

Локальные миграции саранчовых в пространственно структурированных ландшафтах.

II. Восточный конёк (*Chorthippus intermedius* (Bey-Bienko))

Local migrations of grasshoppers in spatially structured landscapes.

II. *Chorthippus intermedius* (Bey-Bienko)

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: миграция, ландшафт, биогеоценоз, фация, саранчовые, восточный конёк, Центральный Алтай

Key words: migration, wandering, landscape, biogeocoenosis, facies, grasshopper, *Chorthippus intermedius*, Central Altay

Резюме. Характеризуются особенности миграций восточного конька в пространственно структурированных ландшафтах юга Сибири. Полевые эксперименты в Центральном Алтае подтверждают, что взрослые саранчовые ограничено мигрируют не только в оптимальных, но и в субоптимальных условиях. Тактика перемещений восточного конька на полигоне с ярко выраженной мозаичностью и неравномерным антропогенным воздействием существенно отличается от таковой темнокрылой кобылки на более или менее однородном полигоне: после короткого промежутка «накопления» имаго конька начинается очень быстрая диффузия меченых особей, причём скорость перемещения (судя по величине корреляции) очень близка к таковой темнокрылой кобылки (обладающей способностью летать). Сама миграция идёт, судя по всему, в направлении многочисленных небольших участков с хорошо развитым растительным покровом, в том числе в микрозападинах, но при этом активно перемещающиеся особи, скорее всего, используют главным образом микрогрядки и избегают поверхностей камней.

Abstract. The peculiarities of the *Chorthippus intermedius* dispersal are characterized for the spatially structured landscapes of South Siberia. The field experiments in the steppes of the Central Altay Mts. confirm that the adults disperse with some limitations not only in the optimal but also in suboptimal environments. Wandering of the adults is evidently determined by distribution of patches with preferable vegetation. The dispersal tactic of this species over the model plot with clearly defined heterogeneity and the uneven anthropogenic pressure is rather different from the tactic of *Stauroderus scalaris* over the relatively uniform plot. After some short accumulation period, very fast diffusion of the marked adults begins. Moreover, the correlation analysis shows that the dispersion rate of jumping *Chorthippus intermedius* is quite similar to the dispersion rate of flying and jumping *Stauroderus scalaris*. The *Chorthippus intermedius* adults seem to move to numerous small patches with well developed vegetation, especially in microdepressions. How-

ever, actively wandering adults seem to disperse mainly over microelevations and to avoid stones.

Введение

Хорошо известно, что миграции играют важную роль в жизни саранчовых [Charman, 1972] — одной из доминирующих групп фитофагов в лесостепных, степных и полупустынных регионах. Вместе с тем о закономерностях их перемещений в пространственно структурированных ландшафтах известно немного. Свойства подобных ландшафтов определяются главным образом ярко выраженной мозаичностью, в том числе возникающей в результате деятельности человека.

В предыдущих публикациях [Sergeev et al., 2013; Сергеев, 2014 (Sergeev, 2014); Белобородова и др., 2014 (Beloborodova et al., 2014)] нами охарактеризовано общее состояние проблемы и особенности миграций темнокрылой кобылки (*Stauroderus scalaris* (Fischer de Waldheim)) и изменчивого конька (*Glyptobothrus biguttulus* (Linnaeus)) в разнотипных лесостепных и степных ландшафтах юга Сибири. Для темнокрылой кобылки показано, что в пространственно структурированных ландшафтах Центрального Алтая взрослые саранчовые даже в условиях высокой численности в оптимальных условиях почти не мигрируют. Вместе с тем, отдельные особи активно перемещаются и пересекают межстациональные барьеры, в том числе дороги. Летом 2013 г. в Новосибирском Академгородке выявлено резкое изменение характера миграций этого вида: его особи были обнаружены в нескольких километрах от постоянных местообитаний. Поставленные здесь же эксперименты с изменчивым коньком показывают, что большая часть меченых особей этого вида остается на участках, на которых они были выпущены.

Ограниченные перемещения на соседние участки фиксируются уже на первые сутки после выпуска, но их интенсивность определяется шириной не пригодных для обитания саранчовых барьеров.

Задача данной статьи — охарактеризовать особенности перемещений восточного конька — *Chorthippus intermedius* (Bey-Bienko, 1926) — в пространственно структурированном ландшафте с хорошо выраженной мозаичностью, сформированной в результате взаимодействия природных факторов и деятельности человека.

Материалы и методы

Миграционные особенности восточного конька изучались нами в середине лета 2014 г. на полигоне в Центральном Алтае (долина р. Большой Яломан, левый приток р. Катунь). Полигон характеризовался хорошо выраженной пространственной структурированностью, определяемой преимущественно микрорельефом, а частично — деятельностью человека. Он располагался на остепнённой нижней террасе и был рассечён сравнительно неглубокими ложбинами разной ширины. Мозаичность растительного покрова была значительной: так, проективное покрытие варьировалось от 10 до 100 %, а средняя высота растительного покрова — от 3–5 до 50 см, на ряде площадок располагались камни. Кроме того, на террасе периодически паслись коровы, а по полигону шла автомобильная колея.

Для характеристики распределения восточного конька в этой части Горного Алтая использованы оригинальные данные учётов и сборов 1990 и 2014 гг. В основных станциях проводился отлов сачком на время с последующим пересчётом на один час, а для типичных местообитаний определялась суммарная плотность прямокрылых на трансектах [Сергеев, 1986 (Sergeev, 1986)].

Для сбора информации о погодных условиях использовались цифровая полустационарная метеостанция Davis Vantage Pro2 (температура воздуха, его относительная влажность, атмосферное давление, количество осадков, скорость и направление ветра, солнечная радиация, в том числе ультрафиолетовая) и постоянно размещённые термогидрологеры Onset HOBO Pro v2 (температура и относительная влажность среды) (один — для подстилки, второй — для толщи растительного покрова, 5 см над поверхностью почвы). Первичная обработка метеоданных проводилась с помощью фирменных программных пакетов.

Для проведения эксперимента на соседней террасе была отловлена серия имаго (42 самца и 54 самки). Пойманные особи метились групповой меткой: точки на переднеспинке наносились нитроэмалью.

На полигоне были размечены две трансекты шириной 1 м по направлениям север–юг и запад–восток, крестообразно пересекающие друг друга посередине. Выпуск меченых особей осуществлялся в точке пересечения трансект. Последующие учёты меченых и немеченых особей велись на площадках по одному квадратному метру каждой трансекты.

Для каждой площадки глазомерно оценивалось проективное покрытие растительного покрова, открытая площадь почвы с подстилкой и камней, средняя высота травостоя, форма микрорельефа. Фиксировалось прохождение стада.

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

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

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

Для оценки корреляций и влияния факторов применялись подходы непараметрической статистики (часть сравниваемых параметров — номинальные признаки, распределение других существенно отличается от нормального): ANOVA Фридмана и Краскела-Уоллиса, коэффициент согласованности Кендалла и коэффициент ранговой корреляции Спирмена.

Для расчётов использовано лицензионное [StatSoft, Inc., 2011. STATISTICA (data analysis software system), version 10; Microsoft Corporation, 2006. Microsoft® Office Excel® 2007 SP3 MSO, Part of Microsoft Office Standard 2007] и свободно распространяемое программное обеспечение PAST, version 2.16/3.01 [Hammer et al., 2001].

Особенности распределения популяций конька

Восточный конёк — вид, свойственный восточной части Палеарктики. Он распространён от Горного Алтая, юго-востока и востока Западно-Сибирской равнины до Тихого океана. Встречается в таёжной зоне (кроме севера), достаточно обычен в лесостепной и степной зонах [Бережков, 1956 (Berezhkov, 1956); Сергеев, 1986 (Sergeev, 1986)]. *Ch. intermedius* расселён по горам юга Сибири и Монголии, указан для Тибета [Бей-Биенко, Мищенко, 1951 (Bei-Bienko, Mishchenko, 1951)]. В отличие от *Stauroderus scalaris* и *Glyptobothrus biguttulus* надкрылья и особенно крылья восточного конька редуцированы, именно поэтому его имаго не способны летать. Наши наблюдения показывают, что не могут летать и полнокрылые особи, которые, впрочем, обычно редки (за исключением некоторых популяций юга Дальнего Востока). Трофические предпочтения конька — злаки с примесью разнотравья [Пшеницына, 1987 (Pshenitsyna, 1987)]. Его локальные популяции распределены в той или иной степени спорадично и, видимо, в большинстве случаев явно изолированы друг от друга. Судя по всему, такие особенности организации популяционной системы во многом определяются стациальными предпочтениями восточного конька: обычно он тяготеет к лугово-степной растительности средней высоты (первые десятки сантиметров) со значительной долей разнотравья. Подобные открытые участки осваивались и осваиваются человеком в первую очередь.

Можно предполагать, что в результате антропогенной трансформации многие местные поселения вида просто исчезли, а оставшиеся оказались размещёнными дискретно. Несмотря на то, что неоднократно отмечалось присутствие конька на залежах и посевах зерновых культур, а также его способность к миграциям и даже вредоносность [Бережков, 1956 (Berezhkov, 1956)], в действительности этот вид, как правило, предпочитает природные и слабо нарушенные экосистемы.

Этому соответствует картина распределения восточного конька в долине р. Большой Яломан. В 1990 г. его поселения были выявлены почти исключительно на луговых и лугово-степных участках, как правило, долинных: на луговом пойменном фрагменте обилие вида было невысоким (12 экз./ч), на нижних террасах (в том числе и на террасе, на которой в 2014 г. был размещён полигон) — средним и умеренно высоким (40–228 экз./ч). В луговых степях на горных склонах конёк был немногочисленным (до 66 экз./ч). В июне–июле 2014 г. распределение вида здесь существенно не изменилось. В луговой пойме его обилие достигало 80 экз./ч, а на террасах было почти таким же, как и четверть века назад (36–192 экз./ч), причём меньшие значения относятся к относительно сухой террасе, в пределах которой располагался полигон. Соответственно, исходная численность восточного конька на полигоне была невысокой: около 0,03 экз./м², при этом на соседней террасе она достигала 0,16 экз./м². Наблюдения за распределением вида на трансекте соответствуют этим величинам: в ходе эксперимента плотность имаго варьировала от 0,08 до 0,21 экз./м². Это означает, что на полигоне на начало проведения эксперимента обитало в общей

сложности примерно 40–50 имаго восточного конька. Следовательно, если местообитания более влажных нижних террас оптимальны для этого вида, то остепнённые террасы (в том числе та, на которой был создан полигон) могут быть описаны лишь как субоптимальные.

Локальные миграции конька

В распределении немеченых особей конька прослеживается слабая агрегированность (табл. 1), причём она несколько увеличивается в дни без предшествующего прохождения небольшого стада коров. Меченые особи в первые сутки эксперимента демонстрируют очень высокую степень агрегированности в районе точки выпуска (см. табл. 1), а затем обнаруживаются лишь в небольшом числе и как бы «размазываются» по полигону. Вместе с тем анализ изменений в распределении меченых имаго по сторонам света на уровне долей от числа зарегистрированных позволяет говорить о слабом, но заметном

Таблица 1. Значения индекса Мориситы для меченых и немеченых особей восточного конька на лугово-степном полигоне в Центральном Алтае

Table 1. Morisita's index for marked and unmarked *Chorthippus intermedius* grasshoppers on the meadow-steppe experimental plot (Central Altay)

Сутки после выпуска	Меченые	Немеченые
1	11,9**	0,95
2	0	2,86*
3	0	1,65
4	0	0
5	0	3,81**

Примечание. Вероятность принятия гипотезы случайного распределения особей: * — $p < 0,05$, ** — $p < 0,01$; полужирным выделены дни, когда в сутки, предшествующие учёту, на полигоне не паслись коровы.

Note. Probability of acceptance of the null hypothesis (randomness of the grasshopper distribution) at level * — $p < 0,05$, ** — $p < 0,01$; the values in bold are for the days without cattle grazing between grasshopper counts.

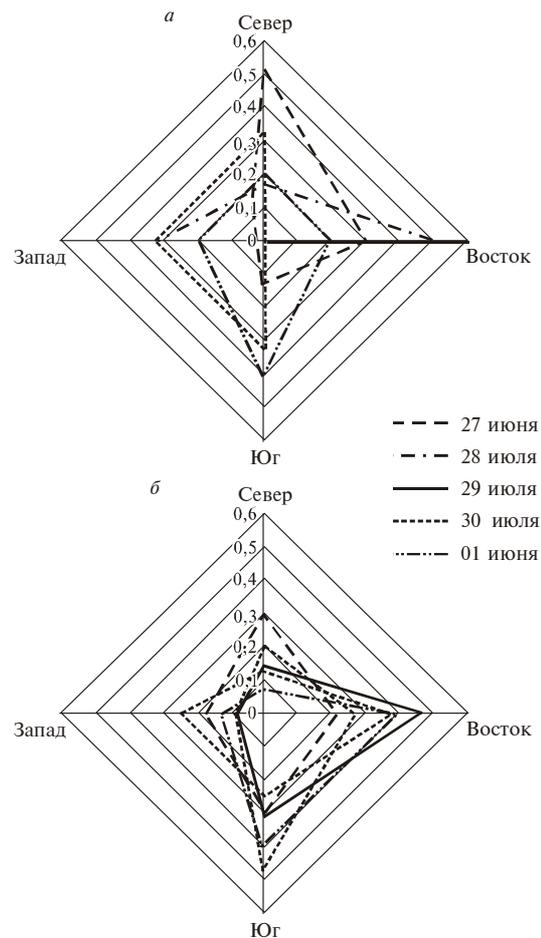


Рис. 1. Изменения распределения имаго восточного конька по разным направлениям (доля от числа зарегистрированных): а — меченые; б — немеченые

Fig. 1. Changes in distribution of *Chorthippus intermedius* grasshoppers along different directions (portion of observed specimens): а — marked; б — unmarked

тренде (рис. 1, а): в самом начале прослеживается их заметное смещение на север и восток, в середине эксперимента такие особи наблюдались только на восточной трансекте, а ближе к его концу сместились в южную часть полигона. Интересно, что очень похоже, но не так заметно меняется и распределение немеченых саранчовых (рис. 1, б). Можно предполагать, что смещение конька на юг и восток определяется характером растительного покрова: эта часть полигона отличается большей олуговелостью.

Оценка связей распределения имаго восточного конька (отдельно самцы и самки, меченые и немеченые, суммарно — меченые и немеченые, общая численность) и параметров, возможно, влияющих на него (ориентация по сторонам света — север, юг, запад, восток; расстояние от точки выпуска; сутки после выпуска; характеристики растительного покрова отдельных площадок, микрорельефа, погодных условий и прохождение стада коров) показывает, что общая сопряженность всех признаков высока: Friedman ANOVA Chi Sq. ($N = 500$, $df = 9$) = 4126,392 при $p < 0,001$, а коэффициент согласованности равен 0,917. Если рассматривать пары признаков по отдельности, удаётся выявить некоторые зависимости распределения немеченых особей (табл. 2): слабые, но достоверные положительные корреляции для всех

Таблица 2. Ранговая корреляция Спирмена и критерий Краскела-Уоллиса для немеченых особей восточного конька на лугово-степном полигоне в Центральном Алтае

Table 2. Spearman's rank correlation coefficients and Kruskal-Wallis tests for unmarked *Chorthippus intermedius* grasshoppers on the meadow-steppe experimental plot (Central Altay)

Параметр	Самцы	Самки	Все имаго
Расстояние от точки пересечения трансект	-0,127		-0,125
Сутки после начала эксперимента			-0,107 10,005
Высота травостоя		0,121 11,499**	0,132 8,866
Проективное покрытие	0,092	0,175 15,449	0,188 18,308
Средняя температура подстилки			0,102 9,937
Количество осадков			0,117
Атмосферное давление		0,132 7,987	0,114 8,758

Примечание. Приведены зависимости, значимые при $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$

Note. Dependences are shown for significance level $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$

Таблица 3. Ранговая корреляция Спирмена и критерий Краскела-Уоллиса для меченых особей восточного конька на лугово-степном полигоне в Центральном Алтае

Table 3. Spearman's rank correlation coefficients and Kruskal-Wallis tests for marked *Chorthippus intermedius* grasshoppers on the meadow-steppe experimental plot (Central Altay)

Параметр	Самцы	Самки	Все имаго
Расстояние от точки выпуска	-0,194 55,712***	-0,293 113,273***	-0,331 135,103***
Сутки после выпуска	-0,139 10,682		
Микрорельеф	0,123 12,109**	0,198 22,688***	0,224 32,282***
Доля камней		-0,101 5,128	-0,097 4,710
Выпас	-0,099		
Средняя температура воздуха в травостое	0,107 6,097		
Средняя температура подстилки	0,117 9,567		
Количество осадков	-0,119		-0,104
Атмосферное давление		0,117	0,116

Примечание. Приведены зависимости, значимые при $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$

Note. Dependences are shown for significance level $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$

имаго: с высотой и проективным покрытием травостоя, а также с температурой подстилки и атмосферным давлением, а отрицательные — с расстоянием от точки пересечения трансект, сутками после начала эксперимента и количеством выпавших осадков. Интересно, что значимые связи для самок и самцов оказываются гораздо более слабыми. В целом картина распределения особей конька, обитавших на террасе на момент начала эксперимента, выглядит достаточно понятной: наиболее существенны свойства травостоя. Очевидно и негативное воздействие дождей. Слабая положительная корреляция с атмосферным давлением, скорее всего, объясняется тем, что с высоким давлением обычно связана ясная сухая погода.

Зависимости, выявляющиеся для меченых особей конька, существенно отличаются (табл. 3). Сходство в распределении меченых и немеченых имаго прослеживается в наличии слабых корреляций с количеством выпадающих осадков (отрицательные) и атмосферным давлением (положительные), а также — в какой-то степени — с температурами подстилки и воздуха в травостое (положительные). В

наибольшей степени распределение меченых особей обратно зависит от расстояния от точки выпуска. Близкие оценки даёт и ANOVA Краскела-Уоллиса. Примечательно, что, несмотря на биологические различия темнокрылой кобылки и восточного конька, показатели ранговой корреляции у этих двух видов для данного параметра оказываются очень близкими [Сергеев, 2014]: соответственно, самцы кобылки и конька $-0,280$ и $-0,194$, самки $-0,279$ и $-0,293$, все меченые особи $-0,352$ и $-0,331$. В отличие от немеченых имаго на распределение меченых заметно влияет не характер растительного покрова, а особенности микрорельефа и доля площади, занимаемой камнями. Можно предполагать, что активно мигрирующие особи используют главным образом микрогривки и избегают поверхностей камней.

Заключение

Таким образом, впервые выявлены особенности внутри- и межфацциальной миграционной активности восточного конька. Тактика перемещений этого вида на лугово-степном полигоне с ярко выраженной мозаичностью и неравномерным антропогенным воздействием существенно отличается от таковой темнокрылой кобылки на более или менее однородном полигоне: после короткого промежутка «накопления» имаго конька начинается очень быстрая диффузия меченых особей, причём скорость перемещения (судя по величине корреляции) очень близка к таковой темнокрылой кобылки (обладающей способностью летать). Сама же миграция идёт, судя по всему, в направлении многочисленных небольших участков с хорошо развитым растительным покровом, в том числе в микрозападинах, однако при этом коньки двигаются преимущественно по микрогривкам. Примечательно, что проход стада коров не оказывает заметного влияния на распределение как меченых, так и немеченых особей. Какой-то эффект прослеживается только в степени агрегированности последних: она снижается сразу после пастбы, а затем снова увеличивается.

Можно предполагать, что наблюдавшееся в ходе эксперимента перераспределение особей во многом определялось внутривидовой конкуренцией, так как суммарная численность восточного конька в результате выпуска меченых особей увеличилась примерно в три раза. Сходная ситуация описана нами ранее для изменчивого конька на газонах Новосибирского Академгородка [Белобородова и др., 2014] и для темнокрылой кобылки на степном полигоне в Центральном Алтае [Сергеев, 2014]. Кроме того, резкое уменьшение числа меченых особей, регистрировавшихся на модельных трансектах, возможно, связано с проявлением территориальности у аборигенных коньков. Обычно считается, что такое поведение свойственно

немногим видам саранчовых и в ярко выраженном виде описано только для отдельных обитателей североамериканских пустынь [Otte, Joern, 1975; Schowalter, Whitford, 1979]. Вместе с тем можно предполагать, что именно территориальность во многом определяет пространственную организацию локальных популяций саранчовых и влияет на особенности их разно-масштабных перемещений.

Благодарности

Я искренне признателен Н.С. Батуриной за содействие в организации полевых экспериментов. Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 13-04-00958) и программы ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект VI.51.1.9.

Литература

- Bei-Bienko G.Ya., Mishchenko L.L. 1951. [Locusts fauna of the USSR and adjacent countries]. Vol.1–2. M.-L.: Izdatel'stvo AN SSSR. 667 pp. [In Russian].
- Beloborodova A.P., Zhorov M.I., Sergeev M.G. 2014. [Features local migrations of locust *Glyptobothrus biguttulus* L. in city of diffuse type] // Vestnik Novosibirskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Seriya Biologiya, klinicheskaya meditsina. Vol.12. No.3. P.5–11 [In Russian].
- Berezhkov R.P. 1956. [Locusts in Western Siberia]. Tomsk: Izdatel'stvo Tomskogo Universiteta. 175 pp.
- Chapman R. F. 1972. The movements of acridoid populations // Proceedings of the International Study Conference on the Current and Future Problems of Acridology. London: Centre for Overseas Pest Research. P.239–252.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. Paleontological statistics software package for education and data analysis // Paleontologia Electronica. Vol.4. No.1. 9 p.
- Morisita M. 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns // Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University. Series E (Biology). Vol.2. No.4. P.215–235.
- Otte D., Joern A. 1975. Insect territoriality and its evolution: population studies of desert grasshoppers on Creosote bushes // Journal of Animal Ecology. Vol. 44. No.1. P.29–54.
- Pshenitsyna L.B. 1987. [Food locust selectivity due to their impact on the steppe phytocoenoses]: Avtoref. ... cand. dis. Novosibirsk. 18 pp. [In Russian].
- Schowalter T.D., Whitford W.G. 1979. Territorial behavior of *Boottettix argentatus* Bruner (Orthoptera: Acrididae) // American Midland Naturalist. Vol.102. No.1. P.182–184.
- Sergeev M.G., Kazakova I.G., Vanjkova I.A. 2013. Local wandering of *Stauroderus scalaris* (Fischer de Waldheim) and *Calliptamus italicus* (Linnaeus) in the spatially structured steppe-meadow landscapes // Metaleptea. Special Conference Issue. P.100.
- Sergeev M.G. 1986. [Regularities in distribution of Orthoptera insects of Northern Asia]. Novosibirsk: Nauka. 237 pp. [In Russian].
- Sergeev M.G. 2014. [Local migrations of grasshoppers in spatially structured landscapes. I. General pattern and dispersal of *Stauroderus scalaris* (F.d.W.)] // Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal. T.13, No.5. P.451–459 [In Russian].