

Перелётная саранча *Locusta migratoria* (Linnaeus, 1758)
(Orthoptera: Acrididae) у края ареала: юг Сибири как область
возможных массовых размножений

The Migratory locust *Locusta migratoria* (Linnaeus, 1758)
(Orthoptera: Acrididae) near the species range boundary:
South Siberia as the region of potential outbreaks

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, перелётная саранча, распространение, ареал, популяция, стадная фаза, массовое размножение, Сибирь, Тува, потепление.

Keywords: grasshopper, Migratory locust, Acrididae, distribution, range, population, gregarious phase, outbreak, Siberia, Tuva, warming.

Резюме. Охарактеризованы морфологические особенности и таксономическое положение перелётной саранчи *Locusta migratoria* (Linnaeus, 1758). Даны актуальные версии определительных таблиц имаго и личинок представителей трибы, обитающих на юге Сибири. Описан общий ареал перелётной саранчи и более подробно охарактеризовано распространение вида в северной части Евразии, в первую очередь на Западно-Сибирской равнине, в Алтае-Саянской горной системе и в Забайкалье. Впервые приводятся данные о находке популяции перелётной саранчи в Туве в районе гипергалинного оз. Шара-Нур. Подробно описываются условия существования данной популяции, в том числе приуроченность к чийвникам, и отмечается её частичная гregarизация. Подчеркивается, что перелётная саранча у северной периферии ареала может осваивать новые типы местообитаний, в которых не только локально поддерживается её высокая численность, но и инициируется формирование стадной фазы. Сопоставление северной границы ареала перелётной саранчи с картами распределения активных (эффективных) температур в Северной Евразии показывает, что возможность как завершения онтогенеза, так и существования разрежённых и локальных популяций вида, очевидно, ограничена районами с суммой активных температур выше 10 °C не менее 1650–1700°. Если принять во внимание, что тренды климатических изменений последних десятилетий, в первую очередь потепление, на юге Сибири, особенно в Алтае-Саянской горной системе, выражены очень хорошо, представляется очевидной тенденция увеличения на юге Сибири как числа популяций перелётной саранчи, так и общей численности её особей и, соответственно, появления серьёзных проблем, связанных с защитой растений.

Abstract. The main peculiarities of morphology, taxonomy and distribution of the Migratory locust *Locusta migratoria* (Linnaeus, 1758) are characterized. Updated versions of the keys to adults and larvae of all genera and species of the tribe Locustini known from Siberia are provided. The general range of *L. migratoria* Migratory locust is described, particularly in respect of its distribution over the northern part of Eurasia, especially on West Siberian Plane, in the Altay-Sayan Mts. and Transbaikal (Dauria). The conditions under which a dense population of this species was found for the first time in Tuva (the Republic of Tyva) in the Altay-Sayan Mts, near the hypersaline Shara Lake, are described. This newly discovered population inhabited several adjacent habitats: local dry meadows with dominated by *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski on the lake terraces, some meadows with short mesophilous grasses along a small stream, and halophytic meadows in wide depressions near the lake. *L. migratoria* was very abundant (1 per m²) on the lake terraces. The locust aggregations were not observed either adults or hoppers. The main traits were typical of the solitary form, namely the high and arched pronotal crests of adults, the ratio of tegmen length to posterior femur length, and uniform body colouration of hoppers. However, study of some adults indicated that the population could be characterized by the level of gregariousness. The ratios of posterior femur length to maximum width of head and pronotum length to maximum width of head partially overlapped the values typical for gregarious forms of this locust. Hence, near the northern boundary of its range it occupied some new and unusual types of habitat. Comparative maps of this species to denote range boundaries and of growing degree units above 10 °C in North Eurasia show that opportunities for both full development of locusts and ability to disperse are limited by

warmth accumulations and duration of summer season as defined by the sum of warm temperatures more than 1650–1700°. It should be noted that in South Siberia, especially in the Altay-Sayan Mts, climatic changes in recent decades, particularly warming, are highly significant and could cause the tendency to possible increasing of both general number of local populations of the Migratory locust and its common abundance. This will be able to result in some serious problems for plant protection.

Введение

Перелётная саранча — характерный представитель группы настоящих саранчовых (семейство Acrididae), которую обычно рассматривают как обособленную трибу *Locustini* в составе либо подсемейства *Locustinae* (= *Oedipodinae*), либо *Acridinae* [Johnston, 1956; Shumakov, 1963; Sergeev, 1986; Latchininsky et al., 2002; Cigliano et al., 2017]. Ареал трибы охватывает огромную территорию: почти всю Евразию (кроме севера Сибири), Африку и Австралию, а также многие острова, расположенные рядом с этими континентами. В её состав входит около десятка родов, из которых наиболее разнообразны *Oedaleus* Fieber и *Gastrimargus* Saussure. В то же время в составе трибы есть и несколько монотипных, хорошо обособленных родов: собственно *Locusta* Linnaeus, а также *Brunnerella* Saussure, *Chifanicus* Benediktov, *Grammoscapa* Uvarov, *Locustana* Uvarov, *Psophus* Fieber, *Ptetica* Saussure, *Pyrgoderia* Fischer de Waldheim. Многие виды трибы принадлежат к доминантам в типичных для них ландшафтах, а свойственные перелётной саранче массовые размножения до какой-то степени характерны и для некоторых её сородичей, в первую очередь коричневой саранчи *Locustana pardalina* (F. Walker) и сенегальской кобылки *Oedaleus senegalensis* (Krauss). Хотя представители трибы различны по экологическим предпочтениям: от опушечных лугов и полей у *Psophus stridulus* (Linnaeus) до горных полупустынь и пустынь у *Pyrgoderia armata* Fischer de Waldheim и *Brunnerella mirabilis* Saussure, определённое сходство между ними есть: как правило, хорошо прослеживается трофическая связь со злаками. Именно она в значительной степени определяет потенциальную вредоносность многих представителей трибы.

Почти век тому назад наблюдения за *L. migratoria* легли в основу разработки теории фаз стадных саранчовых [Uvarov, 1921; Uvarov, Zolotarevsky, 1929]. Несмотря на хорошую изученность перелётной саранчи и пристальное внимание к её популяциям в районах массовых размножений [Latchininsky et al., 2002; Kambulin, 2017], мы до сих пор не знаем её многих эколого-географических особенностей, особенно на периферии ареала. Так, например, в сводке, посвящённой саранчовым-вредителям сельского хозяйства [The Locust..., 1982], северная граница ареала *L. migratoria* проведена южнее Сибири, тогда как в действительности данный вид ещё в первой половине XX в. неоднократно находили в южной

части Западной Сибири [Berezhkov, 1956]. Очевидно залётное происхождение многих наблюдавшихся здесь особей, однако нет сомнений и в присутствии на юге Западно-Сибирской равнины местных популяций [Masajtis, Mamaev, 1928; Berezhkov, 1956]. Ограниченность наших представлений о распределении *L. migratoria* у северной граница ареала, несомненно, определяется ярко выраженной локальностью и разбросанностью популяций вида, а также их обычной приуроченностью к неудобным для обследования местностям, в первую очередь — тростниковым займищам. Кроме того, исследователи, не занимающиеся саранчовыми как таковыми, нередко путают, особенно при определении личинок, данный вид с его сородичами, обитающими в той же местности, внося таким образом определённый сумбур в данные о виде.

Цель статьи — обобщить данные по эколого-географическому распределению перелётной саранчи на юге Сибири, накопленные за последние два десятилетия, и оценить возможные тренды изменений в характере её расселения и в состоянии популяций у северной границы ареала. Целесообразно также охарактеризовать отличия этого вида от его сородичей и дать актуальную версию определителя саранчовых трибы *Locustini* для юга Сибири.

Материалы и методы

Поиски перелётной саранчи велись во время полевых исследований населения прямокрылых насекомых, а также популяций массовых видов, в разных районах юга Сибири с 1979 г. Во время количественных учётов насекомые отлавливались стандартным сачком (диаметром 40 см) в течение определённого промежутка времени с последующим пересчётом на 1 ч [Gause, 1930; Sergeev, 1986, 1992] либо визуально подсчитывалась плотность на серии площадок (с разделением по видам) [Bey-Bienko, 1932]. По возможности специально обследовались станции, обычно предпочитаемые *L. migratoria*. Промеры сухих особей в лабораторных условиях выполнены под стереомикроскопом Zeiss Stemi 2000-C с окуляр-микрометром.

Результаты и обсуждение

Общие особенности саранчовых трибы *Locustini*. Триба включает в основном саранчовых относительно крупных и средних размеров со сравнительно стройным телом и довольно короткой головой [Shumakov, 1963]. Переднеспинка более или менее крышевидная, как правило, с ясно приподнятым срединным килем, цельным или пересечённым только задней поперечной бороздкой, причём часто это пересечение едва намечено; боковые кили не развиты; диск переднеспинки часто с заметным крестообразным рисунком. Надкрылья всегда хорошо развиты. Крылья нередко с тёмной перевязью. От

родственных триб, распространённых в России и странах СНГ, отличаются главным образом по хорошо развитому, приподнятому, часто пластинчатому срединному килю переднеспинки.

В России, в том числе на юге Сибири, известны или возможны четыре рода и пять видов Locustini. Различия между ними очевидны из приведённых ниже определительных таблиц имаго (в основном по: [Bey-Bienko, Mistshenko, 1951; Latchinsky et al., 2002] и личинок (по: [Bey-Bienko, 1932]).

ИМАГО

- 1(8). Срединный киль переднеспинки не очень высокий или довольно низкий, в профиль прямой, чуть вогнутый или слегка дугообразный.
- 2(7). Переднеспинка сверху без двух вдавлений по бокам срединного киля. Боковые глазки расположены заметно ниже бокового края темени, при наличии теменных ямок — непосредственно примыкают к их нижнему краю. Надкрылья в вершинной части перепончатые и прозрачные, у ♀ заходят за вершину задних бёдер. Задние крылья бесцветные, жёлтые или желтовато-зелёные.
- 3(4). Верхние челюсти, как правило, синие или голубоватые, хотя бы частично. Переднеспинка сверху обычно одноцветная, без X-образного рисунка. Задние крылья бесцветные, без тёмной перевязи. Тимпанальная лопасть большая, прикрывает около половины отверстия тимпанального органа
Locusta migratoria (Linnaeus) — саранча перелётная.
 - а(б). Переднеспинка без перетяжки, крышевидная; срединный киль высокий, в профиль дугообразный. Надкрылья, как правило, более короткие: отношение длины надкрылий к длине задних бёдер не превышает 1,96 одиночная фаза (ph. solitaria).
 - б(а). Переднеспинка седловидная, в профиль с прямым или вогнутым срединным килем. Надкрылья обычно более длинные: отношение длины надкрылий к длине задних бёдер 2,0 и более
..... стадная фаза (ph. gregaria).
- 4(3). Верхние челюсти чёрно-коричневые, коричневатые, буроватые. Переднеспинка обычно со светлым X-образным рисунком. Задние крылья жёлтые или желтовато-зелёные, с тёмной перевязью. Тимпанальная лопасть маленькая, прикрывает менее трети отверстия тимпанального органа *Oedaleus* Fieber.
- 5(6). Переднеспинка с явной перетяжкой: боковые части метазоны выступают в виде хорошо заметных округло выпуклых плеч; передние полосы X-образного рисунка (в прозоне) такой же ширины, как задние (в метазоне), либо даже несколько шире их. Тёмная перевязь надкрылий резкая, не касается их заднего края
..... *Oedaleus decorus* (Germar) (= *asiaticus* Bey-Bienko) — кобылка чернополосая. Россия: степная полоса европейской части, Северный Кавказ; юг Сибири до Забайкалья; Украина; Закавказье; Казахстан; вся Средняя Азия; южная половина Европы; Северная Африка; Канарские о-ва; Передняя Азия; Иран; Северный Афганистан; Монголия; Северо-Западный, Северный и Северо-Восточный Китай.
- 6(5). Переднеспинка со слабо выраженной перетяжкой: боковые части метазоны не выступают в виде хорошо

заметных округло выпуклых плеч; передние полосы X-образного рисунка (в прозоне) заметно уже задних (в метазоне), нередко X-образный рисунок редуцирован вплоть до полного исчезновения. Тёмная перевязь надкрылий несколько размытая, иногда почти незаметная, достигает их заднего края *Oedaleus infernalis* Sauss. — кобылка восточная черополосая. Россия: юг Дальнего Востока, юг Забайкалья (?); Восточная Монголия (?); Китай (кроме северо-запада); Корея; Япония.

- 7(2). Переднеспинка сверху по бокам срединного киля с двумя резкими вдавлениями в виде ямок. Боковые глазки расположены у самого края темени. Надкрылья целиком кожистые, непрозрачные, у ♀ немного укороченные, не заходят за задние колени. Задние крылья красные или оранжевые с чёрной перевязью
... *Psophus stridulus* (Linnaeus) — огнёвка трескучая. Россия: лесная и лесостепная зона европейской части, Северный Кавказ, юг Сибири до Приамурья; Северная Украина; Закавказье; Северный и Восточный Казахстан; Европа (кроме самого севера, на юге — в горах); Монголия; Северо-Восточный Китай; Корея.
- 8(1). Срединный киль переднеспинки очень высокий, пластинчатый, в профиль правильно дугообразный. Надкрылья с перепончатой и прозрачной вершинной третью *Pyrgodera armata* Fischer de Waldheim — гребнёвка. Россия: юго-восток европейской части, возможно обнаружение на юго-западе Алтайского края; Казахстан (кроме севера); вся Средняя Азия (кроме высокогорий); Северный Закавказье; Передняя Азия; Северный Афганистан; Иран; Северо-Западный Китай.

Личинки

- 1(6). Срединный киль переднеспинки не очень высокий или довольно низкий, в профиль прямой, чуть вогнутый или слегка дугообразный.
- 2(3). Низ тела блестяще чёрный, темнее верха. Зелёный цвет в окраске отсутствует *Psophus stridulus*.
- 3(2). Низ тела не блестяще чёрный, светлее верха. Зелёный цвет часто присутствует.
- 4(5). Голова обычно без чётких полос, идущих от нижнего края глаз к основанию верхних челюстей. Верхние челюсти нередко голубоватые, хотя бы в вершинной части. Переднеспинка сверху либо без светлого рисунка, либо рисунок состоит из четырёх полос, причём две передние (в прозоне) несколько сходятся в средней части переднеспинки к срединному килю, а задние (в метазоне) почти параллельны друг другу, т. е. рисунок явно не крестообразный; срединный киль переднеспинки у личинок старших возрастов слабо пересечён задней поперечной бороздкой. Грудь снизу в густых волосках *Locusta migratoria*.
- 5(4). Голова обычно с чёткими полосами, идущими от нижнего края глаз к основанию верхних челюстей. Верхние челюсти всегда без голубоватых тонов. Переднеспинка сверху со светлым крестообразным рисунком; срединный киль переднеспинки у личинок старших возрастов цельный. Грудь снизу в разрежённых волосках, при небольшом увеличении выглядит голой виды рода *Oedaleus*.
- 6(1). Срединный киль переднеспинки очень высокий, пластинчатый, в профиль правильно дугообразный
..... *Pyrgodera armata*.

Locusta Linnaeus, 1758*Locusta migratoria* (Linnaeus, 1758)

Перелётная саранча — единственный известный вид рода. Все остальные виды, когда-либо описывавшиеся в его составе, — синонимы [Bey-Bienko, Mistshenko, 1951; Ma et al., 2012; Cigliano et al., 2017]. Исследования последних лет, в том числе молекулярно-генетические, показывают целесообразность выделения в пределах ареала только двух подвидов: характерного в основном для внетропических областей номинативного (азиатская саранча, Asian migratory locust) — *Locusta migratoria migratoria* (Linnaeus, 1758) (= *australis* (Saussure, 1884); *brasiliensis* (F. Walker, 1870); *cinerascens* Fabricius, 1781; *danica* (Linnaeus, 1767); *gallica* Remaudiere, 1947; *remaudierei* Harz, 1962; *rossica* Uvarov et Zolotarevsky, 1929; *solitaria* Carthy, 1955) и свойственного преимущественно тропикам Старого Света *L. m. migratorioides* (Reiche et Fairmaire, 1849) (= *affinis* (Sjostedt, 1931); *burmana* Ramme, 1951; *capito* (Saussure, 1884); *manilensis* (Meyen, 1835); *morio* (Sjostedt, 1931); *punctifrons* (Dirsh, 1961); *tibetensis* Chen, 1963) — так называемая африканская перелётная саранча (African migratory locust) [Ma et al., 2012; Cigliano et al., 2017].

Общий ареал. Перелётная саранча, очевидно, самый широко распространённый вид среди саранчовых [The Locust..., 1982]. К настоящему времени она известна из Евразии, Африки, Австралии и с разных островов Атлантического, Индийского и Тихого океанов. Таким образом, ареал перелётной саранчи огромен. Он охватывает практически все умеренные, субтропические и тропические области Восточного полушария (рис. 1). Его северный рубеж в Евразии проходит примерно по югу таёжной зоны, причём в Европе он расположен несколько севернее (фактически частично включая самый юг тайги), а во внутренних частях Азии в основном хорошо соответствует границе между так называемой подтайгой и лесостепной зоной [Storozhenko, 1991; Latchininsky et al., 2002]. В России она встречается от европейской части (кроме севера) и Северного Кавказа до Приморья и Курильских о-вов. В Казахстане обитает повсеместно. Известна из Закавказья, Средней Азии, Европы (кроме севера), Азорских и Канарских о-вов, Мадейры, о-вов Зелёного мыса, Африки (кроме внутренних частей Сахары), Мадагаскара, Монголии, Кореи, Японии, Китая, распространена по всему югу Азии до Индонезии, в Австралии (кроме внутренних пустынных районов) и Новой Зеландии, а также в западной части Океании. Южная граница ареала достигает Южного острова Новой Зеландии. На западе вид распространён до Азорских о-вов и о. Вознесения в Атлантическом океане, а на востоке — до о-вов Тонга в Тихом океане. Отдельные популяции саранчи встречаются в горных массивах Центральной Азии на высоте до 4 300 м, — видимо, это верхний предел её распространения [The Locust..., 1982].

Точные границы ареала перелётной саранчи провести достаточно трудно, поскольку, с одной стороны, её постоянно существующие популяции во многих районах, особенно на северной окраине области обитания, локальны, нередко обнаруживаются с большим трудом, а местами, видимо, исчезли в результате антропогенной трансформации ландшафтов, а с другой — мигрирующие особи вида могут залетать из районов массовых размножений достаточно далеко, например, до севера Британских островов [Waloff, 1940] или до таёжной зоны на Западно-Сибирской равнине [Berezhkov, 1956].

Одинокая форма азиатской саранчи достоверно, но часто локально встречается по всей южной и средней России и в странах Европы примерно до 60° с.ш. [Uvarov, 1925; Waloff, 1940]. Для европейской части России Предтеченский с соавторами [Predtechensky et al., 1935] северную границу распространения вида (имея в виду в первую очередь расселение мигрирующих особей) проводили по условной линии Петрозаводск (62° с.ш.) — Киров — Пермь (58° с.ш.). Отдельные стаи и единичные стадные особи могут залетать и несколько севернее — по крайней мере до 63° с.ш. [Uvarov, 1925; Filipjev, 1926; Bey-Bienko, 1932]. Вместе с тем полное развитие личинок одиночной фазы может завершаться немного южнее — примерно до 56–57° с.ш. [Predtechensky et al., 1935]. Что касается стадной фазы, то, по мнению Б.П. Уварова [Uvarov, 1927], её полное развитие невозможно севернее изотермы вегетационного периода в 14 °С.

В пределах ареала вид обычно связан с более или менее однотипными местообитаниями: это берега рек, озёр и морей и болотистые луга с зарослями тростника [The Locust..., 1982; Storozhenko, 1991; Latchininsky et al., 2002]. Именно в таких стациях обычно начинаются его массовые размножения. Взрослые особи при этом могут вылетать далеко за пределы гнездилищ и наносить серьёзные повреждения культурным растениям, в первую очередь злакам. Вместе с тем разрежённые поселения одиночной перелётной саранчи встречаются как на сырых лугах с относительно невысоким травостоем (в том числе выбитых) и с преобладанием злаков и (или) осок, так и в сухих злаковниках.

Распространение на Западно-Сибирской равнине. На юге региона перелётная саранча распространена широко: основные точки её обнаружения находятся в лесостепной и степной зонах, но попадает вид и на юге лесной зоны. Р.П. Бережков [Berezhkov, 1956] приводит все известные к середине XX в. точки нахождения вида в лесостепях и степях юга Западно-Сибирской равнины: от Челябинской области до Кемеровской. На этой территории несомненно существование постоянных, хотя обычно и разрежённых популяций вида, связанных в первую очередь с характерными для него стациями (рис. 2), т.е. зарослями тростников [Masajtis, Mamaev, 1928; Berezhkov, 1956; Муравьёва В.М., личное сообще-

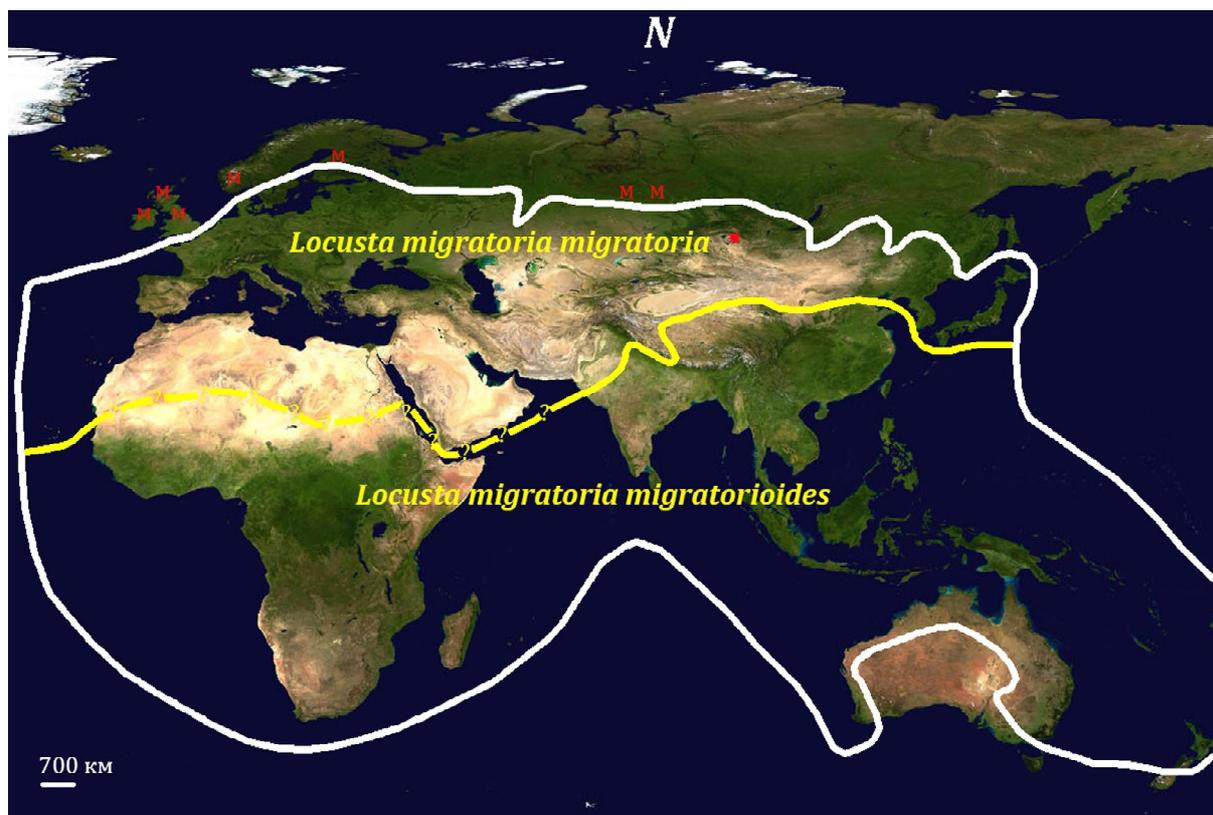


Рис. 1. Ареал перелётной саранчи и её подвигов — *L. migratoria migratoria* L. и *L. migratoria migratorioides* (за исключением о-вов Тонга) [картооснова — «Land Surface, Shallow Water, and Shaded Topography»; equirectangular latitude/longitude projection; NASA's Blue Marble Project]; М — основные известные направления залётов перелётной саранчи за северную границу её ареала; красная звездочка — положение популяции на юге Тувы; ? — требующие уточнения участки границы между ареалами двух подвигов.

Fig. 1. The range of the Migratory locust and its subspecies — *L. migratoria migratoria* L. and *L. migratoria migratorioides* (except Tonga Islands) [the basic map is «Land Surface, Shallow Water, and Shaded Topography»; equirectangular latitude/longitude projection; NASA's Blue Marble Project]; M — main known directions of the Migratory locust flights over the northern boundary of its range; red star — the locality of the population in south Tuvia; ? — some indeterminate parts of the boundary between the ranges of two subspecies.

ние]. Это подтверждается регулярным отловом на протяжении последних ста лет личинок и недавно перелинявших имаго. Судя по всему, в периоды увеличения численности из таких популяций происходит расселение отдельных особей на сопредельные участки. В результате, личинки саранчи могут быть обнаружены на полях, залежах и межах, а также в придорожных полосах. Взрослые же особи могут улетать, как минимум, за несколько километров. Как правило, в местных популяциях присутствуют только особи одиночной фазы. Однако, судя по всему, в отдельные годы в степных районах возможно формирование стадной фазы: так, на юге Алтайского края в 1934 г. наблюдали формирование плотных кулиг, высеявшихся за пределы тростниковых займищ [Berezhkov, 1956].

Кроме того, на юг Западной Сибири в отдельные годы залетают стаи, в том числе очень крупные, перелётной саранчи из гнездилищ на территории Казахстана. Подобные вторжения отмечались, например, ещё в 1769 и 1897 г. [Berezhkov, 1956]. Мелкие стаи и

отдельные особи стадной фазы периодически проникали и проникают не только в степи и лесостепи, но даже и на юг тайги. Как правило, залётные особи относятся к стадной форме, в той или иной степени «потрёпаны» и встречаются во второй половине тёплого сезона — с конца июля до сентября [Berezhkov, 1956]. Отдельные особи изредка залетают почти до северной границы южно-таёжной подзоны [Berezhkov, 1956]. Перелётная саранча временами обнаруживается даже в несколько обособленной Кузнецкой котловине: кроме точек, приведённых Бережковым [Berezhkov, 1956], этот вид в 2000 и 2002 г. ловили в окрестностях Кемерово [Skalon et al., 2003].

Данные, полученные в последние два десятилетия, соответствуют картине, описанной Бережковым [Berezhkov, 1956], и подтверждают постоянное присутствие разрежённых популяций перелётной саранчи в лесостепной и степной зонах Западно-Сибирской равнины, по крайней мере на её юго-востоке. В различных районах Алтайского края и Новосибирской области, вплоть до окрестностей Новосибирска,



Рис. 2–3. Местообитания перелётной саранчи: 2 — влажная западина с тростником и другими злаками — типичное местообитание перелётной саранчи на Кулундинской равнине; 3 — чибёжник на террасе оз. Шара-Нур (Южная Тува) — станция с максимальной плотностью впервые найденной популяции перелётной саранчи.

Figs 2–3. The habitat of the Migratory locust: 2 — The moist swale with the Common reed and other grasses — the typical habitat of the Migratory locust over Kulunda Plain; 3 — the dry meadow with dominance of *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski on the terrace of Shara Lake (south Tuva) — the habitat with the maximal density of the newly discovered population of the Migratory locust.

регулярно попадают как личинки разных возрастов, так и недавно перелинявшие имаго. Правда, плотность таких популяций, как правило, невелика и не превышает 0,2 экз./м².

Материал. Новосибирская обл., 13 км 3 г. Карасук, окр. оз. Кротовая Ляга у с. Троицкое, 13.09.2002 (В.В. Дубатов, Е.В. Николаева) — 1♂; Кулундинская равнина, северная часть, 12 км ЮВ г. Карасук, 3 км ЮВ с. Алексан-

дровский, плакор, разнотравно-злаковая степь, 53°39,84 с.ш., 78°15,32 в.д., 23.06.2001 (М.Г. Сергеев) — личинка (наблюдения); там же, поле многолетних трав, 53°39,92 с.ш., 78°15,28 в.д., 12.07.2008 (М.Г. Сергеев) — 1♂; прав. бер. р. Обь, г. Новосибирск, Академгородок, прав. бер. р. Зырянка, край плакора, высокотравный луг, 54°49,69 с.ш., 83°07,18 в.д., 9.08.2015 (М.Г. Сергеев) — 1♂; **Алтайский край**, Кулундинская равнина, южная часть, Угловской район, Узкая степь, 10 км 3 с. Новогорьевское, 09.2000,

(И.Э. Смялянский) — 1♀; Кулундинская равнина, центральная часть, 3 км СВ с. Усть-Волчиха, широкая западина, галофитный луг, 51°55,82 с.ш., 80°16,71 в.д., 12.07.2007 (М.Г. Сергеев) — ♂♂, ♀♀ (наблюдения); Кулундинская равнина, центральная часть, Благовещенский район, пшеничное поле, 13.08.2009 (Е.В. Анисимова) — 1♂; Кулундинская равнина, восточная часть, 2,5 км В с. Завьялово, пойма озера, кочковатый луг, 52°51,99 с.ш., 80°58,17 в.д., 09.07.2002 (М.Г. Сергеев) — ♂♂, ♀♀ (наблюдения); Кулундинская равнина, восточная часть, 3 км СВ с. Завьялово, плакор, лесополоса, высокотравье с кострецом, 52°52,36 с.ш., 80°56,73 в.д., 10.07.2002 (М.Г. Сергеев) — личинка (наблюдения).

Распространение в Алтае-Саянской горной системе. Долгое время считалось, что в пределах российской части Алтае-Саянских гор перелётная саранча встречается только в Центральном Алтае. Г.Я. Бей-Биенко [Bey-Bienko, 1925] указал этот вид для окрестностей с. Онгудай. Кроме того, перелётную саранчу находили в Западном Алтае [Berezhkov, 1956]. Однако в 2000 г. её самец был пойман И.В. Ивановой в окрестностях г. Абакан, а летом 2017 г. после многолетних поисков (начиная с 1978 г.) впервые в Туве была обнаружена плотная популяция перелётной саранчи в районе гипергаллиного оз. Шара-Нур на юге региона, недалеко от государственной границы Российской Федерации и Монголии.

В период наблюдений основная масса особей была сосредоточена в окружающих озеро чиевниках, главным образом на нижней песчаной террасе водоёма, на которой, кроме чия, росли бескильницы, другие злаки и разнотравье (рис. 3). В основном попадались имаго, но встречались и личинки старших возрастов. В этой станции обилие перелётной саранчи достигало 270 экз./ч, а плотность — 1 экз./м². Не так многочислен вид был на верхней террасе, а также на участках нижней террасы с преобладанием глинистых почв. Отдельные особи попадались и на выбитых низкотравных лужках, как на засоленных почвах, так и вдоль пресного ручья Булак. Примечательно, что рядом с лежащими несколько южнее небольшими пресными озёрами, частично окружёнными тростниковыми займищами (т.е. типичными для *L. migratoria* местообитаниями), а также низкотравными осоково-злаковыми лужками, перелётная саранча не была найдена. Не был обнаружен вид и в тростниковых займищах по берегам оз. Торе-Холь.

Несмотря на высокую численность вида, наблюдавшиеся особи не демонстрировали поведение, характерное для стадной фазы. По форме переднеспинки (выпуклый срединный киль) все пойманные особи принадлежат к одиночной фазе. Об этом же свидетельствует и одноцветная окраска личинок. Вместе с тем промеры отловленных имаго показывают, что локальная популяция перелётной саранчи характеризуется отдельными признаками гregarизации. Так, если отношение длины надкрылий к длине заднего бедра типично для одиночной фазы [Nikulin, 1968] и не превышает значения 1,93 у самцов и 1,99 у самок, то размах отношений длины заднего бедра к наибольшей ширине головы (самцы — 2,43–3,89; самки — 2,61–3,53) и длины переднеспинки к наибольшей ши-

рине головы (самцы — 0,95–1,44; самки — 1,09–1,47) далеко заходит в область значений, характерных для стадной фазы: соответственно, для отношения длины заднего бедра к наибольшей ширине головы — менее 3,097 и 3,056 и отношения длины переднеспинки к наибольшей ширине головы — менее 1,12 и 1,156 [Nikulin, 1968]. Следовательно, в изученной популяции перелётной саранчи представлены особи как одиночной фазы — с удлинённой переднеспинкой и сравнительно узкой головой, так и типичной (по этим параметрам) стадной формы — с относительно короткой переднеспинкой и широкой головой.

Материал. Хакасия, Усть-Абакан, дачный массив, 2.09.2000 (И.В. Иванова) — 1♂; Ю Тува, Убсунурская котловина, окрестности оз. Шара-Нур, галофитный луг, 50°13,33 с.ш., 94°31,00 в.д., 06.07.2017 (Ч.Н. Кужугет) — 1♂ (личинка); Ю Тува, Убсунурская котловина, окрестности оз. Шара-Нур, верхняя пойма ручья Булак, выбитый короткотравный луг, 50°13,68 с.ш., 94°31,28 в.д., 06.07.2017 (М.Г. Сергеев) — 1♂ (личинка); Ю Тува, Убсунурская котловина, окрестности оз. Шара-Нур, нижняя терраса, чиевник, 50°13,73 с.ш., 94°31,42 в.д., 06.07.2017 (М.Г. Сергеев) — 1♂; Ю Тува, Убсунурская котловина, окрестности оз. Шара-Нур, нижняя терраса, чиевник с примесью других злаков и разнотравья, 50°13,36 с.ш., 94°31,62 в.д., 06.07.2017 (М.Г. Сергеев, Ч.Н. Кужугет) — 2♂♂, 3♀♀, 1♂ (личинка), 1♀ (личинка).

Распространение в Забайкалье. Находки перелётной саранчи единичны и сделаны пока исключительно в восточной части региона. В начале 1960-х гг. две самки были отловлены на юго-востоке тогдашней Читинской области (с. Кайластуй) (ныне — в пределах Забайкальского края) [Поров, 1964], а во второй их половине вид был найден также в Агинском районе (в границах современного Забайкальского края) [Guseva, 1972]. В районе Торейских озёр не был обнаружен [Popov, 1964; Dubatolov, Sergeev, 1999].

Таким образом, накопленные в последние два десятилетия данные о встречах перелётной саранчи на юге Сибири подтверждают наблюдения первой половины XX в. [Berezhkov, 1956]: в этом регионе возможно устойчивое существование её популяций. В целом распределение популяций *L. migratoria* в пределах всего ареала показывает их преимущественную связь с аazonальными станциями [The Locust..., 1982; Storozhenko, 1991; Latchininsky et al., 2002] и невыраженность типичной для многих других видов оптимальной части популяционной системы [Stebaev, Sergeev, 1982; Sergeev, 1986, 1997, 2010], что, в частности, определяет отнесение перелётной саранчи к ариднему долинному типу внутреннего строения ареала [Sergeev, 1986]. Вместе с тем, на периферии области её распространения явно прослеживается хорошо известная для многих видов картина: сочетание, во-первых, разрежённых локальных популяций, во-вторых, временных поселений, видимо, существующих в подавляющем большинстве случаев один сезон, а в-третьих, более или менее регулярных выселений отдельных имаго за пределы как местных популяций, так и удалённых гнездилищ.

К сожалению, выявление всех локальных популяций перелётной саранчи на юге Сибири — про-

цесс сложный и затратный, что определяется, как уже отмечалось выше, их частой приуроченностью к труднодоступным тростниковым займищам, а также, вероятно, тем, что заселяют они не все подобные станции. Однако в более доступных влажных степных западинах с выпасом скота (например, восточнее сел Усть-Волчиха и Завьялово Алтайского края) небольшие популяции вида обнаруживаются без особых проблем. О постоянном присутствии в регионе популяций *L. migratoria* косвенно свидетельствуют не только довольно частые находки личинок разных возрастов и недавно перелинявших имаго, но и то, что залёты перелётной саранчи из гнездилищ на территории Казахстана на юго-восток Западно-Сибирской равнины в последние десятилетия отмечались очень редко, да и то в приграничных районах Алтайского края [Камунина, 2000]. Это и понятно: хотя значительные подъёмы её численности в восточной части Казахстана в это время отмечались неоднократно, но носили они преимущественно локальный характер [Azhbenov, 2000], что во многом определяется значительным сокращением площади тростниковых займищ [Kambulin, 2017]. Ещё сложнее представить себе залёты вида — из отдалённых и изолированных горными хребтами гнездилищ как Казахстана и Джунгарии, так и Восточного Китая — в Минусинскую и Убсунурскую котловину, а также в Забайкалье.

Заключение

Находки последних лет не только свидетельствуют о существовании на юге Сибири стабильных популяций, но и о том, что перелётная саранча у северной периферии ареала может осваивать новые типы местообитаний, в которых не только локально поддерживается её высокая численность, но и инициируется грегаризация. Если на юге Западно-Сибирской равнины, судя по опубликованным и оригинальным данным, вид, как правило, связан с типичными станциями, т.е. с зарослями тростника, то на юге Тувы найденная нами популяция *L. migratoria* заселяет гораздо более сухие и связанные с засоленными почвами чивьники. Возможно, именно поэтому неоднократные попытки найти данный вид в межгорных котловинах Алтае-Саянской горной системы и в Забайкалье оказались неудачными, так как обследовали в первую очередь тростниковые займища.

Надо отметить, что для популяций так называемой среднерусской саранчи, которая традиционно рассматривается как самостоятельный подвид, а именно *L. m. rossica* Uvarov et Zolotarevsky, на юге лесной зоны и в лесостепи Восточно-Европейской равнины давно описана сходная картина. Здесь существовали, а местами существуют и сейчас популяции, в которых время от времени начинаются массовые размножения и даже появляются стадные особи, но связаны они главным образом с открыты-

ми песчаными и супесчаными станциями, в том числе опушками, залежами, сенокосами, полями и даже борами [Filipjev, 1926; Predtechensky, 1928; Bey-Bienko, 1940], причём в исходно лесных районах сравнительно широкое распространение перелётной саранчи, вероятно, обусловлено активным антропогенным освоением ландшафтов и последующим появлением обширных открытых участков [Filipjev, 1926].

Сопоставление северной границы ареала перелётной саранчи (рис. 1) с картами распределения активных (эффективных) температур в Северной Евразии [Afonin et al., 2005] показывает, что возможность как завершения онтогенеза, так и существования разрежённых и локальных популяций вида, очевидно, ограничена районами с суммой активных температур выше 10 °С не менее 1650–1700°, т.е. в первую очередь лимитируется теплообеспеченностью и продолжительностью летнего сезона. На юге Сибири низкие зимние температуры, при которых во внутриконтинентальных районах промерзают верхние слои почвы, видимо, не препятствуют развитию *L. migratoria*, так как обычно температура толщи, в которую откладываются кубышки, не опускается ниже –15 °С [Volkovintser, 1978]. Дело в том, что яйца перелётной саранчи характеризуются довольно высокой холодостойкостью и могут развиваться — в зависимости от стадии и условий развития — даже при понижении температуры до –21...–26 °С, но при этом не способны переживать две зимы [Kozhanchikov, 1956].

Это означает, что в регионе могут существовать не просто разрежённые популяции перелётной саранчи, но и — в наиболее благоприятных условиях — популяции с высокой численностью, в которых в отдельные годы высока вероятность формирования кулиг и стай, способных покидать пределы исходных гнездилищ. Если принять во внимание, что тренды климатических изменений последних десятилетий, в первую очередь потепление, на юге Сибири, особенно в Алтае-Саянской горной системе, выражены очень хорошо: так, для второй половины XX и начала XXI в. для метеостанции Эрзин в Убсунурской котловине отмечен значительный подъём среднегодовых температур (на 2,0–2,3 °С) при фактически неизменном количестве осадков [Khrutskii, Golubeva, 2011], — представляется очевидной тенденция увеличения на юге Сибири как числа популяций перелётной саранчи, так и общей численности её особей и, соответственно, появления серьезных проблем, связанных с защитой растений.

Благодарности

Я признателен В.В. Дубатолову, И.В. Ивановой, В.М. Муравьёвой, И.Э. Смелянскому за возможность использования некоторых данных о перелётной саранче, собранных ими в различных районах юга Сибири. Моя искренняя благодарность — всем участникам совместных экспедиций, без содействия которых был бы невозмо-

жен сбор разнообразных материалов, характеризующих распространение прямокрылых насекомых. Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ (16-04-00706) и программы ФНИ государственных академий наук на 2017–2019 гг., проект VI.51.1.7 (0311-2016-0007).

Литература

- Afonin A.N., Li Y.S., Lipiyaynen K.L., Tsepelev V.Y. 2005. Annual number of days with temperatures above 10 °C // Interactive agricultural ecological atlas of Russia and neighboring countries. Economic plants and their diseases, pests and weeds. http://www.agroatlas.ru/ru/content/Climatic_maps/Sum_t/Sum_t10/index.html [retrieval date 06.10.2017].
- Azhbenov V.K. 2000. [Outbreaks and migrations of locusts in Kazakstan] // *Stepnoj Bulletin*. No.6. P.16–20. [In Russian].
- Berezhkov R.P. 1956. [The grasshoppers of West Siberia]. Tomsk: Tomsk University Publishing House. 176 p.
- Bey-Bienko G.Ya. 1925. [Data on the Orthoptera fauna of Altay and the adjacent steppes] // *Trudy Sibirskoj Selskohozjajstvennoj Akademii*. Vol.5. P.37–56. [In Russian].
- Bey-Bienko G.Ya. 1932. [The manual on grasshoppers monitoring]. Leningrad: All-Union State Association for the Control of Agricultural and Forest Pests and Diseases. 195 p. [In Russian].
- Bey-Bienko G.Ya. 1940. [Abstracts of the report about presence of stable outbreak areas of the Russian migratory locust in the Tatar ASSR] // *Nauchnaja sessija Leningradskogo Selskohozjajstvennogo Instituta*. P.109–111. [In Russian].
- Bey-Bienko G.Ya., Mistshenko L.L. 1951. [Grasshoppers of the fauna of the USSR and adjacent countries]. Moscow and Leningrad: USSR Academy of Sciences Publishing House. 667 p. [In Russian].
- Cigliano M.M., Braun H., Eades D.C., Otte D. Orthoptera Species File. Version 5.0/5.0 // <http://Orthoptera.SpeciesFile.org> [retrieval date 21.09.2017]
- Dubatolov V.V., Sergeev M.G. 1999. [Orthoptera of the Dauriskij State Biosphere Reserve and its vicinities] // *Nasekonye Daurii i soprodelnyh territorij*. Vol.2. Novosibirsk. P.44–57. [In Russian].
- Filipjev I.N. 1926. [The common pests. Grasshoppers. Acridioidea] // *Trudy po prikladnoj entomologii*. Vol.13. No.2. P.57–176. [In Russian with English summary].
- Gause G.F. 1930. Studies on the ecology of the Orthoptera // *Ecology*. Vol.11. No.2. P.307–325.
- Guseva V.S. 1972. [The ecologo-geographic analysis of acridid distribution in the steppe zone] // *Fauna i ekologija zhivotnyh*. Moscow: Moscow State Pedagogical Institute. P.27–31. [In Russian].
- Johnston H.B. 1956. Annotated catalogue of African grasshoppers. Cambridge: University Press. xx + 833 p.
- Kambulin V.E. 2017. [*Locusta migratoria* — yesterday, today and tomorrow] // *Zastshita i karantin rastenij*. No.1. P.11–13. [In Russian with English summary].
- Kamynina L.D. 2000. [Locusts in the Altay Region] // *Stepnoj Bulletin*. No.6. P.9–10. [In Russian].
- Kozhanchikov I.V. 1956. [On the peculiarities of the diapause in eggs of acridian Orthoptera] // *Entomologicheskoe Obozrenie*. Vol.35. No.1. P.28–42. [In Russian].
- Khrutskij V.S., Golubeva E.I. 2011. Desertification dynamics of arid ecosystems in Inner Asia // *Geography and natural resources*. Vol.32. No.4. P.148–156.
- Latchininsky A.V., Sergeev M.G., Childebaev M.K., Chernijakovskij 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].
- Ma C., Yang P., Jiang F., Chapuis M.-P., Shali Y., Sword G.A., Kang L. 2012. Mitochondrial genomes reveal the global phylogeography and dispersal routes of the Migratory locust // *Molecular Ecology*. Vol.21. P. 4344–4358.
- Masajtis A.I., Mamaev K.A. 1928. [About the Migratory locust in the Kamensky District] // *Russkoe Entomologicheskoe Obozrenie*. Vol.22. No.3–4. P.233–234. [In Russian].
- Nikulin A.A. 1968. [About morphometric traits of the gregarious and solitary phases of the Migratory locust *Locusta migratoria migratoria* L. (Orthoptera, Acridioidea)] // *Entomologicheskoe Obozrenie*. Vol.47. No.3. P.478–481. [In Russian].
- Popov G.A. 1964. [On the acridid fauna of south-east Transbaikalia]. *Zoologicheskij Zhurnal*. Vol.43. No.9. P.1309–1316. [In Russian with English summary].
- Predtechensky S.A. 1926. [The Migratory locust *Locusta migratoria* L. in Central Russia] // *Izvestia po prikladnoj entomologii*. Vol.3. No.2. P.113–199. [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. 1997. Metapopulations of locusts and grasshoppers: spatial structures, their dynamics and early warning systems // *New Strategies in Locust Control*. Basel et al.: Birkhauser Verlag. P.75–80.
- Sergeev M.G. 2010. Concepts of classic and modern biogeography: contribution of Russian entomologists // *Entomological Review*. Vol.90. No.3. P.311–332.
- Shumakov E.M. 1963. [Acridioidea of Afghanistan and Iran] // *Trudy Vsesojuznogo Entomologicheskogo Obshchestva*. Vol.49. P.3–248. [In Russian].
- Skalon N.V., Skalon O.N., Teplova N.S. 2003. [Some new localities for the Migratory locust in the Kemerovo Region] // *Entomologicheskie issledovania v Kuznetsko-Salairskoj oblasti*. Vol.1. Kemerovo: Uniti. P.30. [In Russian].
- Stebaev I.V., Sergeev M.G. 1982. [The internal landscape-population structure of a range as exemplified by Acrididae] // *Zhurnal obshchej biologii*. Vol.43. No.3. P.399–410. [In Russian with English summary].
- Storozhenko S.Yu. 1991. Locusts and grasshoppers pests of U.S.S.R. Orthopterists' Society. 89 p. (The Orthopterists' Society Series of Field Guides. D7E)
- The locust and grasshopper agricultural manual. 1982. London: Centre for Overseas Pest Research. vii + 690 p.
- Uvarov B.P. 1921. A revision of the genus *Locusta* L. (= *Pachytylus* Fieb.) with a new theory as to periodicity and migrations of locusts. *Bulletin of Entomological Research*. Vol.12. P.135–163.
- Uvarov B.P. 1925. [Grasshoppers of the European part of the USSR and West Siberia]. Moscow: Novaja Derevnja. 120 p. [In Russian].
- Uvarov B.P. 1927. [Locusts and Grasshoppers]. Moscow: Promizdat. 305 p. [In Russian].
- Uvarov B.P., Zolotarevskij B.M. 1929. Phases of locusts and their interrelations // *Bulletin of Entomological Research*. Vol.20. P.261–265.
- Volkovintser V.V. 1978. [Cryoarid soils of the steppes]. Novosibirsk: Nauka Publ. 208 p. [In Russian].
- Waloff Z.V. 1940. The distribution and migrations of *Locusta* in Europe // *Bulletin of Entomological Research*. Vol.31. No.3. P.211–246.