

УДК [565.72:574.3](470.44)

ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ ПРЯМОКРЫЛЫХ В ХОДЕ ВОССТАНОВЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЗАЛЕЖАХ В ЕВРОПЕЙСКОЙ СТЕПИ

Н. В. Зиненко, Б. Р. Стриганова

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33

E-mail: bellastriganova@mail.ru

Поступила в редакцию 05.08.10 г.

Изменения структуры населения прямокрылых в ходе восстановления растительности на залежах в Европейской степи. – Зиненко Н. В., Стриганова Б. Р. – Сравнительный анализ населения прямокрылых насекомых целинных и залежных земель Европейской степи позволил выявить источники заселения залежей: там обнаружены обитатели мезофитных интразональных растительных группировок, включая заросли степных кустарников, политоппные виды, заселяющие интактные и нарушенные местообитания. Показано, что структура населения прямокрылых на залежах в большей степени определяется составом их растительного покрова, нежели фактическим возрастом залежей или их зональным положением. Кардинальные изменения в структуре населения прямокрылых связаны с заменой бурьянистой растительности разнотравно-злаковым покровом; при этом на старых залежах повышается фаунистическое сходство с зональными участками. На залежах обилие прямокрылых возрастает с севера на юг, в то время как в зональных сообществах наблюдается обратная тенденция. Комплексы прямокрылых на залежах во всех подзонах отличаются большим разнообразием и выравненностью в сравнении с зональными биотопами. Широкое распространение залежных земель с бурьянистой растительностью оказывается фактором повышения фаунистического и экологического разнообразия населения прямокрылых Европейской степи.

Ключевые слова: энтомофауна, прямокрылые, жизненные формы, степи, целина, залежи, демулационная сукцессия.

Changes of the orthopteran population during plant cover restoration in fallow lands of the European steppe. – Zinenko N. V. and Striganova B. R. – A comparative analysis of the composition of multi-species Orthopteran populations in fallow lands in the European steppe has allowed us to reveal ways of their colonization: there have been found inhabitants of the mesophytic intra-zonal communities, including steppe bush formations, and polytopic species occurring in intact and disturbed steppe habitats as well. The structure of the Orthopteran populations in the fallow lands is determined by the composition of plant cover rather than by their actual age and zonal position. Cardinal changes in the composition of the Orthopteran populations are due to replacement of tall weed communities by a herb-grass cover. The faunistic similarity of the Orthopteran populations in fallow lands and zonal plots increased at this successive stage. At a zonal scale, the population density of Orthopterans in fallow lands increases southward while in zonal habitats with typical plant communities a reverse tendency is observed. The Orthopteran populations in fallow lands of all steppe subzones are characterized by higher values of diversity and evenness indices in comparison with zonal habitats. Hence, the wide distribution of fallow lands with weed cover results in an increase of the faunistic and ecological diversity of Orthopterans in the European steppe.

Key words: entomofauna, orthoptera, life forms, steppe, fallow land, virgin land, demutational succession.

ВВЕДЕНИЕ

В литературе по фауне прямокрылых агроценозов основное внимание уделялось их распространению в пахотных землях, что связано с высокой опасностью этих вредителей для зерновых культур. В то же время исследования насекомых на залежах были единичны, хотя залежи представляют собой очаги переживания многих вредителей сельскохозяйственных культур после уборки урожая и в зимний период. Описания сукцессионных изменений комплексов саранчовых в северных разнотравно-типчаково-ковыльных степях в долине р. Урал приводит И. А. Четыркина (1954). Отдельные сведения о населении прямокрылых на залежах содержатся также в работах Г. А. Попова (1965), К. А. Васильева (1965), В. С. Гусевой (1967). Проведены сравнения населения саранчовых в естественных биоценозах и агроценозах, в том числе на залежах, в степях Нижнего Поволжья (Литвинова и др., 1994).

Небольшое число работ по энтомонаселению залежей связано, в первую очередь, с тем, что сами залежные сообщества получили широкое распространение лишь недавно, в результате экономических изменений в системе сельского хозяйства. В сухих степях Сыртовой равнины Заволжья залежные земли в первое десятилетие XX в. составляли менее 10% территории, в 50 – 80-е гг. XX в. они вовсе отсутствовали, а в настоящее время занимают около 20% (Опарин, 2008). В связи с этим изучение особенностей формирования и динамики населения прямокрылых на залежах приобретает актуальное значение из-за необходимости мониторинга потенциальных и актуальных вредителей растений. В настоящем сообщении проводится анализ изменений сообществ прямокрылых на залежах в процессе восстановления степной растительности в разных подзонах Европейской степи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В подзонах настоящих разнотравно-дерновинно-злаковых и сухих дерновинно-злаковых, а также опустыненных полынно-дерновинно-злаковых степей в Правобережье и в Заволжье в пределах Саратовской области были проведены эколого-фаунистические исследования прямокрылых на залежах с различными стадиями демулационной сукцессии растительности (табл. 1). Всего было исследовано 9 залежей, при этом одна из них была обследована повторно спустя два года. Количественные учеты прямокрылых проводили в июле – августе 2005 – 2006 гг. В каждом биотопе произведено по два учета.

Таблица 1

Характеристика исследованных залежей

Подзоны	Возраст залежей		
	«молодые» 1 – 2-летние	«средневозрастные» 4 – 6-летние	«старые» 7 – 10-летние
Разнотравно-дерновинно-злаковые степи	Бурьянистая	Бурьянистая	Злаково-разнотравная (8 лет), бурьянистая (10 лет)
Дерновинно-злаковые степи	Пырейно-горькопынная	Ковылково-горькопынно-серпуховая, разнотравно-горькопынно-серпуховая	Злаково-разнотравно-пыльная
Опустыненные степи	Бурьянистая залежь с <i>Euphorbia virgata</i> и выпасом		Полынно-житняково-острецово-разнотравная

Количественные учеты прямокрылых проводили по методике Г. Ф. Гаузе (Gause, 1930) с уточнениями В. В. Деревикой (1938), Ф. Н. Правдина с соавторами (1972), М. Г. Сергеева (1986) на площадках размером 10×10 м. Для контроля были исследованы фоновые целинные степные сообщества соответствующих подзон.

Система прямокрылых приводится согласно М. Г. Сергееву (1986). Жизненные формы Caelifera определены по системе Г. Я. Бей-Биенко (1951) и Ф. Н. Правдина (1978) с изменениями М. Е. Черняховского (1970). При анализе структуры сообществ саранчовых в состав доминантного комплекса включены виды, относительное обилие которых превышает 5%. Статистическая обработка материала проведена с помощью компьютерных программ Excel-6 и Statistica-6.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Фаунистический состав. На залежах было найдено 11 видов Ensifera и 13 видов Caelifera, составляющих соответственно 44 и 32% от общего регионального разнообразия (табл. 2). В настоящих степях суммарное видовое богатство залежей ниже, чем на целинных участках, а в южной части степной зоны – выше, и эта разница повышается при переходе от сухих к опустыненным степям (рис. 1). На фоне постепенного снижения видового разнообразия на участках с зональной растительностью общее число видов прямокрылых на залежах во всех подзонах оставалось практически постоянным. При этом в настоящих и опустыненных степях на старых залежах отмечено некоторое снижение видового разнообразия в сравнении с молодыми.

Таблица 2

Фаунистический состав и численность (экз./учет) прямокрылых залежей

Виды	Подзоны степи											
	разнотравно-дерновинно-злаковые					дерновинно-злаковые				опустыненные		
	целина	залежи				целина	залежи			целина	залежи	
		бурьянистые		разнотравно-злаковые	молодые		средневозрастные	разнотравно-злаковые	средневозрастные		разнотравно-злаковые	
		молодые	средневозрастные									старые
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Caelifera												
Calliptamus italicus L.	2.6	–	7.0	7.5	–	0.2	0.5	–	–	–	9.75	0.5
Stenobothrus eurasius Zub.	1.1	–	–	–	–	5.4	–	–	–	3.0	–	–
S. fischeri Ev.	2.5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
S. nigromaculatus H.-Sch.	5.5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Myrmeleotettix pallidus Br.	12.1	–	–	–	–	9.2	–	–	–	–	–	–
Omocestus haemorrhoidalis Ch.	6.9	–	–	0.5	5.0	0.4	–	1.0	0.25	–	0.75	–

ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ ПРЯМОКРЫЛЫХ

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>O. petraeus</i> Bris.	0.2	—	—	—	—	7.6	—	—	—	4.5	—	—
<i>Chorthippus dichrous</i> Ev.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	0.25	—
<i>Ch. karelini</i> Uv.	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	—	—	0.5
<i>Ch. macrocerus</i> F.-W.	—	15.0	2.0	4.5	—	—	2.5	10.5	6.0	—	7.0	—
<i>Ch. biguttatus</i> L.	—	5.0	—	—	—	+	0.5	—	0.5	—	7.5	—
<i>Euhorthippus pulvinatus</i> F.-W.	31.8	3.0	—	—	12.5	42.6	0.5	2.0	17.3	42.5	3.25	8.0
<i>Paracryptera microptera</i> F.-W.	0.1	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Eremippus</i> sp.	—	—	—	—	—	0.6	—	—	—	2.5	1.25	0.5
<i>Docostaurus brevicollis</i> Ev.	3.2	—	—	—	—	—	—	—	—	1.0	5.25	—
<i>D. tartarus</i> Uv.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.5	—
<i>Notostaurus albicornis</i> Ev.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	—	—
<i>Epacromius pulverulentus</i> (F.-W.)	—	1.0	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—	—
<i>Oedaleus decorus</i> Germ.	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	—
<i>Celes variabilis</i> Pall.	0.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Oedipoda caerulescens</i> L.	—	—	0.5	—	—	—	+	—	0.75	—	4.25	—
Ensifera												
<i>Phaneroptera falcata</i> Poda	—	1.0	2.0	10.0	0.5	—	9.0	4.5	—	—	—	—
<i>Ph. gracilis</i> Burm	—	—	—	—	—	—	+	—	0.01	—	2.25	1.0
<i>Leptophyes albobittatus</i> Koll	—	—	2.5	4.0	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tettigonia caudata</i> Ch.	—	—	—	—	—	—	+	1.0	—	—	—	—
<i>Gampsocleis glabra</i> Hbst.	0.1	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—
<i>Platycleis albopunctata</i> F.	—	0.5	0.5	0.5	—	0.2	+	—	0.01	—	—	—
<i>Montana eversmanni</i> Kitt.	0.2	—	—	—	—	0.2	—	—	—	8.0	—	—
<i>M. medvedevi</i> Mir.	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tesselana vittata</i> Ch.	—	—	0.5	—	0.5	0.6	1.5	0.5	0.01	1.5	1.75	9.0
<i>Miramiola pusilla</i> Mir.	—	—	—	—	—	1.8	—	—	—	0.5	—	—
<i>Bicolorana bicolor</i> (Phillipi)	—	—	—	—	1.0	0.4	—	1.0	—	—	—	—
<i>Decticus verrucivorus</i> L.	0.5	—	1.0	—	—	+	+	—	—	—	—	—
<i>Conocephalus discolor</i> Thnb	—	3.0	—	—	—	—	0.5	—	—	—	—	—
<i>Oecanthus pellucens</i> Scop	0.1	11.0	32.5	6.5	—	+	58.0	26.5	0.01	—	7.25	4.0
<i>Stenobothrus</i> (l)	0.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Omocestus / Myrmeleotettix</i> (l)	1.6	—	—	—	—	1.4	—	—	—	—	—	—
<i>Chorthippus</i> (l)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.75	0.5
<i>Epacromiini</i> (l)	—	17.0	4.0	7.5	—	—	2.0	—	—	—	2.0	2.0
личинки Caelifera	41.6	5.0	6.0	2.0	41.5	10.4	6.0	20.0	—	10.5	27.5	33.0
Итого, экз./учет	112.3	62.0	58.5	43.0	61.0	81.0	81.5	67.0	25.34	74.5	83.75	59.0

Примечание. + – виды, отмеченные в качественных фаунистических сборах.

На залежах всех возрастов были собраны *Calliptamus italicus*, *Euhorthippus pulvinatus*, *Tesselana vittata*, *Oecanthus pellucens*, *Platycleis albopunctata*, встречающиеся и в зональных местообитаниях, и в других антропогенно модифицированных биотопах (дороги, выгоны и пр.). Вместе с коньками группы *Chorthippus biguttatus* эти виды составляют основу комплексов прямокрылых в ряду демутационной сукцессии. В сухих степях комплекс прямокрылых складывается в первую очередь из видов, переходящих на залежи из интразональных и нарушенных сообществ. Это – *Tettigonia caudata*, *Phaneroptera falcata*, *Ph. gracilis*, *Oe. pellucens*, *Ch. macrocerus*, *Oe. caerulescens*. Они, как правило, отсутствуют в целинных биотопах, но на залежах встречаются на всех стадиях зарастания степной растительностью. Личинки трибы *Epacromiini* встречались на залежах разного возраста во

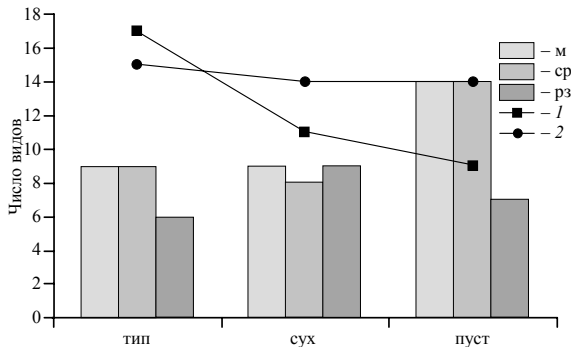


Рис. 1. Общее видовое богатство прямокрылых на целинных участках (1) и на залежах (2) в подзонах разнотравно-дерновинно-злаковых (тип), дерновинно-злаковых (сух) и опустыненных (пуст) степей. Число видов на залежах разных возрастов: м – молодые, ср – средневозрастные, рз – разнотравно-злаковые

Для некоторых залежных видов отмечена смена топических предпочтений в разных подзонах степи. Например, *Oe. caerulescens* в настоящих и опустыненных степях был отмечен только на залежах, а в подзоне сухих степей был найден также на дорогах и палах.

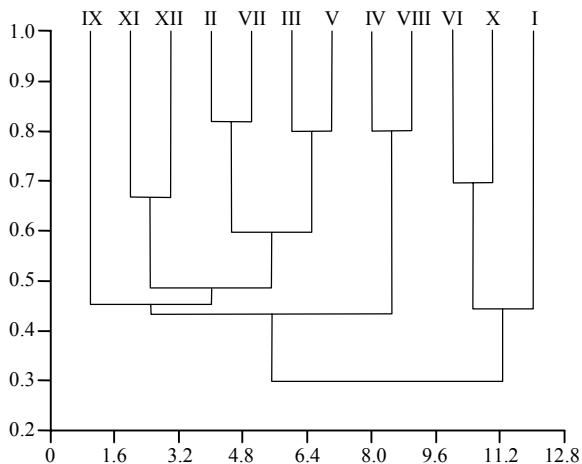


Рис. 2. Дендрограмма фаунистического сходства комплексов прямокрылых на разновозрастных залежах. Разнотравно-дерновинно-злаковые степи: I – зональная группировка; залежи: II – 2-летняя, III – 5-летняя, IV – 7-летняя, V – 10-летняя; дерновинно-злаковые степи: VI – зональная группировка; залежи: VII – 2-летняя, VIII – 4-летняя, IX – 8-летняя; опустыненные степи: X – зональная группировка; залежи: XI – 4-летняя, XII – 8-летняя

всех исследованных подзонах. Хорошо летающие *Conocephalus discolor* и *Epacromius pulverulentus* были отмечены только на самых молодых залежах. Роль *Eu. pulvinatus* увеличивалась по мере старения залежей вместе с повышением доли злаков в растительном покрове. Относительное обилие данного вида особенно высоко на злаково-разнотравных залежах, откуда уже ушли виды, предпочитающие бурьянистую растительность, но еще не сформировался комплекс видов, характерных для целинной степи.

На рис. 2 показана дендрограмма фаунистического сходства залежей разных стадий зарастания и зональных участков (по Сьеренсену). Зональные группировки образуют отдельный кластер. В этих

сообществах всех подзон отсутствовали *Ch. macrocerus*, *Oe. caeruleascens*, *Ph. falcata*, *Ph. gracilis*, которые были характерными обитателями залежей всех возрастов. На противоположном крае выделяется кластер сообществ средних и старых залежей разнотравно-дерновинно-злаковых и дерновинно-злаковых настоящих степей. Разнотравно-злаковые 7 – 8-летние залежи имеют наименьшие индексы сходства друг с другом.

Сукцессионные изменения структуры населения. На рис. 3 показаны изменения общей численности прямокрылых на залежах разных возрастов в сравнении с зональными группировками. В разнотравно-дерновинно-злаковых степях на залежах численность прямокрылых в 1.5 – 2 раза ниже, чем на зональных целинных участках, а на старых залежах при замене бурьянистого растительного покрова разнотравно-злаковым она снижается еще больше. В дерновинно-злаковых сухих и опустыненных степях обилие насекомых на молодых залежах такое же, как в зональных целинных местообитаниях, но при замене бурьянистой растительности разнотравно-злаковой на 7 – 8-й год оно резко снижается.

На молодых залежах в подзоне настоящих разнотравно-дерновинно-злаковых степей преобладают виды, не встречающиеся на целине (*Ch. macrocerus*, *Ch. dichrous*, *Ch. biguttulus*, *E. pulverulentus*, длинноусые *C. discolor*, *Ph. falcata*, *P. albopunctata*), затем они в процессе демутационной сукцессии растительности исчезают. По мере восстановления растительности на залежах растет относительное разнообразие и обилие видов, характерных для целинных участков (рис. 4, а). На 5-летних залежах к комплексу залежных видов добавляются *C. italicus*, *Decticus verrucivorus*, встречающиеся и на целине, а также *Leptophyes albobittatus* и *T. vittata*. На старых бурьянистых залежах появлялись единичные особи *O. haemorrhoidalis*, обычного на зональных целинных участках степей. При восстановлении разнотравно-злаковой растительности на 7 – 8-летних залежах комплекс прямокрылых представлял собой обедненный вариант сообществ, характерных для целинных участков. Здесь нами отмечен также и *T. vittata*, который в более южных подзонах степи встречался и на залежах разных возрастов, и на целине.

В настоящих дерновинно-злаковых сухих степях сходство комплексов прямокрылых залежей разного возраста и целинных участков значительно выше (рис. 4, б). На молодых залежах встречаются практически те же виды, что и в типичных степях, но к ним добавляются единичные *Oe. caeruleascens*, *Ph. gracilis*, *T. caudata*, отсутствующие на целине, а также *D. verrucivorus* и *Gampsocleis glabra*, заселяю-

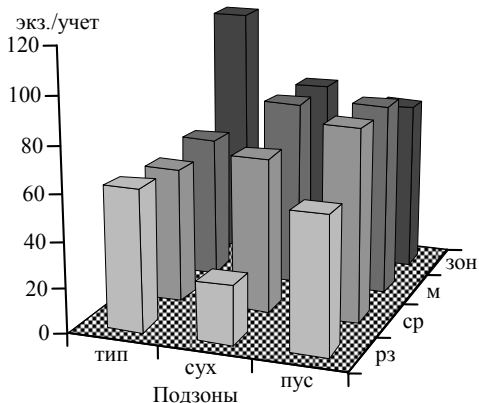


Рис. 3. Изменения общей численности прямокрылых в сукцессионном ряду зарастания залежей. Условные обозначения см. рис. 1

щие зональные группировки дерновинно-злаковых и разнотравно-дерновинно-злаковых настоящих степей. При восстановлении злаковой растительности в сухих степях появляются единичные *Ch. karelini*.

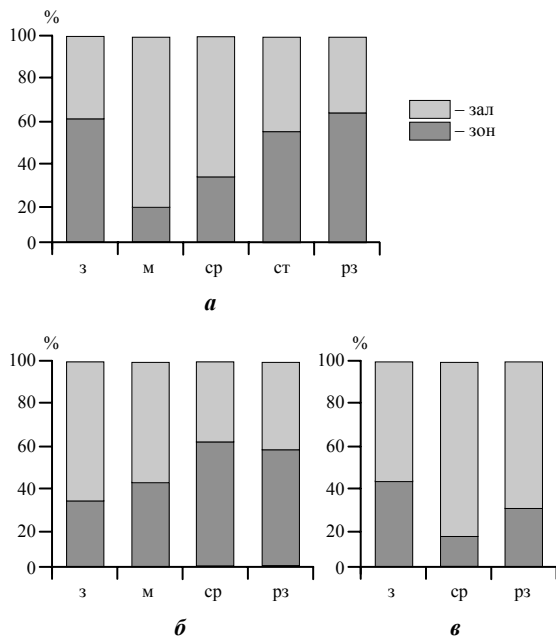


Рис. 4. Соотношение видов прямостоящих, заселяющих зональные и залежные группировки (зон), и видов, не встречающихся в зональных участках (зал): залежи: м – молодые, ср – средневозрастные, рз – разнотравно-злаковые, ст – старые бурьянистые, з – зональные участки; степи: а – разнотравно-дерновинно-злаковые, б – дерновинно-злаковые, в – опустыненные

янистых и разнотравно-злаковых залежей с целиной варьирует, наименьшая степень сходства отмечена для залежей в пустынных степях.

По мере зарастания залежей отмечена также смена форм с разной пищевой специализацией: саранчовые полифаги и широкие олигофаги постепенно замещались по числу видов злаковыми хортобионтами – узкими олигофагами, а также кузнечиками – хортобионтами.

Структура доминирования на залежах в сравнении с зональными целинными сообществами представлена в табл. 3. Во всех подзонах доминантные комплексы залежей кардинально отличаются от таковых в контроле. Лишь один вид - *Eu. pulvinatus* – доминирует на протяжении всего широтного спектра в зональных сообществах, а также на старых залежах с разнотравно-злаковой растительностью.

В настоящих разнотравно-дерновинно-злаковых степях на бурьянистых залежах формируются полидоминантные комплексы, а на злаково-разнотравной рас-

В опустыненных степях залежи имеют наименьшее сходство с зональными биотопами, хотя на них в разных возрастах сохраняется ядро видов, встречающихся на целине (*Eu. pulvinatus*, виды рода *Eremippus*, *T. vittata*, *C. italicus*, *D. brevicollis*) (рис. 4, в). На средневозрастных залежах отмечено наибольшее видовое разнообразие. Там был найден *D. tartarus*, который в данном регионе найден только на залежах опустыненной степи. На старых разнотравно-злаковых залежах отмечен *Ch. karelini*, встречающийся в сухих и гемипсаммофитных степях в мезофитных местообитаниях и в рудеральной растительности. Таким образом, во всех исследованных подзонах молодые залежи отличаются по видовому составу от зональных группировок, и эти различия уменьшаются по мере восстановления растительности. Однако на фоне этого общего тренда в разных подзонах степень сходства бурьянистых и разнотравно-злаковых залежей с целиной варьирует, наименьшая степень сходства отмечена для залежей в пустынных степях.

ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ ПРЯМОКРЫЛЫХ

ительности – олигодоминантные. Помимо *Eu. pulvinatus*, в настоящей разнотравно-дерновинно-злаковой степи доминантом на злаковой растительности является *O. haemorrhoidalis*, как и в зональном сообществе. В настоящих дерновинно-злаковых сухих и опустыненных степях в доминантный комплекс включаются соответственно *Ch. macrocerus* и *Oe. pellucens*. Эти виды доминируют и на бурьянистых залежах, но в зональных целинных сообществах первый из них отсутствует вовсе, а второй встречается единично.

Таблица 3

Состав и относительное обилие доминантных видов
в зональных сообществах и на залежах, %

Доминантные виды	Зональные сообщества	Залежи (возраст, гг.)			
		(1 – 2)	(4 – 5)	(7 – 8)	(10)
Подзона разнотравно-дерновинно-злаковых степей					
<i>St. nigromaculatus</i>	4.9	0	0	0	0
<i>M. pallidus</i>	10.7	0	0	0	0
<i>O. haemorrhoidalis</i>	6.1	0	0	8.2	*
<i>Eu. pulvinatus</i>	28.3	4.8	0	20.5	0
<i>Ch. biguttulus</i>	0	8.0	0	0	0
<i>C. discolor</i>	0	4.8	0	0	0
<i>Ch. macrocerus</i>	0	24.2	*	0	10.4
<i>Oe. pellucens</i>	*	17.7	55.5	0	15.1
<i>C. italicus</i>	*	0	11.9	0	17.4
<i>L. albovittatus</i>	0	0	4.2	0	9.3
<i>Ph. falcata</i>	0	*	*	*	23.2
Подзона дерновинно-злаковых степей					
<i>St. eurasius</i>	6.6	0	0	0	–
<i>O. petraeus</i>	9.3	0	0	0	–
<i>M. pallidus</i>	11.3	0	0	0	–
<i>Eu. pulvinatus</i>	52.6	*	*	68.3	–
<i>Oe. pellucens</i>	*	71.1	39.5	*	–
<i>Ph. falcata</i>	0	11.0	6.7	0	–
<i>Ch. macrocerus</i>	0	*	15.6	23.7	–
Подзона опустыненных степей					
<i>St. eurasius</i>	4.0	–	0	0	–
<i>O. petraeus</i>	6.0	–	0	0	–
<i>Eu. pulvinatus</i>	57.0	–	*	13.5	–
<i>Oe. caerulescens</i>	0	–	5.0	0	–
<i>Ch. macrocerus</i>	0	–	8.3	0	–
<i>Ch. biguttulus</i>	0	–	8.9	0	–
<i>C. italicus</i>	0	–	11.6	*	–
<i>Oe. pellucens</i>	0	–	8.6	6.7	–

Примечание. * – численность вида составляет менее 5%, жирным шрифтом выделены доминанты.

На рис. 5 показаны различия доминантных комплексов исследованных участков. В системе главных координат четко разделяются две структурные группиров-

ки – зональных целинных сообществ и разнотравно-злаковых залежей (1) и бурьянистых залежей разного возраста (2). Эти различия показывают, что при демулационных сукцессиях растительности залежей основным фактором формирования

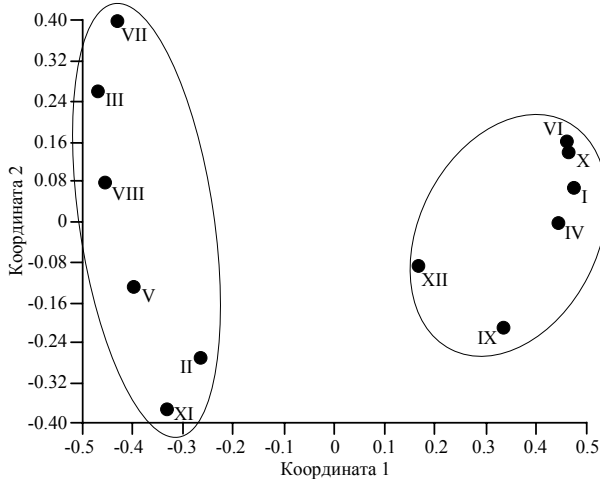


Рис. 5. Распределение доминантных комплексов прямокрылых в системе главных координат (РСО-анализ). Разнотравно-дерновинно-злаковые степи: I – зональное сообщество; залежи: II – молодая, III – 5-летняя, IV – разнотравно-злаковая, V – старая бурьянистая; дерновинно-злаковые степи: VI – зональное сообщество; залежи: VII – молодая, VIII – 5-летняя, IX – разнотравно-злаковая; опустыненные степи: X – зональное сообщество; залежи: XI – средневозрастная, XII – разнотравно-злаковая

специализированные фитофилы и хортобионты, связанные с травянистой растительностью. В зональных сообществах всех подзон степи наиболее многочисленной группой были злаковые хортобионты, на молодых залежах их относительное обилие резко снижалось, что было особенно выражено в типичных и сухих степях. При смене бурьянистой растительности разнотравно-злаковой эта жизненная форма снова становилась доминирующей (рис. 6). В настоящих и опустыненных степях на целине с небольшой численностью присутствуют также факультативные хортобионты и кузнечики-фитофилы, которые заметно повышают свое присутствие на бурьянистых залежах разного возраста. На старых залежах со злаковой растительностью они снова становятся единичными. В опустыненных степях заметную роль на целине и разнотравно-злаковых залежах играют также кузнечики-хортобионты, вес которых в сообществах достигает 11% от общего обилия.

Изменения разнообразия в структуре комплексов прямокрылых на залежах разных стадий зарастания. На рис. 7, а показаны изменения таксономической насыщенности обилия по индексу Менхиника. В разнотравно-дерновинно-злаковых степях видовая насыщенность на залежах ниже, чем на целине, и на стадиях

комплексов прямокрылых является состав растительности и меньшую роль играют зональные различия гидротермических условий.

Состав жизненных форм. В составе населения целины и залежей было выделено 6 жизненных форм – злаковые и факультативные хортобионты, к которым относилось большее число видов саранчовых с наиболее высокими показателями обилия, а также тамнобионты, представленные единичными видами (представители рода *Eremippus* и хорошо летающие хищные кузнечики *Tettigonia*), а также открытые и подпокровные геофилы (*C. variabilis*, *Oe. caerulea*, кузнечики *D. verrucivorus*). Среди кузнечиков преобладали

ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ ПРЯМОКРЫЛЫХ

развития бурьянистой растительности поддерживается на одном уровне, а на разнотравно-злаковых старых залежах резко снижается. В дерновинно-злаковых степях на бурьянистых залежах наблюдается постепенное снижение видовой насыщенности обилия, а на разнотравно-злаковой растительности она повышается. В опустыненных степях отмечены высокие значения индекса Менхиника на бурьянистых залежах и его снижение до уровня целинных участков на стадии развития злаковой растительности.

Значения индекса Шеннона в разнотравно-дерновинно-злаковых степях (рис. 7, б) на молодых бурьянистых залежах практически не отличаются от контрольных участков с зональной целинной растительностью и, по мере восстановления растительности до разнотравно-злаковой стадии, постепенно снижаются. Однако на старых 10-летних залежах разнообразие восстанавливается до уровня целинных участков. В дерновинно-злаковых и опустыненных степях отмечено повышение разнообразия на средневозрастных залежах в сравнении с целинной и его снижение на старых залежах с разнотравно-злаковым покровом.

В ходе залежной сукцессии меняется также выравнивание структуры таксонов прямокрылых: максимальные показатели выравнивленности отмечены на средневозрастных и старых бурьянистых залежах, а на разнотравно-злаковых залежах они снижаются в настоящих разнотравно-дерновинно-злаковых и опустыненных степях до уровня контрольных участков (рис. 7, в). В настоящих дерновинно-злаковых сухих степях отмечены два минимума выравнивленности – на молодых бурья-

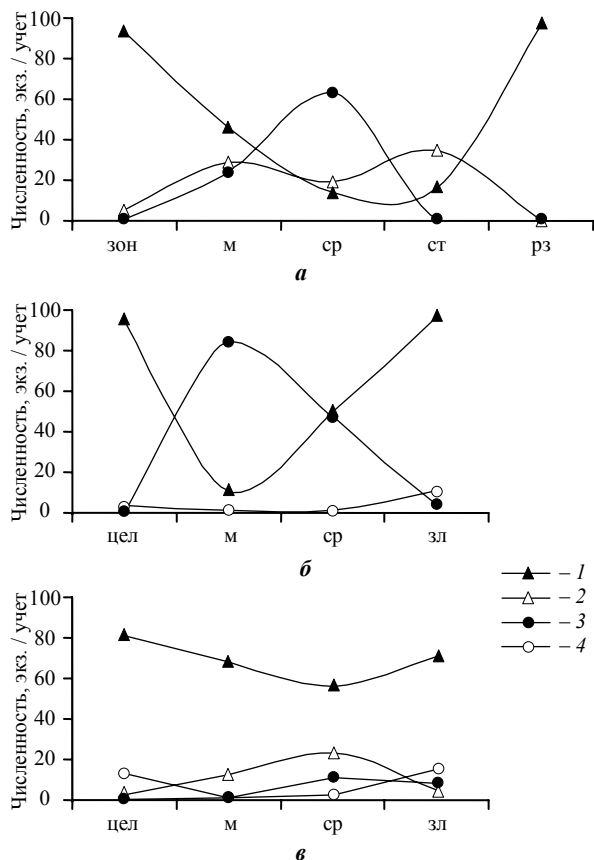


Рис. 6. Изменения обилия жизненных форм прямокрылых в ходе восстановительной сукцессии залежей в подзонах разнотравно-дерновинно-злаковых (а), дерновинно-злаковых (б) и опустыненных (в) степей: 1 – злаковые хртобионты, 2 – факультативные хртобионты, 3 – специализированные фитофилы, 4 – кузнечики-хртобионты.

Условные обозначения см. рис. 1

нистых и средневозрастных разнотравно-злаковых залежах. В целом уровень разнообразия четко коррелирует как с видовым богатством локальных комплексов ($r = 0.61$), так и с индексом выравненности ($r = 0.66$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Фауна залежей формируется несколькими различными путями: *Ch. macrocerus*, *Ch. dichrous*, *C. discolor*, заселяют залежи из мезофитных интразональных сообществ, а *E. pulverulentus* – из галофитных сообществ и ксерофитных пастбищ.

Oe. caerulea и *D. brevicollis*, характерные для нарушенных сообществ (дороги, выгоны), заселяют бурьянистые залежи, причем последний появляется на залежах в опустыненных степях. Некоторые политопные виды (*C. italicus*, *Ch. biguttulus*) на залежах достигают максимального уровня обилия. Залежи, наряду с галофитными и рудеральными сообществами, представляют пути проникновения южных видов на север. Например, полупустынные *D. tartarus* и *Ph. gracilis* распространяются на территории Саратовской области с юга на север по залежам и выгонам.

Основные тенденции формирования животного населения в рядах демулационной сукцессии на залежах были исследованы ранее на примере птиц и мелких млекопитающих (Тихонов и др., 2001, 2005; Опарин, 2008; Опарин, Опарина, 2009). В начале XX в. комплекс птиц на залежах включал преимущественно степные виды, так как залежи имели мелкоконтурный характер, перемежались с посевами и пастбищами. На современных залежах, занимающих широкие территории, в составе орнитокомплексов ведущую роль играют виды, прежде связанные с зарослями степных кустарников (Опарин, 2008). Отражением той же тенденции можно считать участие в комплексах прямокрылых на залежах специализированных фитофилов (видов

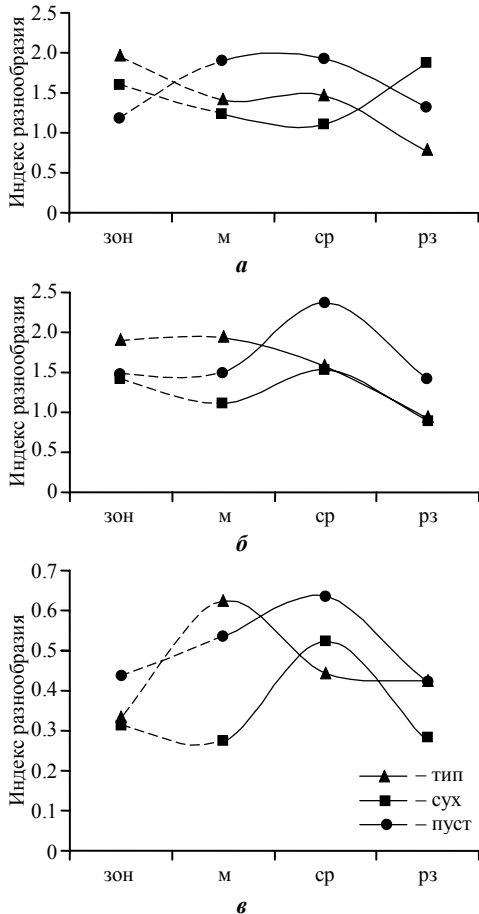


Рис. 7. Изменения индексов разнообразия комплексов прямокрылых на залежах в ходе восстановительной сукцессии в подзонах разнотравно-дерновинно-злаковых (а), дерновинно-злаковых (б) и опустыненных (в) степей.

Условные обозначения см. рис. 1

рода *Phaneroptera*, *Oe. pellucens*) и тамнобионтов (*T. caudata*). Для этих видов деревья и кустарники являются полноценным местообитанием, где происходит их питание, поиск половых партнеров, а для специализированных фитофилов – местом откладки яиц (Бей-Биенко, 1953). Одним из доказательств перехода специализированных фитофилов на залежи из лесополос и зарослей степных кустарников служит то обстоятельство, что наиболее обильный на залежах *Oe. pellucens* практически не встречался в зональных степных местообитаниях, но был отмечен в мезофитных сообществах и балках с кустарниковой растительностью. Среди прямокрылых на залежах участие мезофильных видов достигает 30%. Сходство в структуре населения птиц и прямокрылых на залежах заключается и в том, что наибольшая плотность населения и насыщенность видами характерны для средневозрастных залежей, а на старых залежах складываются обедненные олигодоминантные комплексы.

В то же время тенденции изменений населения мелких млекопитающих и прямокрылых в ряду демулационной сукцессии различаются кардинально. В частности, видовое разнообразие мелких млекопитающих на залежах значительно ниже, чем в целинной степи, а общее обилие и степень доминирования гораздо выше за счет высокой численности таких доминантов, как лесная и домовая мыши (Тихонов и др., 2005). По мере старения залежей наблюдается постепенное снижение обилия и увеличение разнообразия мелких млекопитающих при сохранении доминирования лесной мыши (Тихонов и др., 2001). В населении прямокрылых, наоборот, при восстановлении степной растительности на старых залежах снижаются показатели разнообразия, и полидоминантные комплексы замещаются олигодоминантными. Кроме того, в сообществах обеих групп встречаются как виды, населяющие все стадии демулационной сукцессии и целину (лесная мышь, степная мышь, шовка среди грызунов, *Ch. biguttulus*, *Eu. pulvinatus* – среди прямокрылых), так и предпочитающие одну стадию (на бурьянистых залежах – хомячок Эверсмана и *Ch. macrocerus*) (Тихонов и др., 2001, 2005). Таким образом, динамические тренды изменений населения различных групп животных в ходе демулационной сукцессии на залежах имеют различную направленность.

Сопоставление основных тенденций заселения залежей на примере птиц и прямокрылых показывает, что стабильные зональные сообщества не являются центрами сосредоточения биоразнообразия. Для прямокрылых степной зоны именно залежи являются концентраторами разнообразия. В каждой подзоне степи имеются виды, встречающиеся исключительно на бурьянистых залежах, либо крайне малочисленные в других биотопах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ фаунистического состава прямокрылых насекомых залежей Саратовской степи выявил комплексный характер его населения, включающего группировки с разными топическими спектрами: 1) обитателей нарушенных биотопов и выгонов (*Oe. caerulea*, *D. brevicollis*); 2) политопные виды, предпочитающие залежи прочим биотопам (*C. italicus*, *Ch. biguttulus*); 3) обитателей мезофитных интразональных растительных группировок (*Ch. macrocerus*, *Ch. dichrous*,

E. pulverulentus, *C. discolor*); 4) обитателей зарослей степных кустарников (*T. caudata*, виды рода *Phaneroptera*, *Oe. pellucens*, *L. albobittatus*). По мере замещения бурьянистой растительности разнотравно-злаковым покровом эти виды замещаются *Eu. pulvinatus* и другими видами, характерными для целинных участков степей.

Общей тенденцией в ряду сукцессионных изменений структуры комплексов прямокрылых при зарастании залежей является снижение роли саранчовых – геофилов, длинноусых прямокрылых – специализированных фитофилов и расширение значения хортобионтов, в том числе узких олигофагов. Структура населения прямокрылых на залежах в большей степени определяется составом их растительного покрова, нежели фактическим возрастом залежей или их зональным положением. Наиболее кардинальные изменения в структуре населения прямокрылых связаны с заменой стадии бурьянистой растительности разнотравно-злаковым покровом.

На бурьянистых залежах среднее обилие прямокрылых возрастает с севера на юг, в то время как в зональных сообществах наблюдается обратная тенденция. Комплексы прямокрылых бурьянистых залежей во всех подзонах отличаются большим разнообразием и выравненностью в сравнении с зональными биотопами. Сопоставление изменений структуры населения прямокрылых, птиц и мелких млекопитающих в демулационных рядах зарастания залежей показало, что максимальное таксономическое и экологическое разнообразие характерно для промежуточных стадий восстановления залежной растительности. Поэтому широкое распространение залежных земель с бурьянистой растительностью оказывается фактором повышения биоразнообразия, в частности видового разнообразия населения прямокрылых Европейской степи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Динамика биоразнообразия и генофондов» (проект 3.3.2) и гранта Президента по поддержке ведущих научных школ (НШ-8011.2010.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бей-Биенко Г. Я. Прямокрылые – Orthoptera и кожистокрылые – Dermaptera // Животный мир СССР. Лесная зона. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1953. Т. 4. С. 527 – 551.
- Бей-Биенко Г. Я., Мищенко Л. Л. Саранчевые фауны СССР и сопредельных стран. М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1951. Ч. 1. 382 с.; Ч. 2. 667 с.
- Васильев К. А. Вредные саранчовые в зоне освоения целинных и залежных земель // Тр. Всесоюз. энтомот. о-ва. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1965. Т. 50. С. 129 – 145.
- Гусева В. С. Целинные и вторичные группировки саранчовых на юго-востоке Оренбургской области // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 1. С. 67 – 72.
- Деревицкая В. В. Местообитания и сообщества саранчовых Наурзумского заповедника // Тр. Наурзумского заповедника. 1938. № 2. С. 250 – 268.
- Литвинова Н. Ф., Гусева В. С., Воронцова Л. И. Трансформация комплексов саранчовых при антропогенном воздействии в условиях сухих степей Нижнего Поволжья // Зоол. журн. 1994. Т. 73, вып. 10. С. 16 – 25.
- Опарин М. Л. Современное население наземногнездящихся птиц степного Заволжья и его динамика в XX столетии // Изв. РАН. Сер. биол. 2008. № 4. С. 491 – 496.
- Опарин М. Л., Опарина О. С. Роль антропогенных и природных факторов в изменении распространения мезофильных грызунов в степях Волго-Уральского междуречья // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 4. С. 453 – 461.

ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ ПРЯМОКРЫЛЫХ

Попов Г. А. О смене состава жизненных форм прямокрылых при освоении целинных степей. // Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1965. Т. 50. С. 121 – 128.

Правдин Ф. Н. Экологическая география насекомых Средней Азии : Ортоптероиды. М. : Наука, 1978. 272 с.

Правдин Ф. Н., Гусева В. С., Крицкая И. Г., Черняховский М. Е. Некоторые принципы и приемы исследования смешанных популяций нестадных саранчовых в разных ландшафтах условиях // Фауна и экология животных. М. : Изд-во МГПИ им. В. И. Ленина, 1972. С. 3 – 16.

Сергеев М. Г. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 238 с.

Тихонов И. А., Ковальская Ю. М., Богомолов П. Л., Тихонова Г. Н., Суров А. В., Лебедев В. С. Разнообразие мелких млекопитающих степи, лугов, полей и залежей в окрестностях с. Дьяковка (Саратовская область) // Современная динамика компонентов экосистем пустынно-степных районов России. М. : РАСХН, 2001. С. 164 – 168.

Тихонов И. А., Тихонова Г. Н., Суров А. В., Богомолов П. Л., Ковальская Ю. М., Опарин М. Л., Лебедев В. С., Рюриков Г. Б. Видовое разнообразие мелких млекопитающих природных и антропогенных ценозов степной зоны бассейна р. Дон и р. Волга // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья : прошлое, настоящее, будущее : материалы Междунар. совещ. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2005. С. 190 – 193.

Черняховский М. Е. Морфо-функциональные особенности жизненных форм саранчовых // Фауна и экология животных. М. : Изд-во МГПИ им. В.И. Ленина, 1970. № 394. С. 47 – 63.

Четыркина И. А. Саранчевые (Acridioidea) степей и пустынь района р. Урала // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. Т. 16. С. 229 – 284.

Gause G. F. Studies on the ecology of the Orthoptera // Ecology. 1930. Vol. 11, № 2. P. 307 – 325.