0	0	+	0
<i>Angaracris barabensis</i> (Pallas)	0	0	0	0	+	18
Суммарное обилие	198	212	360	5526	4710	198

Примечание к таблицам 1–3. + — виды, найденные вне учётов.

Note for the tables 1–3. + — species caught only during faunistic studies

barabensis (Pallas) (саранчовые). В нижней части бассейна Карасука довольно обычен один из немногих видов-эндемиков западносибирско-казахстанских степей *Aeropedellus baliolus* Mistshenko.

Здесь также хорошо представлены прямокрылые, характерные преимущественно для лесостепи и юга лесной зоны и связанные с луговыми степями и лугами, а также зарослями высокотравья (*Poecilimon intermedius* (Fieber), *Bicolorana bicolor* (Philippi), *Stenobothrus lineatus* (Panzer), *Stauroderus scalaris* (Fischer de Waldheim), *Psophus stridulus* (Linnaeus) и др.). Почти по всему бассейну Карасука сейчас распространён *Chorthippus fallax* (Zubovskiy). Его исходный ареал охватывал в основном восточную часть Палеарктики. В первой половине XX века его находки в степях и лесостепях Обь-Иртышского междуречья были единичными [Berezhkov, 1956], но в последние десятилетия он стал здесь весьма обычным, особенно в умеренно нарушенных низкотравных местообитаниях. Выявленный набор видов в целом вполне соответствует фаунистическим особенностям региона [Sergeev, 1986, 1992, 2010a].

Необходимо отметить, что в бассейне р. Карасук обитают саранчовые, численность которых в отдельные годы может быть очень высокой. Среди них потенциальные вредители: во-первых, два вида стадных саранчовых, а именно итальянский прус и перелётная саранча (правда, массовое размножение последней на юго-востоке Западной Сибири пока не отмечались [Sergeev, 2017]), а во-вторых, нестадные виды, особенно малая крестовичка (*Doclostaurus brevicollis* (Eversmann)), крестовая (*Arcyptera microptera* (Fischer de Waldheim)), сибирская (*Gomphocerus sibiricus* (Linnaeus)), темнокрылая

(*Stauroderus scalaris* (Fischer de Waldheim)) и чернополосая кобылка (*Oedaleus decorus* (Germar)), а также белополосая кобылка и её ближайшие сородичи [Berezhkov, 1956; Latchininsky et al., 2002; Sergeev, 2010b]. Важно, что на протяжении XX века этот список изменился: так, если в первой половине периода основным экономически значимым видом в регионе был *Gomphocerus sibiricus* (Linnaeus) [Predtechensky et al., 1935; Berezhkov, 1956; Sergeev et al., 1995], то в последние десятилетия его фактически заменил *Oedaleus decorus* (Germar) [Sergeev et al., 2013], тогда как сибирская кобылка стала очень редкой [Latchininsky et al., 2002; Sergeev, 2010b].

Население прямокрылых в естественных и слабо нарушенных ландшафтных выделах характеризуется высоким уровнем видового богатства и значительным обилием, в отдельные годы — даже очень высоким.

В верхней части бассейна на остепнённых лугах господствуют характерные для таких стадий широко распространённые прямокрылые: кузнечик *Bicolorana bicolor* (Philippi) и саранчовые *Euthystira brachyptera* (Ocskay) и *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt) (см. табл. 1). Только здесь пойманы кузнечики *Tettigonia viridissima* Linnaeus, *T. caudata* (Charpentier), и *Onconotus laxmanni* (Pallas). Плотность последнего была значительной (не менее 1 экз./м²), однако в учёты он практически не попадался, так как встречался исключительно на прикрытой опадом поверхности почвы под пологом густого разнотравья. На местных остепнённых террасах и в поймах основной доминант — белополосая кобылка, связанная преимущественно с мезофитными и мезоксерофитными злаками. Но на террасах её обычно

сопровождают саранчовые, обитающие в основном на поверхности почвы под пологом растений, такие как *Dociostaurus brevicollis* (Eversmann) и *Omocestus haemorrhoidalis* (Charpentier), тогда как в поймах вместе с белополосой кобылкой встречаются мезогигрофильные виды: в нижних поймах — конусоглав *Conocephalus dorsalis* (Latreille) и большая болотная кобылка (*Stethophyma grossum* (Linnaeus)), а в верхних — *Chrysochraon dispar* (Germar). От плакора к поймам падает уровень выявленного видового богатства сообществ прямокрылых: от 17 до 2–3 (см. табл. 1). Соответственно значительно снижаются и показатели разнообразия (в плакорной группировке показатель Шеннона для основания e — 2,21; Симпсона — 0,85, тогда как в нижней пойме — всего 0,09 и 0,03). Максимальный уровень суммарного обилия зарегистрирован в сообществе, выявленном на местной нижней террасе в злаково-белополынной степи, в которой при значительном проективном покрытии (около 85 %) мозаично сочетаются микростанции с доминированием полыней и злаков. Это обеспечивает возможность сосуществования в данной группировке при высокой численности двух экологически контрастных видов саранчовых: типичного граминикола белополосой кобылки и террикола *Dociostaurus brevicollis* (Eversmann). Сходное соотношение доминирующих видов (но с участием кобылки Карелина) описано для сообщества нижней террасы среднего течения р. Кучук на Кулундинской равнине [Sergeev, Popova, 2016].

В средней части бассейна Карасука в плакорных степях доминируют тяготеющие к разреженной злаково-разнотравной растительности *Omocestus haemorrhoidalis* (Charpentier), *Glyptobothrus biguttulus* (Linnaeus) и *G. mollis* (Charpentier) (см. табл. 2). Только здесь обнаружены кузнечик *Gampsocleis sedakovii* Fischer de Waldheim и саранчовое *Stenobothrus fischeri* (Eversmann), на юге Сибири обычно тяготеющие к степным местообитаниям. В подобных стациях заметно присутствие видов, распространение которых в значительной степени связано со степной зоной, таких как итальянский прус, крестовая и чернополосая кобылка, а также *Stenobothrus nigromaculatus* (Herrich-Schäffer), *Myrmeleotettix pallidus* (Brunner von Wattenwyl), *Angaracris barabensis* (Pallas). На степных верхних террасах распространены сообщества с преобладанием комплекса саранчовых, в той или иной степени связанных с поверхностью почвы, а именно *Chorthippus fallax* (Zubovsky), *Oedaleus decorus* (Germar), *Dociostaurus brevicollis* (Eversmann) и *Omocestus haemorrhoidalis* (Charpentier). На нижних террасах доминантами становятся в основном виды, заселяющие толщу травостоя, такие как белополосая кобылка и *Chorthippus apricarius* (Linnaeus). Вместе с тем среди массовых форм местных саранчовых есть вид, также в той или иной степени держащийся на поверхности почвы. Это *Glyptobothrus biguttulus* (Linnaeus). В группировках влажного пойменного луга обнаружено необычное сочетание

доминантов: с одной стороны, это мезогигрофильная большая болотная кобылка, с другой — сравнительно ксерофильные *Chorthippus fallax* (Zubovsky) и *Glyptobothrus mollis* (Charpentier). Так же как и в верхней части бассейна, видовое богатство падает от плакора к поймам, но здесь заметен локальный субмаксимум на нижней террасе. Очевидно, он определяется возможностью сосуществования сравнительно мезофильных прямокрылых, живущих в основном в толще травостоя, и более или менее ксерофильных обитателей поверхности почвы. Показатели разнообразия сообществ варьируют незначительно: наименьшие оценки получены для пойменных группировок (показатель Шеннона — 1,63, Симпсона — 0,78), а самые высокие — для нижних террас (2,03 и 0,83).

Для наиболее хорошо изученной нижней части бассейна Карасука можно сопоставить три основных варианта сообществ прямокрылых плакорных степей: во-первых, в сезон без подъёма численности (2003 г.), во-вторых, в лето со вспышкой итальянского пруса (2000 г.), а в-третьих, в год с очень высокой численностью нестатных саранчовых, в первую очередь белополосой кобылки (2008 г.) (см. табл. 3). Несмотря на значительное варьирование численности (в годы массовых размножений суммарное обилие может быть выше такового в годы без вспышек примерно на порядок) и в количестве выявленных видов (11 — в 2003 г. и 27 — в 2008 г.), плакорные группировки прямокрылых оказываются сходными. Во-первых, все виды, найденные в 2003 г., присутствуют в учётах 2000 и 2008 г. Во-вторых, выделяется комплекс видов, доля которых в населении таких степей постоянно заметна. Это в первую очередь степной конёк *Euchorthippus pulvinatus* (Fischer de Waldheim), а также *Omocestus haemorrhoidalis* (Charpentier) и *Glyptobothrus mollis* (Charpentier).

Сообщества прямокрылых, заселяющие местные степи в обычные годы (то есть без подъёмов численности) характеризуются суммарным обилием на уровне несколько сотен особей на час учёта. Самый обычный доминант — степной конёк, которого часто сопровождают *Glyptobothrus mollis* (Charpentier), *Omocestus haemorrhoidalis* (Charpentier) и белополосая кобылка. В годы массовых размножений соотношение между видами значительно меняется. Так, в 2000 г. почти половина особей в учёте приходилась на итальянского пруса (его плотность в это время достигала $24,32 \pm 2,34$ экз./м²) [Sergeev, Van'kova, 2008; Sergeev et al., 2013]. Очень высоким было обилие чернополосой кобылки, выше обычной была и численность степного конька. В год массового размножения нестатных саранчовых (2008 г.) при сопоставимом суммарном обилии соотношение доминантов было совершенно иным. Господствовала белополосая кобылка, в качестве субдоминантов выступали степной конёк, *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt), *Glyptobothrus mollis* (Charpentier) и *Omocestus haemorrhoidalis* (Charpentier), тогда как численность итальянского пруса и чернополосой

кобылки была низкой. Увеличение обилия почти всех видов прямокрылых также определило то, что в данный учёт попали представители гораздо большего их числа.

Сообщества местных пойменных лугов и других азональных стадий обычно включают небольшое число видов при среднем уровне обилия. Пойменные луга, как правило, заселяют мезогигрофильные прямокрылые, такие как *Roeseliana roeselii* (Hagenbach) и *Chorthippus dichrous* (Eversmann), но на редианах нередко обильны и ксерофильные формы, например, итальянский прус. На солончаковых лугах часто господствует белополосая кобылка (см. табл. 3). Именно в таких стадиях, как правило, попадает местный эндемик *Aeropedellus baliolus* Mistshenko. В то же время на типичных солончаках встречается почти исключительно *Epracromius pulverulentus* (Fischer de Waldheim).

Только в этой части бассейна Карасука обнаружены прямокрылые, распространение которых ограничено главным образом степной зоной (*Tessellana vittata* (Charpentier), *Miramiola pusilla* (Miram), *Aeropedellus baliolus* Mistshenko), а также широко распространённые *Montana montana* (Kollar), *Roeseliana roeselii* (Hagenbach), *Chorthippus dichrous* (Eversmann). В местных плакорных степях в последние десятилетия также сохраняются разреженные популяции сибирской кобылки.

Максимальные значения показателей разнообразия свойственны группировкам плакорной степи

в период массового размножения нестатных саранчовых (Шеннона — 2,04, Симпсона — 0,82), минимальные выявлены для сообществ на солончаковых лугах (соответственно 0,49 и 0,21).

В так называемой отмершей части долины реки в Казахстане, в пределах которой от когда-то существовавшего водотока сохранились котловины с озёрами, описаны только сообщества плакорных степей (см. табл. 3). Господствующий вид — степной конёк. Вместе с ним часто заметны преимущественно степные саранчовые: *Stenobothrus eurasius* Zubovsky, *S. nigromaculatus* (Herrich-Schdfer), *Angaracris barabensis* (Pallas) и *Doclostaurus brevicollis* (Eversmann). Для таких группировок характерны средние уровни обилия, а также довольно высокие показатели разнообразия (при 15 видах показатель Шеннона — 1,82, Симпсона — 0,75).

Кластерный анализ для соотношения видов по долям в сообществах показывает чёткую обособленность трёх их совокупностей (рис. 1). Дифференциация с помощью разных подходов даёт очень похожие результаты, но ветвления на средних уровнях поддержаны слабо, при этом кофенетические корреляции велики (для эвклидова расстояния в сочетании методом Уорда — 0,77, для индекса Брея-Кёртиса и UPGMA — 0,82). Вместе с тем, реализация разных алгоритмов демонстрирует небольшие различия в последовательности объединения.

Во-первых, хорошо обособлены сообщества остепнённых лугов и луговых степей верхней части

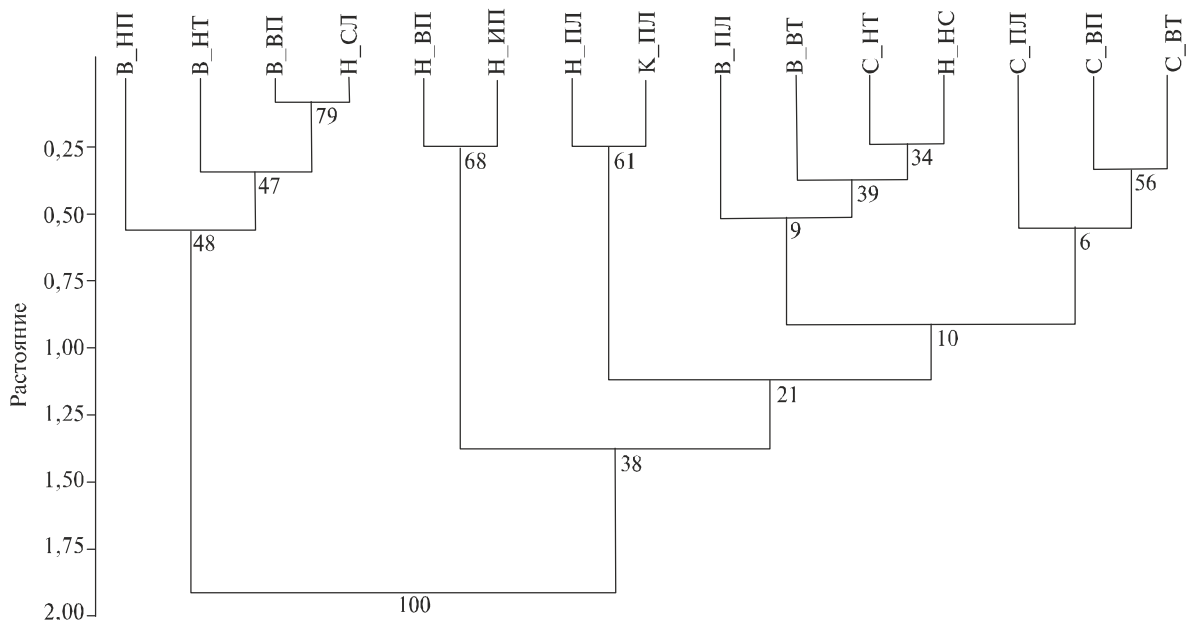


Рис. 1. Различия сообществ прямокрылых бассейна р. Карасук (эвклидово расстояние, кластеризация по Уорду): цифры — оценки бутстрэппинга, %; В — верхняя, С — средняя, Н — нижняя части бассейна, К — отмершая долина; ПЛ — плакор; ВТ — верхняя и НТ — нижняя террасы; ВП — верхняя и НП — нижняя поймы; ИП — плакор в сезон массового размножения итальянского пруса; НС — плакор в сезон массового размножения нестатных саранчовых.

Fig. 1. The Euclidean distances between the orthopteran assemblages in the Karasuk River Basin (Ward's hierarchical clustering): digits — supporting percentage of replicates; В — upper, С — middle, Н — lower parts of the Basin; К — dry valley; ПЛ — plakor (flat interfluvium); ВТ — upper and НТ — lower terraces; ВП — upper and НП — lower flood plains; ИП — plakor during the Italian locust outbreak; НС — plakor during the grasshopper outbreak.

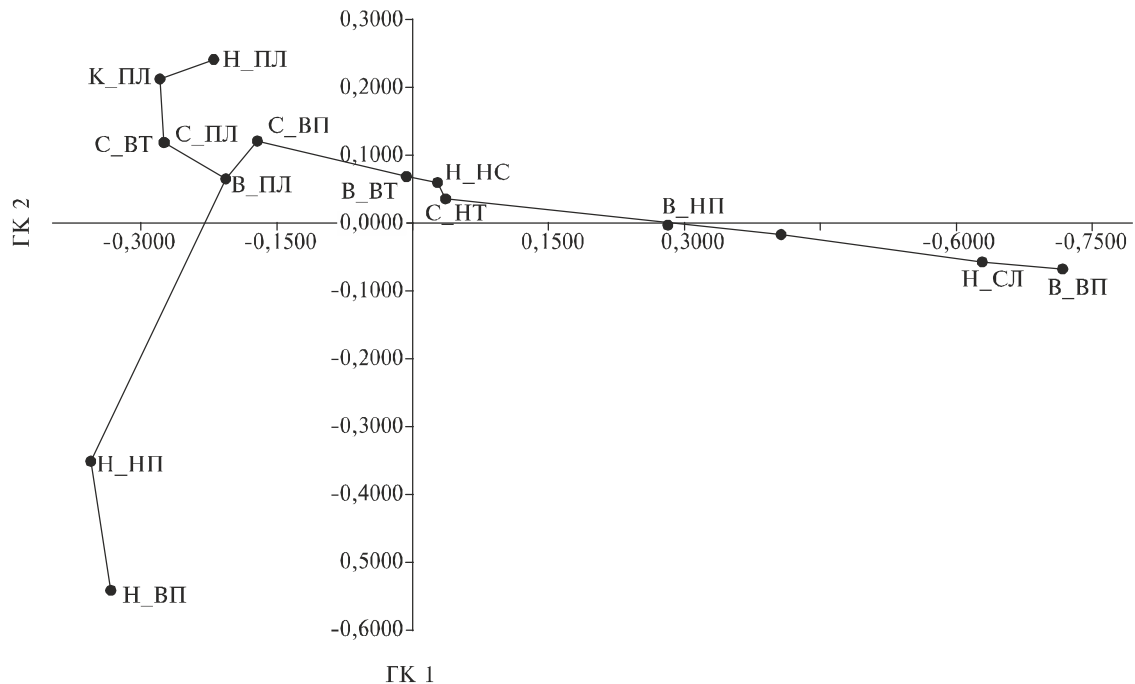


Рис. 2. Ординация сообществ прямокрылых бассейна р. Карасук методом главных компонент и минимальное остовное дерево: В — верхняя, С — средняя, Н — нижняя части бассейна, К — отмершая долина; ПЛ — плакор; ВТ — верхняя и НТ — нижняя террасы; ВП — верхняя и НП — нижняя поймы; ИП — плакор в сезон массового размножения итальянского пруса; НС — плакор в сезон массового размножения нестальных саранчовых.

Fig. 2. Ordination of the orthopteran assemblages in the Karasuk River Basin by the principal components analysis for the first two components and with the minimum spanning tree: В — upper, С — middle, Н — lower parts of the Basin; К — dry valley; ПЛ — plakor (flat interfluve); ВТ — upper and НТ — lower terraces; ВП — upper and НП — lower flood plains; ИП — plakor during the Italian locust outbreak; НС — plakor during the grasshopper outbreak.

бассейна. В этот же кластер попадает группировка солончаковых лугов в нижней части бассейна Карасука. Все такие сообщества объединяет абсолютное доминирование белополюхой кобылки. Во-вторых, самостоятельную группу формируют два сообщества нижней части бассейна, в которых во время проведения учётов в 2000 г. господствовал итальянский прус: это население плакорных степей и пойменных лугов. При использовании индекса Брея–Кертиса и кластеризации по UPGMA этот кластер сразу и чётко отделяется от всей остальной совокупности группировок. Ещё один кластер объединяет все плакорные сообщества бассейна Карасука (за исключением варианта с доминированием итальянского пруса), а также группировки верхних террас в верхней части бассейна и террас и пойм в его средней части. В подобных сообществах в число основных доминантов, как правило, входят *Euchorthippus pulvinatus* (Fischer de Waldheim), *Omocestus haemorrhoidalis* (Charpentier), *Glyptobothrus mollis* (Charpentier) и *Chorthippus albomarginatus* (De Geer).

Первый и второй кластеры хорошо соответствуют ранее охарактеризованным классам населения прямокрылых юго-востока Западно-Сибирской равнины [Sergeev, Molodtsov, 2012]. Соответственно, классам сообществ злаковых степей и лугов с доминированием *Chorthippus albomarginatus* (De Geer)

(2.4.10) и сообществ сухих степей во время подъёма численности итальянского пруса (2.3.5). Сообщества третьего кластера могут быть распределены по нескольким классам: ковыльных степей с преобладанием *Euchorthippus pulvinatus* (Fischer de Waldheim) (2.2.4), богаторазнотравных-красноковыльных степей с преобладанием *Omocestus haemorrhoidalis* (Charpentier) (2.3.7) и красноковыльных степей с преобладанием *Glyptobothrus mollis* (Charpentier) (2.4.11).

Ординация сообществ с помощью метода главных компонент фактически демонстрирует сходное их распределение. На рис. 2 в левой части вверху располагаются почти все группировки плакоров, а также близких к ним верхних террас, слева внизу чётко обособлены сообщества с господством итальянского пруса, а в правой части находятся остальные, преимущественно долинские группировки. Первые две компоненты снимают 63,32 % дисперсии (47,45; 15,87), а три — 73,83 %.

Построение минимального остовного дерева (см. рис. 2) позволяет выдвинуть гипотезу о возможных путях становления сообществ прямокрылых в бассейне р. Карасук. Вероятный исходный тип сообществ — плакорные группировки верхней части этого бассейна, приуроченные к остепнённым лугам и луговым степям и образованные преимущественно широко распространёнными видами, в той или иной

степени тяготеющими к лесостепной зоне. Внедрение в подобные сообщества чисто степных видов (таких как степной конёк) с одновременным выпадением лугово-лесных мезофилов приводило к появлению группировок, ныне заселяющих плакорные степи остальной части бассейна (влево вверх). Остальные пути формирования сообществ связаны с увеличением значимости отдельных видов: либо итальянского пруса в годы его массовых размножений (влево вниз), либо белополосой кобылки в самых разных вариантах злаковых лугов и северных степей, а также в периоды подъёмов численности нестатных саранчовых.

Заключение

Сопоставление набора выявленных в ходе учётов видов прямокрылых для разных частей бассейна р. Карасук демонстрирует явное сходство его нижней и средней частей и их отличие от верхней части: в первом случае индекс Жаккара равен 0,57, в остальных — не превышает 0,4. Таким образом, рассматриваемый регион пересекает заметный энтомогеографический рубеж, по значимости соответствующий межпровинциальному [Sergeev, 1986]. Именно такой ранг для этой границы был установлен нами на основе распределения границ ареалов прямокрылых внутритропической Азии [Sergeev, 1992], хотя ранее она оценивалась лишь как межокружная [Sergeev, 1986].

Вместе с тем по характеру населения прямокрылых бассейн Карасука четко не дифференцируется. Если рассматривать только плакорные сообщества, то в годы без массовых размножений саранчовых они до какой-то степени различны и могут быть объединены в две группы (см. рис. 1), одна из которых свойственна нижней части бассейна и отмершей части долины, тогда как вторая охватывает среднюю и верхнюю части бассейна. Такое пространственное распределение подобных группировок хорошо соответствует размещению классов сообществ на ранее опубликованной ранее карте для всего юго-востока Западной Сибири [Sergeev, Molodtsov, 2012]. Однако при включении в анализ сообществ прямокрылых, заселяющих террасы и поймы, общее их распределение по кластерам оказывается нечётким. В одном кластере оказываются сообщества, описанные из разных частей бассейна, причём не всегда в сходных стациях. Следовательно, граница между местными фаунами прямокрылых, лесостепной и степной, в населении этих насекомых прослеживается плохо. Можно предполагать существование занимающей большую часть бассейна р. Карасук обширной переходной зоны между чисто лесостепными и чисто степными сообществами прямокрылых. Вероятно, это определяется в первую очередь ориентацией бассейна, протягивающегося преимущественно в западно-восточном направлении. В результате, теплообеспеченность в его пределах меняется слабо, тогда как объём выпадающих осадков заметно

возрастает с запада на восток [Novosibirskaya Oblast, 1978]. Несомненно, это в какой-то степени открывает возможности для распространения степных видов на восток-северо-восток, особенно по ксеротермным стациям, в том числе созданным людьми.

Довольно сложный рельеф бассейна во многом обеспечивает разнообразие местообитаний, что позволяет сосуществовать здесь, во-первых, прямокрылым, связанным преимущественно с злаковыми степями, во-вторых, формам, предпочитающим галофитные луга, а в-третьих, видам, тяготеющим к лесостепным лугам. Несмотря на значительную освоенность, мозаичность даёт возможность существования весьма многочисленным популяциям редких кузнечиков, а именно крошечного — *Miramiola pusilla* (Miram) и севчука Лаксмана — *Onconotus laxmanni* (Pallas), и саранчовых, таких как *Aeropedellus baliolus* Mistshenko.

Благодарности

Автор искренне признателен всем участникам многочисленных экспедиций, работавших в разные годы в бассейне р. Карасук. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Правительства Новосибирской области в рамках научного проекта № 18-416-540001 и программы ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект VI.51.1.9.

Литература

- Berezhkov R.P. 1956. [The grasshoppers of West Siberia]. Tomsk: Tomsk University Publishing House. 176 p. [In Russian].
- Gause G.F. 1930. Studies on the ecology of the Orthoptera // Ecology. Vol.11. No.2. P.307–325.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. Vol.4. No.1. 9 p.
- Il'ina L.I., Lapshina E.I., Lavrenko N.N., Mel'tser L.I., Romanova E.A., Bogojavlenskij B.A., Makhno V.D. 1985. [Vegetation of West Siberian Plain]. Novosibirsk: Nauka Publ. 251 p. [In Russian].
- Latchininsky A.V., Sergeev M.G., Childebaev M.K., Chernijakhovskij M.E., Lockwood J.A., Kambulin V.E., Gapparov F.A. 2002. [The grasshoppers of Kazakhstan, Middle Asia and adjacent territories]. Laramie: Association for Applied Acridology International, University of Wyoming. vii + 387 p. [In Russian].
- Nikolaev V.A. 1999. [Landscapes of the Asian steppes]. Moscow: Moscow University Publ. 288 p. [In Russian].
- Novosibirskaya Oblast: Priroda i Resursy [Novosibirsk Region: Nature and Resources]. 1978. Novosibirsk: Nauka Publ. 151 p. [In Russian].
- Pesenko Yu.A. 1982. [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies]. Moscow: Nauka Publ. 287 p. [In Russian].
- Predtechensky S.A., Zhdanov S.P., Popova A.A. 1935. [Pest locusts in the USSR] // Trudy po zastshite rastenij. Serija: Entomologija. No.18. P.1–168. [In Russian with English summary].
- Sergeev M.G. 1986. [Patterns of Orthoptera distribution in North Asia]. Novosibirsk: Nauka Publ. 237 p. [In Russian].
- 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. 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.
- Sergeev M.G. 2010a. Concepts of classic and modern biogeography: contribution of Russian entomologists // Entomological Review. Vol.90. No.3. P.311–332.
- Sergeev M.G. 2010b. [Pest acridids of Russia and adjacent regions: past, nowadays, future] // Zastshita i karantin rastenij. No.10. P.18–22. [In Russian].
- Sergeev M.G. 2017. The Migratory locust *Locusta migratoria* (Linnaeus, 1758) (Orthoptera: Acrididae) near the species range boundary: South Siberia as the region of potential outbreaks // Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.16. No.5. P.407–415. [In Russian].
- Sergeev M.G., Kopaneva L.M., Rubtsov I.A., Antipanov E.M., Bugrov A.G. et al. 1995. [Siberian grasshopper (*Aeropus sibiricus* L.)]. Novosibirsk: Nauka Publ., 176 p. [In Russian]
- Sergeev M.G., Molodtsov V.V. 2012. [Orthopteran assemblages of the south-eastern part of West-Siberian Plain and the northern part of the Altay Mountains: an experience of classification] // Vestnik NGU. Serija: biologija, klinicheskaja medicyna. Vol.10. No.2. P.66–71. [In Russian].
- Sergeev M.G., Molodtsov V.V., Vanjkova I.A., Baturina N.S., Byvaltsev A.M., Efremova O.V. 2013. [Peculiarities of the acridid (Insecta: Orthoptera: Acridoidea) populations in the areas of the Italian locust (*Calliptamus italicus* L.) outbreaks in the south-eastern part of West-Siberian Plain] // Vestnik NGU. Serija: biologija, klinicheskaja medicyna. Vol.11. No.3. P.35–43. [In Russian].
- Sergeev M.G., Popova K.V. 2016. [The assemblages of Orthoptera in the central part of Kulunda Plain (the Kuchuk River Basin), Russia] // Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.15. No.6. P.575–582. [In Russian].
- Sergeev M.G., Van'kova I.A. 2008. The dynamics of a local population of the Italian locust (*Calliptamus italicus* L.) in an anthropogenic landscape // Contemporary Problems of Ecology. Vol.1. No.1. P.88–95.

Поступила в редакцию 6.6.2019