

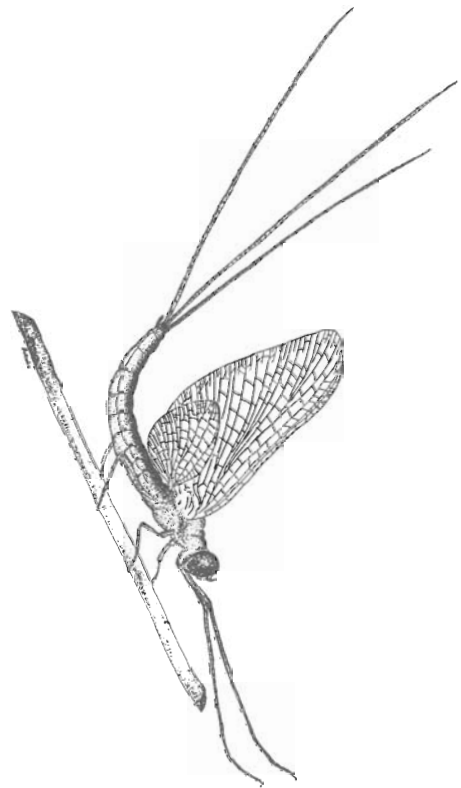


Евразийский
Энтомологический
Журнал

Euroasian Entomological Journal

Том 3. Вып. 1
Vol. 3. No. 1

Март 2004
March 2004



Новосибирск–Москва
2004

Сообщества саранчовых (Orthoptera, Acrididae)
прерий Великих равнин. I. Ландшафтные типыAcridid communities (Orthoptera, Acrididae)
in the Great Plains prairies. I. Landscape types

М.Г. Сергеев

M.G. Sergeev

Кафедра общей биологии и экологии, Новосибирский государственный университет, ул. Пирогова 2, Новосибирск 630090 Россия.
E-mail: mgs@fen.nsu.ru.

Лаборатория экологии насекомых, Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091, Россия.

Department of General Biology and Ecology, Novosibirsk State University, Pirogova str. 2, Novosibirsk 630090 Russia.

Laboratory of Insect Ecology, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Frunze str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

Ключевые слова: саранчовое, сообщество, природная зона, ландшафт, прерия, Великие равнины.

Key words: grasshopper, community, life zone, landscape, prairie, Great Plains.

Резюме. На основе анализа оригинальных данных описывается общий характер распределения и особенности сообществ саранчовых североамериканских прерий. Установлено, что в лесопериях сообщества не богаты видами, и суммарное обилие саранчовых обычно невелико. В высокотравных прериях выявлено очень мало видов с очень низкими численностями. Напротив, в смешанных прериях сообщества включают от 6 до 27 видов, а их обилие весьма высоко — от 198 до 680 экз./ч. Здесь очень хорошо представлены, а часто и доминируют саранчовые, в той или иной степени тяготеющие именно к прериям. Аналогичная картина прослеживается и в короткотравных прериях. В соответствии с результатами кластерного анализа предложено отнести изученные сообщества к двум типам: южно-лесные и лесоперийные сообщества (2 подтипа) и сообщества смешанных и короткотравных прерий (3 подтипа).

Abstract. Patterns of acridid communities (or assemblages) are described for the North American prairies. The paper is based on the samples collected by the author in 1992 in the middle part of the prairies — from Minnesota to Colorado (Fig. 1). Field sampling was organized along local transects. Each local transect crossed a river valley or a lake basin and usually consisted of a local flood plain, a terrace (or terraces), and a watershed plain or a montane slope. Each part of local transects usually was investigated separately. Samples captured during a fixed period of time were made in every habitat investigated [Gause, 1930; Лопаткин, 1977; Сергеев, 1986]. The results were extrapolated in an hour.

Data were analyzed by using the Shannon's and Margalef's indices of biological diversity and the

Chekanovsky–Sørensen's index and Euclidean distance for similarity estimations. Tree diagrams were composed by using the Ward's method.

Acridid species abundances and diversities are described for the forest-prairies (Table 1), tall grass (Table 2), mixed (Table 3), and short grass prairies (Table 4). The cluster analysis of the community compositions (Fig. 2) allows us to divide them into two main types and several subtypes:

- Type of south forests and forest-prairies communities
 - Subtype of south forests communities
 - Subtype of forest-prairies communities
- Type of mixed and short grass prairies communities
 - Subtype of mixed prairies communities
 - Subtype of short grass prairies communities
 - Subtype of river valley communities of the short grass prairies.

Саранчовые являются важнейшими фитофагами в травянистых экосистемах как умеренных, так и тропических широт. В полной мере это относится и к североамериканским прериям, где численность этих насекомых обычно велика и в отдельные годы наблюдались и наблюдаются вспышки их массового размножения. Поэтому традиционный интерес американских исследователей к местным саранчовым совершенно естествен.

С конца XIX века ортоптерологами США и Канады опубликовали большое число работ, в которых в той или иной степени рассматриваются экологические особенности местных саранчовых. Часть этих работ вошла в число классических. Именно для североамериканских саранчовых была предложена первая классификация сообществ (на геофильную и -фитофильную группы) [Morse, 1904].

Встаёт естественный вопрос: что такое сообщество? Здесь и далее я использую этот термин для совокупности популяционных группировок разных видов, сосуществующих в пространстве и времени [Уиттекер, 1980; Бигон и др., 1989]. Такое широкое представление о сообществе позволяет использовать его применительно как к биоценозам [Одум, 1975], так и таксоценомам, т. е. совокупностям популяций какого-либо одного таксона, занимающим определённое местопребитание [Николаев, 1977]. Отметим, что по отношению к прямокрылым употребление термина «сообщество» имеет определённую традицию [Бей-Биенко, 1949]. Вместе с тем, практически в том же смысле Ф.Н. Правдин [1978 и др.] использует термин «группировка» (ортоптероидная группировка). В англоязычной литературе для обозначения таксоценоза часто используют слова *community*, *assembly*, *assemblage* или *multispecies population* [Sergeev, 1997].

Хотя американские ортоптерологи стали первопроходцами во многих направлениях исследований, получилось так, что на протяжении XX в. изучение сообществ саранчовых в Северной Америке оказалось в тени аут- и демэкологических исследований. Вероятно, во многом это определялось всевозможными методологическими и методическими сложностями, связанными с оценкой сообществ:

— адекватное определение численности как отдельных видов на разных стадиях онтогенеза, так и всего комплекса саранчовых;

— необходимость учёта пространственно-временных изменений сообществ;

— целесообразность оценки характера взаимодействий между видами и связанная с такими взаимодействиями проблема целостности подобных сообществ. Эти вопросы были в той или иной степени затронуты в классической монографии И. Кантралла [Cantrall, 1943], в которой критически охарактеризованы все основные работы, опубликованные до начала 1940-х гг., и в качестве основы изучения экологии ортоптероидов предложены стационарные исследования. Однако часть обсуждаемых в этой работе сложностей (особенно методических) связана, во-первых, с тем, что этот автор исследовал не только прямокрылых насекомых в современном понимании, но и других представителей ортоптероидного комплекса, таких как тараканы и уховертки, а во-вторых, работы велись в лесном регионе, где богато представлены дендро- и тамнобиоты, численность которых (особенно плотность) обычно определяется с большим трудом.

Кроме того, изучение сообществ (в том числе саранчовых) чаще всего довольно трудоёмко [Joern, 1996–2000], ещё сложнее выявление их эмергентных свойств и интерпретация полученных результатов [Joern, 1979; Lockwood, 1997], а кроме того, последние, как правило, довольно трудно использовать при решении прикладных задач. Вероятно, это тоже накладывало определённый отпечаток на общую направленность ортоптерологических исследований в США и Канаде.

Вместе с тем, некоторые авторы проводили подобные исследования в различных частях прерий, особенно в 1970-е и 1980-е гг., а часть данных опубликована [Campbell et al., 1974; Hardman, Smoliak, 1980; Pfadt, 1982, 1984, 2002; Capinera, Sechrist, 1982a; Capinera, Thompson, 1987; Joern, 1982, 1986; Joern, Pruess, 1986; Evans et al., 1983; Bomar, 2001]. В 1993–1994 гг. были описаны несколько вариантов сообществ саранчовых и с северо-запада Северной Америки [Bergman et al., 1995]. Однако в отличие от степных и пустынных регионов Ельзасии никаких попыток обобщения уже накопленных данных не предпринималось.

Это определяет цели данной публикации:

— охарактеризовать оригинальные данные, полученные во время экспедиционных исследований 1992 г. в прериях Великих равнин (в пределах умеренного пояса), и выделить основные ландшафтные типы сообществ саранчовых;

— сопоставить полученные результаты с результатами, опубликованными другими авторами, выявить достоинства и недостатки различных методологических подходов, использованных в разных исследованиях, и предложить классификацию сообществ саранчовых прерий;

— сравнить характер сообществ саранчовых прерий и степей и выявить общие черты и возможные различия. В соответствии с этими целями и в связи со значительным объёмом публикация будет разбита на три отдельных сообщения.

Материалы и методы

Исследования проводились в августе – сентябре 1992 г. в пределах полосы, пересекающей прерии Северной Америки в их центральной части, а именно, в южной половине Миннесоты, в Южной Дакоте, Небраске и в северо-восточной части Колорадо. Соответственно, были изучены сообщества саранчовых в так называемых лесоперериях, высококотравных (или высокозлаковых), смешанных и короткостранных (низкозлаковых) прериях.

Исследованная часть Великих равнин характеризуется довольно тёплым климатом: среднегодовые температуры от 5,8 до 10,8°C. Количество выпадающих осадков сравнительно невелико: от 468 до 1067 мм в год. Максимум осадков обычно приходится на конец весны – начало лета.

Североамериканские лесоперерии (часто в американской литературе называемые дубовой саванной) расположены главным образом по западной периферии областей распространения смешанных и широколиственных лесов [Вальтерх, 1975] (рис. 1, 5). Злаково-разнотравные открытые участки с отдельными деревьями и кустарниками перемежаются лесными фрагментами. Исследования проводились в типичных лесоперериях (Cedar Creek Natural History Area — рис. 1, СС) севернее г. Сент-Пол (Миннесота). Кроме того, были исследованы более залесённые ландшафты вблизи

реки Миссисипи в районе Сент-Пол – Миннеаполис (рис. 1, MN).

Высокотравные прерии занимают обширные территории в основном западнее лесоперерий (рис. 1, 3) и отличаются преобладанием высоких злаков, таких, как *Andropogon gerardi*, и значительной примесью разнотравья. Деревья и кустарники здесь достаточно обычны, но приурочены главным образом к западинам. Исследования проводились в западной части Миннесоты и в примыкающей части Южной Дакоты (Ortonville – Salt Lake Wildlife Management Area – Big Stone Wildlife Refuge — рис. 1, OR).

Смешанные прерии, в растительном покрове которых хорошо представлены как высокие, так и

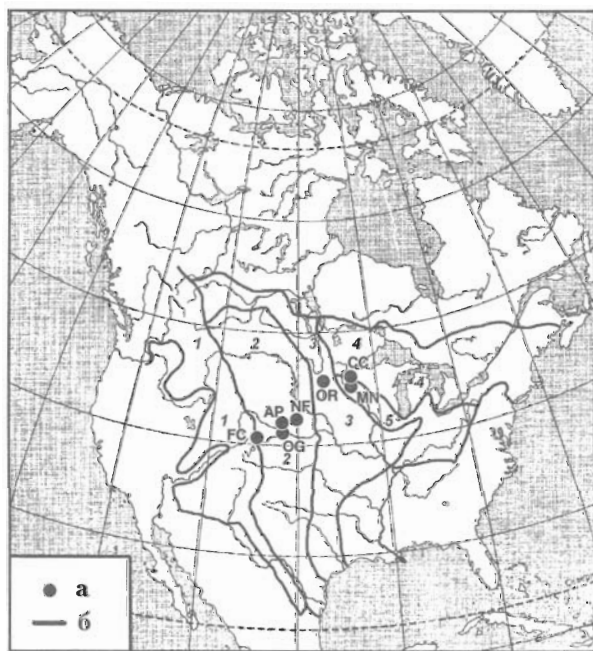


Рис. 1. Положение районов исследований в системе природных зон и подзон Севера и Западной Америки.

а — районы исследований (FC — Колорадо, окрестности Fort Collins; AP — Небраска, Arapaho Prairie; OG — Небраска, окрестности Ogallala; NF — Небраска, Nebraska National Forest; OR — Миннесота и Южная Дакота, района Ortonville – Salt Lake Wildlife Management Area – Big Stone Wildlife Refuge; CC — Миннесота, Cedar Creek; MN — Миннесота, Minneapolis – Сент-Пол);

б — границы между природными зонами, подзонами и горными регионами (1 — Скалистые горы; 2 — короткотравные и смешанные прерии; 3 — высокотравные прерии; 4 — смешанные и широколиственные леса; 5 — лесоперерии).

Fig. 1. Positions of investigated areas in the system of the life zones of North America.

a — investigated areas (FC — Colorado, Fort Collins; AP — Nebraska, Arapaho Prairie; OG — Nebraska, Ogallala; NF — Nebraska, Nebraska National Forest; OR — Minnesota and South Dakota, Ortonville – Salt Lake Wildlife Management Area – Big Stone Wildlife Refuge; CC — Minnesota, Cedar Creek; MN — Minnesota, Minneapolis – Saint Paul);

b — boundaries between life zones, subzones, and mountain regions (1 — Rocky Mountains; 2 — short grass and mixed prairies; 3 — tall grass prairies; 4 — mixed and deciduous forests; 5 — forest-prairies).

низкие злаки, а также разнотравье (например, низкие юкки) и небольшие кактусы, распространены ещё западнее и часто приурочены к песчаным массивам. Были изучены участки в Небраске — севернее г. Огаллала (Arapaho Prairie — рис. 1, AP) и фрагмент такой прерии в пределах Nebraska National Forest (рис. 1, NF).

Сообщества саранчовых в формирующихся в наиболее засушливых условиях *короткотравных прерий* были исследованы в районе г. Огаллала вдоль р. Северный Платт, в частности на биологической станции Университета Небраски (Cedar Point Biological Station) (рис. 1, OG), и на подгорной равнине Скалистых гор северо-восточнее г. Форт-Коллинс (Колорадо) (рис. 1, FC).

Для оценки численности саранчовых (а также других прямокрылых, обитающих в травостое) использовался стандартный метод — учёты на время [Gause, 1930; Лопаткин, 1977; Сергеев, 1986 и др.]. В соответствии с современной модификацией этого метода, насекомые отлавливаются в пределах одного местообитания с помощью сачка (я использую сачок диаметром 40 см) в течение определённого промежутка времени (зависящего, главным образом, от площади участка) с последующим пересчетом на 1 ч. Кроме того, обычно проводится и дополнительный фаунистический сбор. Для нескольких зональных сообществ есть также оценки плотности, полученные путем определения суммарного числа особей прямокрылых на площадках по 1 м².

В большинстве районов учёты проводились, по крайней мере, в трёх типах ненарушенных или слабо нарушенных местообитаний: поймы (главным образом, луговые верхние), надпойменные террасы и водораздельные равнины, занятые собственными прериями. В области распространения лесоперерий также обследовались лесные фрагменты.

Виды определялись в лабораторных условиях. При анализе данных рассчитывались следующие показатели: суммарное обилие, количество видов, показатель разнообразия Шеннона (для основания 2), выровненность по Шеннону и показатель разнообразия Маргалефа. Для оценки сходства сообществ не использовались индекс Чекановского-Сьёренсена для долей видов [$J_{cs} = \sum \min(p_{ij}, p_{ik})$] и евклидово расстояние (также для долей видов в сообществе) [Песенко, 1982]. Затем строились дендрограммы с использованием методов ближнего соседа и Уорда (основанном на минимизации внутригрупповой дисперсии расстояний между объектами на каждом этапе объединения в группы [Песенко, 1982]). Для части расчетов использовалось программное обеспечение STATISTICA 6.0 и «Ecological Measures».

Зонально-ландшафтные типы сообществ

К числу характерных особенностей сообществ североамериканских прерий можно отнести следующие [Lockwood et al., 1994; Локвуд и др., 1997]:

1) присутствие ряда видов настоящих саранчовых, зимующих на стадии личинки и даже имаго;

2) относительно небольшую долю короткокрылых видов и видов с хорошо выраженным половым диморфизмом;

3) наличие видов с ярко выраженной отпугивающей окраской (таких, как *Dactylotum bicolor*);

4) участие в каждом сообществе примерно 20 видов;

5) частое господство видов рода *Melanoplus*, многие из которых в той или иной степени предпочитают разнотравье, хотя могут питаться и злаками;

6) присутствие в некоторых сообществах монофагов (в анализируемых материалах — *Hypochlora alba*, питающегося почти исключительно на полыни *Artemisia ludoviciana*) или узких олигофагов;

Для характеристики общих особенностей распространения и экологии отдельных видов использованы сводки по саранчовым как всей Северной Америки [Otte, 1981, 1984], так и прерий [Carpinera, Sechrist, 1982b; Pfadt, 2002].

Сообщества саранчовых лесоперерий не богаты видами, а суммарное обилие этих насекомых не превышает 150 экз./ч (табл. 1). Особенно это

относится к более залесённым районам (в нашем случае — примыкающим к долине р. Миссисипи). Здесь в поймах найден единственный вид — широко распространённый в умеренной части Северной Америки *Melanoplus differentialis*, вообще тяготеющий к сырым высокотравным местообитаниям. На террасах и в равнинных фрагментах лесов саранчовые не встречаются, а для местных прерий оказались типичными бедные сообщества с господством очень широко распространённого и почти эврибионтного *M. femurrubrum*, обычно тяготеющего к местообитаниям с плотным травостоем. Его сопровождает такой характерный преимущественно для восточной части Северной Америки вид, как *Dichromorpha viridis*, предпочитающий злаковники средней высоты и лесные опушки. Кроме того, только здесь найден встречающийся почти исключительно восточнее Скалистых гор и тяготеющий к сухим злаковникам *Orphulella speciosa*.

В собственно лесоперериях саранчовые не найдены на сырых лугах пойм. На луговых участках террас обнаружено 4 вида (табл. 1). Доминирует один из самых широко распространённых представителей североамериканских саранчовых *Melanoplus*

Таблица 1. Обилие (экз./ч) саранчовых в сообществах лесоперерий.

Table 1. Acridid abundance (individuals per hour) in the communities of the forest-prairies.

Вид	Миннеаполис / Minneapolis (MN)				Cedar Creek (CC)			
	пойма	терраса	равнина, прерия	равнина, лес	пойма	терраса	равнина, прерия	равнина, лес
<i>Melanoplus angustipennis</i> (Dodge)							2	
<i>Melanoplus bivittatus</i> (Say)							2	
<i>Melanoplus dawsoni</i> (Scudder)						13	28	
<i>Melanoplus differentialis</i> (Thomas)	3		2				x	
<i>Melanoplus femurrubrum</i> (De Geer)			58					
<i>Melanoplus keeleri</i> (Thomas)							19	
<i>Melanoplus sanguinipes</i> (Fabricius)						100	x	
<i>Phaenocarpa nebrascensis</i> (Thomas)							4	
<i>Schistocerca alutacea</i> (Harris)							x	
<i>Ageneotettix deorum</i> (Scudder)							x	
<i>Chorthippus curtipennis</i> (Harris)						13	47	12
<i>Chloea conspersa</i> (Harris)							2	
<i>Dichromorpha viridis</i> (Scudder)			4					
<i>Orphulella pelidna</i> (Burmeister)						7		
<i>Orphulella speciosa</i> (Scudder)			6					
<i>Pseudopomala brachyptera</i> (Scudder)							2	
<i>Arphia xanthoptera</i> (Burmeister)							x	
<i>Spharagemon collare</i> (Scudder)							x	
всего, экз./ч	3	0	70	0	0	133	106	12
количество видов	1	0	4	0	0	4	14	1
индекс Шеннона	0	0	0,911	0	0	1,189	2,083	0
выровненность по Шеннону			0,456			0,594	0,694	
индекс Маргалефа	0	0	1,626	0	0	1,413	3,456	0

sanguinipes, обычно заселяющий более или менее открытые травянистые участки. Только здесь выявлен другой вид рода *Orphulella* — *O. pelidna*, расселённый почти по всей Северной Америке, кроме самого севера и тропического юга, и предпочитающий сырые участки, в том числе пойменные.

Существенно больше видов (14) найдено в злаково-разнотравных прериях на водораздельных равнинах. Здесь в сообществах преобладает единственный североамериканский вид рода *Chorthippus* — *Ch. curtippennis*, принадлежащий к той же группе, что и широко распространённые в Палеарктике лугово-лесной *Ch. montanus* и лугово-степной *Ch. parallelus*. По зонально-ландшафтному распределению *Ch. curtippennis* напоминает *Ch. parallelus*: его ареал охватывает значительную часть внетропической Северной Америки, а заселяет этот вид в первую очередь луговые участки с большим количеством злаков. Также довольно многочисленны два представителя рода *Melanoplus*, области расселения которых заходят на юг лесной зоны и даже достигают Атлантического побережья — *M. dawsoni* и *M. keeleri*. Оба этих вида тяготеют к более влажным вариантам прерий и предпочитают питаться разнотравьем [Pfadt, 2002]. Лишь в таких сообществах найдены *Chloaltis conspersa* и *Arphia xanthoptera*. Распространение первого из них ограничено в основном областями смешанных и широколиственных лесов, а также лесоперерий, а второго — юго-восточными районами Северной Америки. В травостое фрагментов широколиственного леса встречены только редкие особи *Ch. curtippennis*.

Следует подчеркнуть, что в лесоперериях также довольно обычны не рассматриваемые в данной публикации кузнечики, особенно из подсемейства конусоголовых (Conocerphalinae).

В целом, разнообразие и выровненность сообществ саранчовых в лесоперериях малы (табл. 1), особенно часто это прослеживается в районах с господством лесных массивов. В собственно лесоперериях значения этих показателей возрастают, что, очевидно, отражает увеличение числа и разнообразия микростадий, пригодных для существования различных видов.

Изученные сообщества саранчовых высокотравных прерий (табл. 2) очень бедны. Можно предполагать, что густой и высокий травостой не благоприятствует местным видам. Однако, по моим наблюдениям, здесь нередко обильны характерные для таких зарослей кузнечики-конусоголовы.

На террасах саранчовые вообще не найдены, в собственно прериях пойманы отдельные особи очень широко распространённых *M. femurrubrum* и *Ch. curtippennis*. Оба вида (особенно первый) вообще предпочитают плотные травостои. Более своеобразно небогатое сообщество на гранитном послеледниковом останце, где довольно многочислен *M. keeleri*, а кроме того, попадает не заходящий на запад континента и предпочитающий открытые сухие участки (в том числе на лесных полянах) *Arphia sulphurea*.

Таблица 2. Обилие (экз./ч) саранчовых в сообществах высокотравных прерий.

Table 2. Acridid abundance (individuals per hour) in the communities of the tall grass prairies.

Вид	Ortonville (OR)		
	терраса	равнина, прерия	гранитный останец
<i>Melanoplus femurrubrum</i> (De Geer)		2	
<i>Melanoplus keeleri</i> (Thomas)			42
<i>Chorthippus curtippennis</i> (Harris)		2	
<i>Arphia sulphurea</i> (Fabricius)			12
всего, экз./ч	0	4	54
количество видов	0	2	2
индекс Шеннона	0	1	0,764
выровненность по Шеннону		1	0,764
индекс Маргалефа	0	1,661	0,577

В результате рассчитанные показатели разнообразия оказались очень низкими (табл. 2). Вероятно, это свидетельствует об общей неблагоприятности густых и высоких травостоев для местных саранчовых. Можно предполагать, что при каком-то воздействии на местные экосистемы (например, выпасе, в том числе диких копытных) разнообразие саранчовых существенно возрастёт.

От уже описанных резко отличаются сообщества саранчовых смешанных прерий (табл. 3). Они включают от 6 до 27 видов. Суммарное обилие саранчовых также намного выше — от 198 до 680 экз./ч. В поймах доминируют такие саранчовые, как характерный и часто массовый обитатель прерий *Ageneotettix deorum*, уже упоминавшийся *Melanoplus sanguinipes*, ограниченный в распространении главным образом прериями *M. angustipennis* и тяготеющий к разнообразным злаковникам *Eri-tettix simplex*. Только здесь найден своеобразный представитель группы Oedipodinae — *Xanthippus montanus*, область расселения которого ограничена Скалистыми горами и примыкающей частью Великих Равнин.

На террасах и водораздельных равнинах также доминируют *Melanoplus angustipennis* и *E. simplex*. К ним на террасах присоединяется широко распространённый в прериях и связанный преимущественно с сухими участками с разреженной растительностью *Cordillacris occipitalis*, а на плакорях — *A. deorum*. Только в смешанных прериях на равнинах найдены *Acrolophus hirtipes*, *Hippiscus ocelote*, *Trachyrhachys kiowa* и *Dissosteira carolina*. Все они в той или иной степени тяготеют к сухим вариантам прерий с большим количеством открытых участков. Соответственно, их ареалы (кроме очень широко распространённого в Неарктике *Dissosteira carolina*) лежат главным образом в пределах прерий. Любопытно присутствие в местных прериях одного из немногих среди саранчовых монофагов — *H. alba*.

Таблица 3. Обилие (экз./ч) саранчовых в сообществах смешанных прерий.

Table 3. Acridid abundance (individuals per hour) in the communities of the mixed prairies.

Вид	Arapaho Prairie (AP)			NF
	пойма	терраса	равнина, прерия	дюны
<i>Brachystola magna</i> (Girard)			2	
<i>Campylacantha olivacea</i> (Scudder)			5	
<i>Hesperotettix speciosus</i> (Scudder)			5	
<i>Hypochlora alba</i> (Dodge)			8	
<i>Melanoplus angustipennis</i> (Dodge)	113	138	92	126
<i>Melanoplus differentialis</i> (Thomas)			x	
<i>Melanoplus femurubrum</i> (De Geer)			x	
<i>Melanoplus flavidus</i> Scudder		24	29	
<i>Melanoplus foedus</i> Scudder			24	24
<i>Melanoplus sanguinipes</i> (Fabricius)	173		2	
<i>Phoetaliotes nebrascensis</i> (Thomas)	33	12	6	24
<i>Schistocerca alutacea</i> (Harris)			3	
<i>Acrolophus hirtipes</i> (Say)			2	
<i>Ageneotettix deorum</i> (Scudder)	193		58	
<i>Amphitornus coloradus</i> (Thomas)	20		3	
<i>Cordillacris occipitalis</i> (Thomas)		42		
<i>Dichromorpha viridis</i> (Scudder)				
<i>Eritettix simplex</i> (Scudder)	87	102	58	
<i>Memina bivittata</i> (Audinet-Serville)			2	6
<i>Opeia obscura</i> (Thomas)	7		x	
<i>Paropomala wyomingensis</i> (Thomas)		6	3	
<i>Psoloessa delicatula</i> (Scudder)	7		32	
<i>Arphia conspersa</i> Scudder			10	
<i>Arphia pseudonietana</i> (Thomas)	13		x	
<i>Arphia sulphurea</i> (Fabricius)				12
<i>Dissosteira carolina</i> (Linnaeus)			x	
<i>Hippiscus ocelote</i> (Saussure)			x	
<i>Pardalophora apiculata</i> (Harris)				6
<i>Pardalophora haldemanni</i> (Scudder)	27	12	21	
<i>Spharagemon collare</i> (Scudder)			6	
<i>Trachyrhachys kiowa</i> (Thomas)			x	
<i>Xenthippus montanus</i> (Thomas)	7			
всего, экз./ч	680	336	371	198
количество видов	11	8	27	6
индекс Шеннона	2,687	2,143	3,369	1,704
выровненность по Шеннону	0,777	0,764	0,78	0,659
индекс Маргалефа	3,53	2,375	7,395	2,177

Таблица 4. Обилие (экз./ч) саранчовых в сообществах короткотравных прерий.

Table 4. Acridid abundance (individuals per hour) in the communities of the short grass prairies.

Вид	Ogallala (OG)			Fort Collins (FC)
	пойма	терраса	равнина, прерия	равнина, прерия
<i>Brachystola magna</i> (Girard)				4
<i>Campylacantha olivacea</i> (Scudder)	9			
<i>Dactylopus bicolor</i> Charpentier			2	x
<i>Hesperotettix speciosus</i> (Scudder)			2	
<i>Hesperotettix viridis</i> (Thomas)			17	
<i>Hypochlora alba</i> (Dodge)				4
<i>Melanoplus angustipennis</i> (Dodge)	9			4
<i>Melanoplus arizonae</i> Scudder		6		
<i>Melanoplus bivittatus</i> (Say)	6		x	4
<i>Melanoplus differentialis</i> (Thomas)	3	x		
<i>Melanoplus femurubrum</i> (De Geer)	9	6		
<i>Melanoplus flavidus</i> Scudder	x		2	
<i>Melanoplus foedus</i> Scudder			2	8
<i>Melanoplus gladstoni</i> Scudder			24	
<i>Melanoplus infantilis</i> Scudder				4
<i>Melanoplus keeleri</i> (Thomas)				48
<i>Melanoplus sanguinipes</i> (Fabricius)	87	18	12	96
<i>Melanoplus yarrowii</i> (Thomas)			10	
<i>Phoetaliotes nebrascensis</i> (Thomas)	162	156	14	40
<i>Ageneotettix deorum</i> (Scudder)	3		67	64
<i>Aulocara ellioti</i> (Thomas)			5	
<i>Boopedon nubilum</i> Say			5	36
<i>Cordillacris occipitalis</i> (Thomas)			5	
<i>Eritettix simplex</i> (Scudder)	18	18	26	28
<i>Memina bivittata</i> (Audinet-Serville)	3			
<i>Opeia obscura</i> (Thomas)			38	
<i>Philobostroma quadrimaculatum</i> (Thomas)			55	
<i>Pseudopomala brachyptera</i> (Scudder)	3		x	
<i>Psoloessa delicatula</i> (Scudder)			24	
<i>Syrbula montezuma</i> (Saussure)	3			
<i>Arphia conspersa</i> Scudder				20
<i>Arphia pseudonietana</i> (Thomas)			7	
<i>Cratypedes neglectus</i> (Thomas)				4
<i>Spharagemon collare</i> (Scudder)	x			
<i>Spharagemon equale</i> (Say)			x	
<i>Trimerotropis melanoptera</i> McNeill			x	
всего, экз./ч	315	204	317	364
количество видов	14	6	22	15
индекс Шеннона	2,11	1,213	3,489	3,078
выровненность по Шеннону	0,589	0,523	0,837	0,809
индекс Маргалефа	4,403	1,732	6,797	5,076

Ближкие, но более бедные сообщества найдены на песчаных массивах на территории Национального леса Небраски (табл. 3). Здесь также господствует *M. angustipennis*, а также довольно многочисленны *Melanoplus foedus*, распространённый западнее долины Миссисипи и тяготеющий к прериям на песчаных почвах, и *Phoetaliotes nebrascensis*, близкий по характеру расселения, но на востоке достигающий Великих озёр. Только на этом участке найден тяготеющий к лесным опушкам *Pardalophora apiculata*, ареал которого охватывает северную половину континента.

Все рассчитанные показатели разнообразия весьма велики (особенно для зональных сообществ) (табл. 3). Интересно, что значения этих показателей несколько падают на террасах, на которых и видов выявлено существенно меньше, чем в зональных условиях.

Для короткотравных прерий типичны сообщества саранчовых, включающие довольно много видов (от 6 до 22), обилие которых может быть сравнительно высоким (204–364 экз./ч) (табл. 4). В поймах и на террасах господствует *Ph. nebrascensis*. В первом случае к числу доминантов может быть отнесён также *M. sanguinipes*. Кроме того, только в местных поймах найден своеобразный *Syrbula montezuma*, у которого на юго-западе Небраски проходит северная граница ареала, а на террасах — ещё один представитель рода *Melanoplus* — *M. arizonae*. В сообществах на плакорах к числу доминантов относятся саранчовые, характерные для прерий с преобладанием злаков: *A. deorum*, *Philibostroma quadrimaculatum* и *Opeia obscura*. Исключительно здесь обнаружены *Ph. quadrimaculatum*, *Hesperotettix viridis*, *Melanoplus gladstoni*, *M. yarrowii*, *Aulocara ellioti*, *Spharagemon equale*, *Trimerotropis melanoptera*. Ареалы большей части перечисленных видов ограничены в основном прериями, лишь *H. viridis* распространён в Северной Америке очень широко (фактически до южной границы тайги).

Близкое по характеру сообщество саранчовых выявлено на подгорной равнине передового хребта Скалистых гор. Здесь доминантами являются *M. sanguinipes*, *A. deorum*, *M. keeleri* и *Ph. nebrascensis*. Только здесь найдены *Melanoplus infantilis*, встречающийся, главным образом, в восточной части Великих Равнин, и *Cratypedes neglectus*, более широко распространённый в прериях. Кроме того, в сообществе также представлен монофаг *H. alba*.

По значениям показателей разнообразия сообществ саранчовых в короткотравных прериях лишь немного уступают таковыми в смешанных прериях, однако в зональных экосистемах обилие видов распределено несколько более равномерно (табл. 4). Так же, как и в смешанных прериях, разнообразие саранчовых на террасах ниже, чем в поймах и особенно на равнинах.

Опыт классификации исследованных сообществ

Ясно, что в зависимости от цели исследования возможны разные пути анализа и классификации сообществ. В ортоптерологии они традиционно рассматриваются в связи с почвенно-растительным покровом [Бей-Биенко, 1930; Cantrall, 1943; Правдин, 1978, и др.]. Уже отмечалось, что для североамериканских саранчовых была предложена первая классификация сообществ, в общем виде основанная по их отношению к влагообеспеченности [Morse, 1904]. Одна из первых ландшафтно-стациональных классификаций была предложена Г.Я. Бей-Биенко [1930], в ней он предложил разделять сообщества на первом, самом высоком уровне на зональные и экстразональные, а затем каждый класс — на ксерофильную, мезофильную и гигрофильную группы. Вместе с тем, вполне оправданы и попытки классификации этих сообществ как таковых, в отрыве от почвенно-растительного покрова, например по доминантам, либо по соотношению видов с разными типами ареалов, принадлежащих к различным жизненным формам и т. п. [Сергеев, 1988].

Классификация изученных сообществ, обсуждаемая в данной статье, строилась на основе кластерного анализа долевого соотношения видов. Все использованные методы оценки сходства и построения дендрограмм дали очень похожие результаты, что, возможно, связано с относительно небольшим числом включенных в анализ совокупностей. Однако наиболее показательна схема, построенная с помощью метода Уорда на основе евклидовых расстояний.

Полученная дендрограмма весьма характерна (рис. 2). Очень хорошо обособлены сообщества саранчовых зональных экосистем лесоперерий и высокотравных прерий (MN_прерия, CC_лес, CC_прерия, OR_прерия), все остальные сообщества образуют второй кластер.

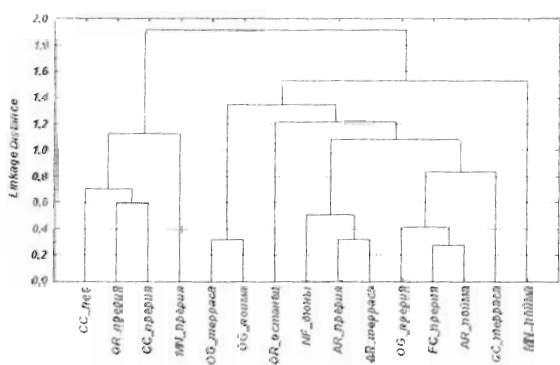


Рис. 2. Дендрограмма сходства (евклидовы расстояния для долей видов в сообществе), построенная с помощью метода Уорда.

Fig. 2. Tree diagram of similarity (euclidean distances for species percentage composition in communities) based on the Ward's method.

Внутри этого большого кластера очень хорошо прослеживаются три группы. Одна из них объединяет зональные и террасные сообщества смешанных прерий (AR_прерия, AR_терраса, NF_дюны). Вторая — зональные сообщества короткотравных прерий (OG_прерия, FC_прерия), но сюда же несколько неожиданно попадают и пойменные сообщества смешанных прерий (AR_пойма), что, очевидно, обусловлено господством здесь крайне обычных в разнообразных местообитаниях прерий саранчовых — *A. deorum*, *E. simplex* и др. К этой группе близко и сообщество, выявленное на террасах в лесоперериях (CC_терраса). Ещё одну, третью, группу образуют азональные сообщества в подзоне короткотравных прерий (OG_терраса и OG_пойма). Особняком на дендрограмме расположены сообщества саранчовых, выявленные на гранитных останцах (OR_останец) и в залесённой пойме (MN_пойма).

Соответственно, предварительно (в рамках анализируемых данных) можно выделить следующие типы и подтипы сообществ саранчовых североамериканских прерий:

Тип южно-лесных и лесоперерийных сообществ. Такие сообщества характерны главным образом для зональных экосистем лесоперерий, а также, судя по всему, южной части зоны умеренных лесов, хотя, вероятно, сообщества, заселяющие неморальные леса, их опушки и поляны, будут принадлежать к другому типу. Так, судя по работе Кантралла [Cantrall, 1943], доминантами в подобных условиях могут быть *Ch. conspersa*, *Spharagemon bollii* (Scudder), *Melanoplus fasciatus* (F. Walker), *M. islandicus* Blatchley и др.

Подтип южно-лесных сообществ. Разнообразие — низкое, суммарная численность — низкая, доминант — *M. femurrubrum*. В исследованном регионе характерны для лугов на лесных полянах.

Подтип лесоперерийных сообществ. Разнообразие — низкое и среднее, суммарная численность — низкая и средняя, характерный доминант — *Ch. curtipennis*. В исследованном районе обычны для зональных лесоперерий (включая лесные участки) и высокотравных прерий.

Тип сообществ смешанных и короткотравных прерий. Подобные сообщества типичны для соответствующих природных зон, а также встречаются в азональных экосистемах в более прохладных и (или) влагообеспеченных районах. Вероятно, могут быть встречены в аридных регионах.

Подтип сообществ смешанных прерий. Разнообразие — среднее и высокое, суммарная численность — средняя и высокая, характерные доминанты — *M. angustipennis* и *Eritettix simplex*. Типичны для зональных смешанных прерий и их более сухих (дюнные) и влажных (террасные) вариантов.

Подтип сообществ короткотравных прерий. Разнообразие — среднее и высокое, суммарная численность — высокая, характерные доминанты — *A. deorum*, *M. sanguinipes*, *Ph. nebrascensis*, *E. simplex*. Подобные сообщества выявлены в зональных короткотравных прериях и в поймах смешанных прерий.

Подтип сообществ долинных экосистем подзоны короткотравных прерий. Разнообразие — низкое и среднее, суммарная численность — высокая, характерный доминант — *Ph. nebrascensis*. Выявлены в речных долинах подзоны короткотравных прерий.

Кроме того, формально в этом типе можно выделить ещё 3 подтипа для отдельных (исключительно азональных) сообществ, но их положение и состав пока смотрятся очень неопределённо, поэтому характеризовать их вряд ли целесообразно.

Благодарности

Исследования были выполнены в рамках гранта U.S.I.A. Я искренне признателен американским коллегам и друзьям, оказывавшим мне всевозможное содействие (в том числе и в уточнении определения видов) на разных этапах работы. Это в первую очередь W. Schmid, J. Hatch, D. Tilman (University of Minnesota), A. Joern, S. Bemer (University of Nebraska), J. Lockwood (University of Wyoming) и M. Ritchie (University of Utah). Обобщение данных выполнено благодаря частичной финансовой поддержке Интеграционных проектов СО РАН No. 79 (2000–2002 гг.) и No. 91 (2003–2005 гг.).

Литература

- Бей-Бисенко Г.Я. 1930. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчовых (Orthoptera, Acrididae) в Западно-Сибирской и Забайкальской низменностях // Труды по защите растений. Сер. энтомологическая. Т.1. Вып. I. С.51–96.
- Бей-Бисенко Г.Я. 1949. О некоторых сообществах прямокрылых насекомых (Orthoptera) в среднеазиатских пустынях северного типа // Труды Зоологического института АН СССР Т.8. №4. С.720–734.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология: Особи, популяции и сообщества. Т.2. М.: Мир. 477 с.
- Вальтер Г. 1975. Растительность Земного шара: эколого-физиологическая характеристика. Т.III. Тундры, луга, степи, внутритропические пустыни. М.: Прогресс. 428 с.
- Локвуд Дж.А., Бомар Ч.Р., Уильямс С.Е., Долл Дж.Л., Цуан М., Ли Х. 1997. Экология насекомых в азиатских и североамериканских степях: поражающие различия и замечательное сходство // Сибирский экологический журнал. Т.4. № 3. С.241–251.
- Ложаткин А.В. 1977. О возможном пользе к сопоставлению методов учёта саранчовых // Этологические проблемы экологии насекомых Сибири / Новосибирский государственный университет. Новосибирск. С.77–81.
- Николаев И.И. 1977. Таксоны как экологическая категория // Экология. No.5. С.50–55.
- Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Правдин Ф.И. 1978. Экологическая география насекомых Средней Азии. Ортоптериды. М.: Наука 272 с.
- Сергеев М.Г. 1986. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск: Наука 237 с.
- Сергеев М.Г. 1988. Многолетние сообщества Orthoptera северных ландшафтов Северного Алтая и опыт их классификации // Ландшафтная экология насекомых. Новосибирск: Наука. С.15–26.
- Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 327 с.
- Berman D.L., Storozhenko S.Yu., Kholin S.K. 1995. To the fauna and biologies of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) of the southern Yukon, Canada // Far Eastern Entomologist. No.23. P.1–8.

- Bomar C.R. 2001. Comparison of grasshopper (Orthoptera: Acrididae) communities on remnant and reconstructed prairies in western Wisconsin // *Journal of Orthoptera Research*. Vol.10. No.1. P.105–112.
- Campbell J.B., Arnett W.H., Lambley J.D., Jantz O.K., Knutson H. 1974. Grasshoppers (Acrididae) of the Flint Hills native tallgrass prairie in Kansas // *Agricultural Experiment Station, Kansas State University, Manhattan, Kansas*, 147 p. (Research paper 19).
- Cantrill J.J. 1943. The ecology of the Orthoptera and Dermaptera of the George Reserve, Michigan. Ann Arbor, MI: University of Michigan Press. 182 p.+10 plates. (Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, No 54).
- Capinera J.L., Sechrist T.S. 1982a. Grasshopper (Acrididae) — host plant associations: response of grasshopper populations to cattle grazing intensity // *Canadian Entomologist*. Vol.114. No.11. P.1055–1062.
- Capinera J.L., Sechrist T.S. 1982b. Grasshoppers (Acrididae) of Colorado: identification, biology and management / Colorado State University Experiment Station. Fort Collins: v+161 p.
- Capinera J.L., Thompson D.C. 1987. Dynamics and structure of grasshopper assemblages in shortgrass prairie // *Canadian Entomologist*. Vol.119. No.6. P.567–575.
- Evans E.W., Rogers R.A., Opfermann D.J. 1983. Sampling grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) on burned and unburned tallgrass prairie: night trapping vs. sweeping // *Environmental Entomology*. Vol.12. No.5. P.1449–1454.
- Hardman J.M., Smoliak S. 1980. Potential economic impact of rangeland grasshoppers (Acrididae) in southeastern Alberta // *Canadian Entomologist*. Vol.112. No.5. P.277–284.
- Gause G.F. 1930. Studies on the ecology of the Orthoptera // *Ecology*. Vol.11. No.2. P.307–325.
- Joern A. 1979. Resource utilization and community structure in assemblages of arid grassland grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) // *Transactions of the American Entomological Society*. Vol.105. P.253–300.
- Joern A. 1982. Distributions, densities, and relative abundances of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in a Nebraska Sandhills Prairie // *The Prairie Naturalist*. Vol.14. No.2. P.37–45.
- Joern A. 1986. Experimental study of avian predation on coexisting grasshopper populations (Orthoptera: Acrididae) in a sandhills grassland // *Oikos*. Vol.46. P.243–249.
- Joern A. 1996–2000. Grasshopper communities and methodology // *Grasshopper integrated pest management user handbook / USDA, APHIS, Washington, DC*. P.VII.13–1–6. (Technical Bulletin 1809).
- Joern A., Lawlor L.R. 1981. Guild structure in grasshopper assemblages based on food and microhabitat resources // *Oikos*. Vol.37. P.93–104.
- Joern A., Pruess K.P. 1986. Temporal constancy in grasshopper assemblages (Orthoptera: Acrididae) // *Ecological Entomology*. Vol.11. P.379–385.
- Lockwood J.A. 1997. Rangeland grasshopper ecology // *The bionomics of grasshoppers, katydids and their kin*. Oxon et al.: CAB Internat. P.83–101.
- Lockwood J.A., Li H.-C., Dodd J.L., Williams S.E. 1994. Comparison of grasshopper (Orthoptera: Acrididae) ecology on the grasslands of the Asian steppe in Inner Mongolia and the Great Plains of North America // *Journal of Orthoptera Research*. No.2. P.4–14.
- Morse A.P. 1904. Researches on North American Acrididae. Washington: Carnegie Inst. Publ. 55 p.
- Otte D. 1981. The North American grasshoppers. Vol.1. Acrididae: Gomphocerinae and Acridinae. Cambridge et al.: Harvard University Press. 275 p.
- Otte D. 1984. The North American grasshoppers. Vol.2. Acrididae: Oedipodinae. Cambridge et al.: Harvard University Press. 366 p.
- Pfadt R.E. 1982. Density and diversity of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in an outbreak on Arizona rangeland // *Environmental Entomology*. Vol.11. No.3. P.690–694.
- Pfadt R.E. 1984. Species richness, density and diversity of grasshoppers (Orthoptera, Acrididae) in a habitat of the mixed grass prairie // *Canadian Entomologist*. Vol.116. No.5. P.703–709.
- Pfadt R.E. 2002. Field guide to common western grasshoppers / College of Agriculture, University of Wyoming, Laramie. vi+288 p.
- Sergeev M.G. 1997. Ecogeographical distribution of Orthoptera // *The bionomics of grasshoppers, katydids and their kin*. Oxon et al.: CAB Internat. P.129–146.