

Локальные миграции саранчовых в пространственно  
структурированных ландшафтах  
III. Изменчивый конёк (*Glyptobothrus biguttulus* (Linnaeus, 1758))  
Local migrations of grasshoppers in spatially structured landscapes  
III. Bow-winged grasshopper (*Glyptobothrus biguttulus*  
(Linnaeus, 1758))

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:** саранчовое, миграция, ландшафт, урбосенос, газон, фация, изменчивый конёк, лесостепь, Приобье.

**Key words:** grasshopper, migration, wandering, landscape, urbocoenosis, lawn, facies, *Glyptobothrus biguttulus*, forest-steppe, Priob'e.

**Резюме.** Цель исследования — оценить возможности перемещений изменчивого конька в пределах фрагментированной системы городских газонов. Сравнительный анализ результатов экспериментов с изменчивым коньком в Приобье в 2014–2015 гг., а также ранее опубликованных данных наблюдений 2013 г. [Beloborodova et al., 2014], показывает, что (1) происходит определяемое повышением транспортной нагрузки постепенное перераспределение локальной популяции вида с газонов на древней террасе на луговые участки в нижней части склона водораздела; (2) численность конька на модельном полигоне достаточно стабильна; (3) наблюдаемые перемещения особей между участками единичны; (4) значительны “пропажи” меченых особей. Резкое сокращение численности меченых коньков может определяться (1) снижением жизнеспособности/гибелью таких особей (в том числе в результате уничтожения хищниками, особенно после кошения травы и(или) в результате прямой конкуренции, связанной с резким увеличением плотности на модельных участках), (2) активным выселением особей на соседние участки.

**Abstract.** The aim of these studies is to estimate some dispersal opportunities of the Bow-winged grasshopper in the systems of urban fragmented lawns. The series of the experiments on the Bow-winged grasshopper dispersal was organized in the forest-steppes of Priob'e, namely in Novosibirsk Akademgorodok — the typical city of the diffusive type, in 2014–2015. Some peculiarities of the long-term dynamics of the species populations are described for adjacent habitats. The model area included several plots with lawns and urban meadows divided by streets *per se*, pedestrian walkways, and cycleways. The marked adults of the Bow-winged grasshopper were released on the several plots. After that, the numbers of the unmarked and marked adults were counted on each plot during 9–10 days. A comparative analysis of the results (including published data for 2013)

shows that (1) the local population of the species is continuously shifting from some lawns on the old high riverine terrace towards the urban meadows in the lower part of the local watershed slope; this process can be determined by increasing transport activity; (2) the species abundance was more or less stable on the model plots; (3) the observed migrations of adults between the plots were rare; (4) the significant disappearance of the marked adults was found. The drastic loss of the marked grasshoppers may be determined by (1) some decreasing viability or death of the marked specimens resulted from some predators activity (especially after mowing) and/or from the territorial competition associated with sharp increasing of the species abundance on the model plots; (2) some active emigration towards adjacent plots.

## Введение

Возможность перемещения живых организмов особенно актуальна для урбанизированных ландшафтов, которые часто характеризуются не только значительным воздействием со стороны человека, но и ярко выраженной пространственной структурированностью. Последняя проявляется в первую очередь в очевидной мозаичности, в том числе возникающей в результате фрагментации исходного ландшафта, преобладании резких границ между внутриландшафтными выделами, многочисленными разрывами ранее единых ландшафтных фаций, присутствием разнообразных линейно вытянутых структур (типа коридоров и барьеров) [Naveh, Liebermann, 1984; Sergeev, 1997]. Наличие подобных границ и разрывов может существенно ограничивать локальные миграции мно-

гих видов и приводить к расчленению, инсультации и даже исчезновению местных популяций.

В предыдущих публикациях [Sergeev et al., 2013; Sergeev, 2014; Beloborodova et al., 2014] охарактеризовано общее состояние проблемы применительно к прямокрылым насекомым и особенности миграций темнокрылой кобылки [*Stauroderus scalaris* (Fischer de Waldheim, 1846)] и изменчивого конька [*Glyptobothrus biguttulus* (Linnaeus, 1758)] в разнотипных лесостепных и степных ландшафтах юга Сибири. Для темнокрылой кобылки показано, что в пространственно структурированных ландшафтах Центрального Алтая взрослые саранчовые даже при высокой численности в оптимальных условиях почти не мигрируют. Вместе с тем отдельные особи изредка активно перемещаются и пересекают межстацональные барьеры, в том числе дороги. Для изменчивого конька в Новосибирском Академгородке в 2013 г. установлено, что большая часть меченых особей также остаётся на участках, на которых они были выпущены.

Цель исследования — оценить возможности перемещений одного из массовых видов саранчовых, а именно изменчивого конька, в пределах фрагментированной системы городских газонов.

## Материалы и методы

Исследования проводились в летние сезоны 2014 и 2015 гг. на модельном полигоне в урбанизированном ландшафте Новосибирского Академгородка в районе примыкания ул. Николаева к проспекту Лаврентьева (рис. 1). Здесь же были организованы и некоторые эксперименты в 2013 г. [Beloborodova et al., 2014]. Полигон включает несколько участков газонов (во время проведения полевых экспериментов выкошенных) и периферийные луговые фрагменты, перемежающиеся островками леса или посадками деревьев и кустарников. Его юго-восточная часть расположена в конце пологого склона от местного водораздела к древней верхней террасе, на которую заходит его остальная территория. Все участки разделены тротуарами, велосипедными и пешеходными дорожками. Участок 1 — узкий газон между проезжей частью проспекта и велосипедной дорожкой, 2 — между последней и тротуаром, 3 — часть лесопаркового газона, ограниченная бетонированными пешеходными дорожками; 4 — узкий газон между боковой улицей и тротуаром, отделяющем его от участка 3; 5 — участок с пятнами низкотравных газонов под пологом деревьев и фрагментами с высокотравной растительностью. Участки 5–7 расположены с другой стороны ул. Николаева, при этом участки 6 и 7 аналогичны

участкам 2 и 1 соответственно. Участок 5 включает как пятна низкотравных газонов под пологом деревьев, так и фрагменты с высокотравной растительностью.

Для оценки общей численности модельного вида в середине лета проведены учёты на газонах и суходольных лугах на соседних с полигоном участках. При этом обилие прямокрылых оценивалось визуально в течение определённого промежутка времени с последующим пересчётом на 1 ч с определением принадлежности особей к тому или иному виду [Gause, 1930; Sergeev, 1992]. Для оценки локальных миграций конька между участками полигона использован выпуск меченых особей и последующий учёт их положения на модельных участках.

В июле 2014–2015 гг. серии взрослых самцов и самок отлавливались за пределами полигона на некошеном газоне с луговой растительностью:

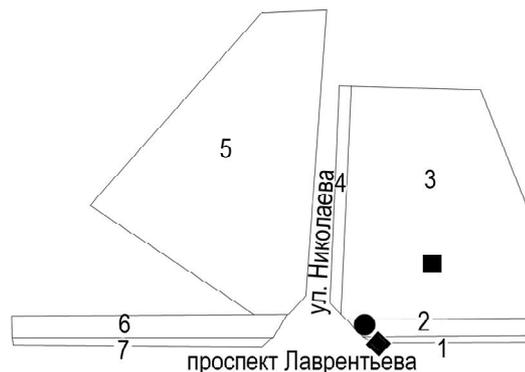


Рис. 1. Положение участков модельного полигона в Новосибирском Академгородке: места выпуска особей с жёлтой меткой (участок 1) — ◆; с красной меткой (участок 2) — ●; с белой меткой (участок 3) — ■; 1–7 — участки полигона: 1 и 7 — узкие газоны между проезжей частью проспекта и велосипедной дорожкой; 2 и 6 — газоны между велосипедной дорожкой и тротуаром; 3 — часть лесопаркового газона, ограниченная бетонированными пешеходными дорожками; 4 — узкий газон между боковой улицей и тротуаром, отделяющем его от участка 3; 5 — участок с пятнами низкотравных газонов под пологом деревьев и фрагментами с высокотравной растительностью.

Fig. 1. Location of the plots inside the model area in the scientific zone of Novosibirsk Akademgorodok: ◆ — the point on the plot No. 1 where specimens with the yellow marks were released; ● — the point on the plot No. 2 where specimens with the red marks were released; ■ — the point on the plot No. 3 where specimens with the white marks were released; 1–7 — the experimental plots: 1 and 7 — the narrow lawns between the driveway and the cycleway; 2 and 6 — the lawns between the cycleway and the walkway; 3 — the part of the forest-park lawn limited by concrete walkways; 4 — the narrow lawn between the side-street and the walkway along the 3d plot; 5 — the plot with patches of lawns with short grasses and trees and of tall grasses.

237 и 254 имаго, соответственно. На переднепинку каждой особи наносилась специфичная для каждой экспериментальной группы метка цветной нитроэмалью. В эксперименте 2014 г. меченые коньки выпускались: на участке 2 (красная метка) — 119 имаго (54 самца и 65 самок) и на участке 3 (белая метка) — 118 (55 и 63) (рис. 1). На протяжении 9 суток либо каждый день, либо через день (в зависимости от погодных условий) проводились учётные распределения немеченых и меченых имаго конька в пределах всего полигона. Эксперимент 2015 г. был усложнён: саранчовые были выпущены на участке 1 (жёлтая метка) — всего 73 (45 самцов и 28 самок), 2 (красная метка) — 91 (51 и 40) и 3 (белая метка) — 90 (56 и 34). Дальнейшие учётные велелись на протяжении 10 суток. Невозможность разделения потерь, связанных с гибелью и эмиграцией, и эффекты «растворения» [Southwood, 1967] не учитывались, поскольку длительность эксперимента была небольшой. Подобный подход позволяет проследить главным образом так называемое «рутинное» расселение [Van Dyck, Baguette, 2005].

Абиотические факторы оценивались с помощью цифровой портативной метеостанции Nielsen-Kellerman Kestrel 4000 (температура воздуха, относительная влажность воздуха, атмосферное давление, скорость ветра). Оценивалось состояние травостоя (высота, проективное покрытие, характер антропогенного воздействия). Для оценки корреляций и влияния факторов применялись подходы непараметрической статистики (часть сравниваемых параметров — номинальные признаки, распределение других существенно отличается от нормального): ANOVA Фридмана, 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].

## Результаты и обсуждение

**Локальные миграции конька.** Многолетняя динамика изменчивого конька в Новосибирском Академгородке и его окрестностях носит ярко выраженный лабильный характер [Sergeev, 2007, 2013]. В целом погодные условия летних сезонов были таковы, что обилие изменчивого конька в регионе исследований не превышало средние значения [Beloborodova et al., 2014]: было ближе к ним в 2014 г. и несколько ниже них — в 2015 г. (табл. 1).

Картина распределения немеченых особей изменчивого конька на модельном полигоне в 2014–2015 гг. отличалась от таковой 2013 г. [Beloborodova et al., 2014], хотя максимальные суммарные численности имаго были практически идентичными: 143 — 27 июля 2013 г., 142 — 1 августа 2014 г. и 122 — 31 июля 2015 г. (табл. 2 и 3). Однако на протяжении трёх лет наблюдений прослеживалось перераспределение популяции по участкам в пределах полигона: в целом обилие конька снижалось на участках, расположенных ближе к проезжей части проспекта (по суммарной доле с 4,8–5,2 до 0–1,8) и между велосипедной дорожкой и тротуаром (от 36,8–56,6 до 11,7–39,3), и увеличивалось на удалённых от проезжей части луговых фрагментах (с 11–14,6 до 31,1–53,6). Кроме того, в 2014 и 2015 гг. имела место примерно недельная задержка в развитии особей: так, в самом конце июля и 2014, и 2015 г. соотношение личинок и имаго на луговых участках было около 1:1.

Меченые особи, так же как и в опытах 2013 г., оставались в основном в пределах тех участков, на которых их выпустили. Соответственно, они почти не пересекали границы между участками (табл. 4 и 5). Однако уже на первые сутки отмечено удаление отдельных особей от точки выпуска на 2,5 м, а на пятые — на 10 м. Изменения в распределении меченых особей на модельных полигонах показывают отсутствие каких-то направленных и заметных перемещений конька на протяжении всех экспериментов, несмотря на то что имаго в экспериментах 2014–2015 гг. было выпущено значительно больше (237 и 254).

Таблица 1. Изменение обилия изменчивого конька на газонах и городских лугах в 2013–2015 гг.

Table 1. Changes of the Bow-winged grasshopper over lawns and urban meadows in 2013–2015.

Участок	2013 [Beloborodova et al., 2014].	2014	2015
Газон в центральной части Академгородка	36	50	34
Луг в центральной части Академгородка	84	222	107
Газон институтской зоны	156	240	144
Луг в институтской зоне	6–7	20	28

В 2013 г. в большинстве повторных учётов удавалось выявить около 20–30 % меченых саранчовых. Была высказана гипотеза, что «пропажа» более 70 % меченых особей может быть объяснена как значительной смертностью в начале эксперимента, так сравнительно высокой скоростью выселения за пределы не только участка, но и даже полигона [Beloborodova et al., 2014].

Эксперименты 2014–2015 гг. дали существенно иные результаты. В 2014 г. уже через сутки после выпуска на участке 2 было обнаружено только 3,4 % выпущенных здесь особей, а через трое суток меченые особи на данном участке не отмечались. На луговом участке (3) через сутки было обнаружено 8,5 % выпущенных здесь особей, а затем эта доля постепенно сокращалась до 3,4 % в конце эксперимента (табл. 4). В эксперименте 2015 г. на участке 2 через сутки были обнаружены почти 10 % особей из числа выпущенных здесь, к концу эксперимента доля выявленных особей сократилась до 1,1 % (табл. 5). Практически также менялась доля повторно обнаруженных особей на луговом участке 3, при этом одна особь через 10 дней сместилась довольно далеко — на участок 2. Совершенно иная ситуация выявлена для особей, выпущенных на узком придорожном газоне (1). Более 12 % особей уже через сутки были найдены на соседнем широком газоне (2). Последние меченые коньки на участке 1 наблюдались на третьей сутки эксперимента. Основная часть выпущенных на этом участке особей обнаруживалась на участке 2. Кроме того, в 2014–2015 гг. специально были просмотрены газоны, расположенные на другой стороне проезжей части проспекта: меченые особи на них не были найдены.

Следовательно, меченые особи преимущественно остаются на участке, где они были выпущены, при условии, что обстановка для существования вида более или менее благоприятна. Ограниченные перемещения на соседние участки фиксируются уже на первые сутки после выпуска, но их интенсивность определяется шириной не пригодных для обитания саранчовых барьеров: велосипедная дорожка шириной 0,6 м практически не является препятствием для имаго вида, тротуар (2,6 м), видимо, пересекается только отдельными особями, а улица (14 м) является для конька ярко выраженным барьером. Воздействие автомобильного транспорта на узком газоне вдоль дороги явно определяет активную эмиграцию конька на соседний участок с относительно благоприятными условиями.

Выпуск меченых коньков в 2014 и 2015 г. приводил к неоднократному увеличению суммарной численности особей. Резкое увеличение плотности, возможно, обострило внутривидовую кон-

Таблица 2. Распределение немеченых взрослых особей изменчивого конька на модельных участках в 2014 г.

Table 2. Distribution of the unmarked adults of the Bow-winged grasshopper over the model plots in 2014

Участок внутри полигона (см. рис. 1)	Сутки после выпуска					
	1	2	3	5	7	9
1	1	0	0	1	1	0
2	13	14	42	33	33	20
3	11	10	21	17	19	22
4	0	1	1	0	0	0
5	12	18	14	25	30	20
6	25	46	51	63	57	48
7	1	2	2	1	2	1
Всего	63	91	131	140	142	111

куренцию, причём, вероятнее всего, не трофическую (поскольку кормовые ресурсы для конька на всех участках явно избыточны), а территориальную. Вместе с тем нельзя исключать, что яркие метки делали меченых имаго заметными для потенциальных врагов (например, птиц). И то и другое, по-видимому, определило очень быструю элиминацию выпущенных особей, а, возможно, и их частичное выселение на участки, соседствующие с полигоном.

Гипотеза о значении территориальной конкуренции частично поддерживается оценкой корреляции (Пирсона) между изменениями численности в 2014 г. особей разного происхождения (местными и выпущенными) на каждом экспериментальном участке. Так, на лугу (участок 3)  $r = -0,891$ ,

Таблица 3. Распределение немеченых взрослых особей изменчивого конька на модельных участках в 2015 г.

Table 3. Distribution of the unmarked adults of the Bow-winged grasshopper over the model plots in 2015

Участок внутри полигона (см. рис. 1)	Сутки после выпуска					
	1	2	3	5	8	10
1	0	0	0	0	0	0
2	20	17	16	12	12	13
3	40	38	35	37	26	37
4	0	0	0	0	0	0
5	13	21	9	8	11	18
6	39	48	26	11	22	43
7	2	1	0	1	1	0
Всего	112	125	86	69	72	111

Таблица 4. Распределение меченых особей изменчивого конька (доля от числа выпущенных с каждым типом метки) на модельных участках в 2014 г.

Table 4. Distribution of the marked adults of the Bow-winged grasshopper (portion of released specimens marked in the same manner) over the model plots in 2014

Участок внутри полигона (см. рис. 1)	Сутки после выпуска					
	1	2	3	5	7	9
1	0	0	0	0	0	0
2	<b>0,034</b>	<b>0,025</b> <i>0,008</i>	0	0	0	0
3	<i>0,093</i>	<i>0,102</i>	<i>0,068</i>	<i>0,059</i>	<i>0,051</i>	<i>0,034</i>
4	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0

Примечание. Полужирным выделен участок 2 и доля зарегистрированных особей от числа выпущенных на нём исходно. Курсивом — то же для участка 3.

Note. The values in bold are for the marked specimens originally released on the plot 2. The values in italic are for the marked specimens originally released on the plot 3.

Таблица 5. Распределение меченых особей изменчивого конька (доля от числа выпущенных) на модельных участках в 2015 г.

Table 5. Distribution of the marked adults of the Bow-winged grasshopper (portion of released specimens marked in the same manner) over the model plots in 2015

Участок внутри полигона (см. рис. 1)	Сутки после выпуска					
	1	2	3	5	8	10
1*	<i>0,027*</i>	0	<i>0,014*</i>	0	0	0
2	<b>0,099</b> <i>0,123*</i>	<b>0,109</b> <i>0,096*</i>	<b>0,033</b> <i>0,041*</i>	<b>0,033</b> <i>0,110*</i>	<b>0,011</b> <i>0,014*</i>	<b>0,011</b> <i>0,011*</i> <i>0,041*</i>
3	<i>0,1</i>	<i>0,022</i>	<i>0,056</i>	0	<i>0,011</i>	<i>0,011</i>
4	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0

Примечание. Полужирным выделен участок 2 и доля зарегистрированных особей от числа выпущенных на нём исходно. Курсивом — то же для участка 3. Звездочкой — то же для участка 1.

Note. The values in bold are for the marked specimens originally released on the plot 2. The values in italic are for the marked specimens originally released on the plot 3. The values with an asterisk are for the marked specimens originally released on the plot No. 1.

а на газоне (2)  $r = -0,806$  при  $p < 0,05$ . Но для их распределения в 2015 г. подобные зависимости не прослеживаются, более того, есть определённая положительная корреляция в изменение численности меченых и немеченых особей на участках 2 и 3. Соответственно, для эксперимента 2014 г. коэффициент согласованности в этом случае составляет 0,878, а Friedman ANOVA Chi Sqr. ( $N = 6$ ,  $df = 3$ ) = 15,8 при  $p < 0,00125$ , для 2015 г. первый равен 0,986, а второй ( $N = 6$ ,  $df = 3$ ) = 17,75 при  $p < 0,0005$ . Не удаётся выявить какие-то заметные корреляции перераспределения особей, с одной стороны, и особенностей растительного участков и погодных условий, с другой. Размещение немеченых имаго и саранчовых с белой меткой явно коррелирует только с удалённостью участков от дорожного полотна: для немеченых особей коэффициент ранговой корреляции Спирмена равен 0,597 при  $p < 0,05$  ( $N = 42$ , критическое  $r = 0,256$ ), а для саранчовых с белой меткой — 0,669 при  $p < 0,05$  ( $N = 42$ , критическое  $r = 0,238$ ).

## Заключение

Таким образом, сравнительный анализ результатов экспериментов 2013–2015 гг. показывает, что на газонах и лесопарковых лугах урбанизированного ландшафта, во-первых, происходит определяемое повышением транспортной нагрузки постепенное перераспределение поселений локальной популяции изменчивого конька с газонов на древней террасе на луговые участки в нижней части склона водораздела; во-вторых, численность вида на модельном полигоне достаточно стабильна; в-третьих, наблюдаемые перемещения особей между участками единичны; в-четвёртых, значительно увеличиваются «пропажи» меченых особей. Можно предполагать, что основные причины резкого сокращения численности меченых коньков уже через несколько суток после начала эксперимента — территориальная конкуренция и(или) изъятие насекомых хищниками. Соответственно, «пропажа» идёт тем интенсивнее, чем выше плотность исходного поселения и чем больше особей выпущено.

## Благодарности

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

Beloborodova A.P., Zhorov M.I., Sergeev M.G. 2014. [The peculiarities of local migrations of the Bow-winged grasshopper *Glyptobothrus biguttulus* L. in the diffusive

- type city] // Vetsnik Novosibirskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Seriya Biologiya, klinicheskaya meditsina. Vol.12. No.3. P.5–11. [In Russian].
- Gause G.F. 1930. Studies on the ecology of the Orthoptera // Ecology. Vol.11. No.2. P.307–325.
- 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. P.9.
- Naveh Z., Lieberman A.S. 1984. Landscape ecology: Theory and application. N.Y.: Springer Verlag. 356 p.
- Sergeev M.G. 1992. Distribution patterns of Orthoptera in North and Central Asia // Journal of Orthoptera Research. Vol.1. P.14–24.
- Sergeev M.G. 1997. [Ecology of anthropogenic landscapes]. Novosibirsk: Novosibirsk State University Publ. House. 150 p. [In Russian].
- Sergeev M.G. 2007. [Orthopteran insects] // Priroda Akademgorodka: 50 let spustia. Novosibirsk: SB RAS Publ. House. P.94–104. [In Russian].
- Sergeev M.G. 2013. [Orthopteran assemblages] // Dynamika ecosystem Novosibirskogo Akademgorodka. Novosibirsk: SB RAS Publ. House. P.289–295. [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. Vol.13. No.5. P.451–459. [In Russian].
- 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.
- Southwood T.R. E. 1967. The interpretation of population change // Journal of Animal Ecology. Vol.36. No.3. P.519–529.
- Van Dyck H., Baguette M. 2005. Dispersal behavior in fragmented landscapes: routine or special movements? // Basic and Applied Ecology. Vol.6. P.535–545.

Поступила в редакцию 25.1.2016