

Фауна, структура сообществ и особенности дифференциации экологических ниш саранчовых (Orthoptera: Acridoidea) в окрестностях озера Баскунчак

Fauna, structure of communities and features of separation of ecological niches of grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea) in environs of the lake Baskunchak

В.Ю. Савицкий
V.Yu. Savitsky

Московский государственный университет, Биологический факультет, кафедра энтомологии, Москва 119992, Россия. E-mail: svy@gcnet.ru

Moscow State University, Biology Faculty, Department of entomology, Moscow 119992, Russia.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: саранчовые, Orthoptera, Acridoidea, полупустыня, структура сообществ, экологические ниши, акустические сигналы.

KEY WORDS: grasshoppers, Orthoptera, Acridoidea, semi-desert, structure of communities, ecological niches, acoustic signals.

РЕЗЮМЕ: В окрестностях озера Баскунчак выявлено 50 видов саранчовых (Orthoptera: Acridoidea). Изучены особенности их фенологии и биотопической приуроченности. Проанализирована структура сообществ саранчовых в основных типах биотопов. Обсуждены особенности дифференциации экологических ниш саранчовых в полупустыне. Показано, что виды, населяющие один биотоп, могут иметь значительно перекрывающиеся трофические и топические составляющие экологической ниши, но занимают разные акустические ниши. При этом в некоторых случаях межвидовая конкуренция за акустическое пространство является важным фактором, ограничивающим биотопическое распределение саранчовых.

ABSTRACT: 50 grasshopper species were showed for environs of the lake Baskunchak. Features of their phenology and biotopical preference were investigated. Structure of grasshopper communities in common types of biotopes and features of separation of ecological niches of grasshoppers are discussed. It is shown that species inhabiting the same biotope could have strong overlap of food and microhabitat niches, but they have different acoustic niches. In some cases, interspecific competition for the acoustic dimension is important factor limiting biotopical distribution of grasshoppers.

Введение

Озеро Баскунчак расположено в зоне типичной песчано-суглинистой полупустыни на северо-востоке Астраханской области. Его окрестности представ-

ляют большой интерес как модельный район для изучения экосистем полупустынь Заволжья. Так, по мнению ботаников, флору этой территории, согласно концепции А.И. Толмачёва, можно рассматривать как конкретную, или локальную флору, которая может служить одним из эталонов конкретных флор в полупустынной зоне [Лактионов и др., 2008]. Саранчовые (Orthoptera: Acridoidea) являются одной из наиболее многочисленных групп наземных беспозвоночных в биоценозах подобных открытых ландшафтов [Чернов, Руденская, 1975; Сергеев, 1998]. При этом, если не по численности, то по биомассе они нередко доминируют среди других насекомых-фитофагов. Сведения о фауне саранчовых окрестностей озера Баскунчак содержатся в работах Киттары [Kittary, 1849], Беккера [Becker, 1866], Иконникова [Konnikov, 1911] и Предтеченского [1928]. Однако, данные о структуре сообществ этих насекомых в песчано-суглинистой полупустыне до сих пор практически отсутствуют. В ноябре 1997 г. был учреждён государственный природный заповедник «Богдинско-Баскунчакский». Таким образом, изучение современного состояния фауны саранчовых в окрестностях озера Баскунчак имеет значение и в рамках инвентаризации биологического разнообразия этой заповедной территории.

В результате наших исследований были получены новые данные о составе фауны, структуре сообществ и особенностях акустической коммуникации саранчовых рассматриваемого района. Ранее мы подготовили общий обзор, отражающий современное состояние фауны Acridoidea всей полупустынной зоны Нижнего Поволжья [Савицкий, 2002a], проанализировали трофические связи саранчовых

исследуемого региона [Савицкий, 2010] и структуру сообществ этих насекомых в окрестностях Джаныбекского стационара [Савицкий, 2009], а также описали особенности акустической коммуникации и экологии ряда видов [Савицкий, 2000, 2002б, 2005, 2007а; Савицкий, Лекарев, 2007]. Цель настоящей публикации — дать обзор фауны Acridoidea окрестностей озера Баскунчак, рассмотреть особенности биотопической приуроченности и структуры сообществ саранчовых в песчано-суглинистой полупустыне, а также проанализировать особенности дифференциации экологических ниш этих насекомых с учётом данных об акустическом поведении изученных видов.

Материал и методы

Основным материалом для настоящей работы послужили сборы автора, проведённые в окрестностях озера Баскунчак и горы Большое Богдо (далее гора Богдо) как на территории заповедника «Богдинско-Баскунчакский», так и на сопредельных участках в следующие периоды времени: 17.VII–7.VIII.1995, 30.VI–7.VII.1996, 24–28.VII.1996, 14–18.V.2010 и 23–27.VI.2010. За это время нами была обследована территория в радиусе около 10 км от вершины горы Богдо, прилегающая к западному и южному берегам озера Баскунчак. 19–20.V.2010 и 28–29.VI.2010 были проведены сборы и наблюдения в урочище Карауз, в окрестностях Горькой речки и озера Карасун близ восточного берега озера Баскунчак. В сборе материала принимали участие А.Г. Копчинский (1995), А.Ю. Лекарев (1996), А.С. Просви́ров и А.А. Гусаков (2010). Всего было собрано более 4500 имаго саранчовых и зарегистрированы акустические сигналы большинства видов подсемейства Gomphocerinae. Весь материал, упомянутый в аннотированном списке, хранится в коллекции автора на кафедре энтомологии биологического факультета Московского государственного университета.

Методика изучения акустического поведения саранчовых и записи их звуковых сигналов подробно описана нами ранее [Савицкий, 2000].

Относительная численность саранчовых в основных типах биотопов определена методом учётов на время [Бей-Биенко, 1970; Правдин и др., 1972; Сергеев, 1986]. Учёты проведены в конце июля или начале августа в период открытия большинства видов саранчовых. Учёты в разных биотопах сделаны при сходных метеорологических условиях, примерно в одни и те же дневные часы, в периоды высокой активности саранчовых. Продолжительность учёта составляла 1 час. Во время учёта сборщик двигался в пределах биотопа по заранее выбранному маршруту и отлавливал первое попавшееся на пути саранчовое, затем следующее и так далее. Каждое пойманное саранчовое извлекали из сачка и помещали в морилку. В каждом биотопе было про-

ведено по два учёта. Для дальнейшего анализа результаты обоих учётов по каждому биотопу были объединены.

Необходимо отметить, что непосредственное сравнение результатов учётов относительной численности возможно только в тех случаях, когда изучаемые биотопы имеют примерно одинаковую плотность саранчовых. Дело в том, что во время учёта исследователь тратит время на поиск саранчового, его поимку и помещение в морилку. Очевидно, что от плотности саранчовых зависит только время поиска насекомого и, в меньшей степени, время его поимки. Однако, чем выше плотность саранчовых в биотопе, тем больше их вылавливает сборщик за время учёта и тем больше времени он тратит на ловлю и помещение насекомых в морилку. Это приводит к сокращению времени на поиск саранчовых и, следовательно, к занижению оценки их относительной численности в более плотно населённых биотопах по сравнению с менее населёнными. Поскольку в полупустыне плотность саранчовых в разных биотопах часто различается в несколько раз, в результаты учётов необходимо вносить поправки, обеспечивающие их сопоставимость, а именно: рассчитывать общее число саранчовых, которое собрал бы сборщик за время учёта в данном биотопе при условии отсутствия потерь времени (N'), а также соответствующие значения для отдельных видов (n').

Опытным путём было установлено, что в среднем на поимку и помещение в морилку одного саранчового мы затрачивали не менее 8 секунд (t'). Общие потери времени за время учёта в минутах (t) составят $t = N \times t' / 60$, где N — число пойманных саранчовых за время двух учётов в данном биотопе. Время лова в данном биотопе без учёта потерь времени (T) составит $T = 120 - t$, где 120 — общая продолжительность двух учётов в минутах. Величины N' , N и T связаны между собой пропорцией $N' / 120 = N / T$. Соответственно, $N' = N \times 120 / T$.

Значение коэффициента для пересчёта исходных данных (k) составляет $k = N' / N$. Последовательно подставляя в эту формулу выражения N' , T и t , получаем окончательную формулу для расчета k при $t' = 8$: $k = 900 / (900 - N)$. Поскольку k также равно n' / n , то $n' = k \times n$, где n — число особей соответствующего вида, пойманных во время учётов в данном биотопе. При расчётах значения N' и n' округляли до целого числа. В таблице 4 приведены значения n' , N' , N и k для каждого биотопа.

Для оценки встречаемости вида в биотопе использовали пятибальную шкалу. Если n' составляло 1 или 2, вид считали единично встречающимся. При значениях n' от 3 до 10, от 11 до 50, от 51 до 250 и более 250, вид относили, соответственно, к редким, обычным, часто встречающимся и массовым.

При анализе структуры изученных сообществ саранчовых в качестве показателя общего видового разнообразия (богатства) и мер выровненности и доминирования видовых обилий использовали со-

ответственно информационный индекс разнообразия Шеннона (H'), показатель выровненности Пиллу (E) и индекс Бергера-Паркера (d) [Мэгарран, 1992; Песенко, 1982]:

$$H' = - \sum p_i \log_2 p_i,$$

$$E = H' / \log_2 S,$$

$$d = N_{max} / N,$$

где p_i — доля особей i -го вида, S — общее число видов, населяющих биотоп, N — общее число особей всех видов, собранных в биотопе, N_{max} — число особей самого обильного вида.

Использованные индексы интерпретируются следующим образом.

H' теоретически может принимать значения от 0 до бесконечности, но практически его значения очень редко превышают 6,5. Видовое разнообразие (богатство) тем выше, чем выше значение H' .

E принимает значения от 0 до 1, при этом выровненность тем выше, чем больше значение E , а в случае равного обилия всех видов в биотопе $E=1$.

d принимает значения от 0 до 1, при этом степень доминирования тем выше, чем больше значение d .

К доминантам относили самый массовый в биотопе вид и виды, численность которых составляла не менее 85% от его численности. Субдоминантами мы считали виды, численность которых составляла 45–85% численности самого массового в сообществе вида.

Степень сходства населения саранчовых разных биотопов оценивали с помощью индекса Чекановского-Серенсена (I_{szs}) для количественных данных [Песенко, 1982]. Дендрограммы строили методом взвешенных средних на основе значений I_{szs} , рассчитанных для каждой пары сравниваемых биотопов.

Морфологические признаки для достоверного различения *Glyptobothrus mollis* (Charpentier, 1825) и *G. maritimus* (Mistchenko, 1951) до сих пор не обнаружены. Поэтому примерное соотношение частоты встречаемости *G. mollis* и *G. maritimus* в разных биотопах установлено путём регистрации акустической активности этих видов.

Краткая характеристика исследованных биотопов приведена в табл. 1. Указанные в ней средние значения высоты травостоя и общего проективного покрытия соответствуют состоянию растительности в период проведения учётов относительной численности саранчовых.

Характеристика района исследования

Озеро Баскунчак расположено в полупустынной зоне, характеризующейся засушливым, резко континентальным климатом [Агроклиматические ресурсы..., 1974]. Среднегодовое количество осадков составляет около 270 мм [Лактионов и др., 2008]. Каждые 6–7 засушливых лет сменяются 1–2, реже 3 относительно влажными годами. Средняя температура июля 25°C, января –8,5°C. Годовая амплитуда

экстремальных температур достигает 75–85°C. Лето жаркое и сухое. Температура воздуха в тени днём равна в среднем 28–30°C, а ночью опускается до 13–15°C, иногда до 6–8°C. Максимальная дневная температура воздуха может достигать 40–45°C, а поверхность почвы нагревается до 60–70°C. Днём с повышением температуры относительная влажность воздуха уменьшается до 30–35%, иногда до 15–25%, ночью она увеличивается примерно вдвое. Заморозки возможны с конца сентября, обычны с середины октября. Зима холодная и малоснежная. Снежный покров в среднем около 10 см, в западных его мощность достигает 40–50 см. Число дней со снежным покровом достигает 120. Для всех сезонов года характерна ветреная погода.

Разнообразие форм рельефа в окрестностях озера Баскунчак заметно выше, чем на остальной территории Прикаспийской низменности в междуречьи Волги и Урала. Само озеро, поверхность которого лежит на 21 м ниже уровня моря, занимает большую котловину. Рядом с его южным берегом возвышается самый крупный в Прикаспии соляной купол — гора Большое Богдо, достигающая высоты 150 м над ур. м. [Лактионов и др., 2008]. По берегам Баскунчака и на склонах горы Богдо хорошо развиты долинно-балочные и овражные формы рельефа, более характерные для степной зоны [Милюков, 1977]. Наиболее крупными балками на обследованной территории являются Кордонная, находящаяся северо-западнее горы Богдо, и Суриковская, прорезающая её северный склон. Окружающая озеро и соляной купол полупустыня на 10–15 м выше уровня моря и представляет собой низменную равнину с западинно-котловинными формами рельефа на суглинистых почвах, крупные понижения которой занимают сори и лиманы. Участки развееваемых и закреплённых бугристых песков покрывают здесь небольшие площади. Ближайший крупный массив бугристых песков, пески Шкили, находится примерно в 15 км юго-западнее западного берега озера.

Окрестности озера Баскунчак — хорошо известный район распространения карста, связанного с солянокупольной структурой горы Богдо [Гвоздецкий, 1981; Головачёв, 2004]. Поле закарстованных гипсов с крупными провальными воронками окаймляет северную часть его котловины. Довольно большой участок гипсового карста имеется также восточнее горы Богдо у южного берега озера в урочище Шарбулак.

В озеро Баскунчак впадает 25 родников и одна пересыхающая река — Горькая речка [Лактионов и др., 2008]. Хорошо развитая микросеть местного стока собирает талые и дождевые воды. Благодаря этому, постоянные или временные пресноводные водоёмы могут образовываться также в лиманах и других крупных понижениях. Близ северо-восточного берега озера Баскунчак в большой карстовой воронке находится бессточное, заполняющееся дождевыми и талыми водами, озеро Карасун, которое к концу лета иногда почти полностью пересыхает. В северной части уро-

Таблица 1. Краткая характеристика исследованных биотопов
Table 1. Short characteristics of studied biotopes

Название биотопа	Место-нахождение биотопа	Доминирующие виды растений	Субдоминанты и другие характерные виды растений	Средняя высота травостоя, см	Общее проективное покрытие, %	Условия увлажнения	Условия засоленности почвы
Сарсазановое сообщество	южный берег озера Баскунчак	<i>Halocnemum strobilaceum</i>	—	25	40	КФ, МФ	ГФБ
Сообщество однолетних солянок □	южный берег озера Баскунчак	<i>Salicornia perennans</i>	<i>Suaeda prostrata</i> , местами <i>Aster tripolium</i> и <i>Puccinellia</i> sp.	30	50	ГФ, МФ	ГФБ
Сообщество полыни сантонинной	дно балки близ юго-западного угла озера Баскунчак	<i>Artemisia santonica</i>	<i>Petrosimonia oppositifolia</i> , <i>Limonium suffruticosum</i> , <i>L. tomentellum</i> , местами <i>Phragmites australis</i> и <i>Elytrigia repens</i>	60	50	МФ	УГФБ
Разреженные заросли тростника □□	дно Кордонной балки ниже плотины	<i>Phragmites australis</i>	<i>Puccinellia</i> sp., <i>Juncus</i> sp., <i>Limonium tomentellum</i>	70	60	ГФ	УГФБ
Солодково-вейниковый луг	близ Красного озера в урочище Шарбулак	<i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Glycyrrhiza glabra</i>	<i>Elytrigia repens</i> , <i>Poa angustifolia</i> местами <i>Limonium tomentellum</i>	70	80	МФ	СГФБ
Пырейный луг	урочище Лиман Долбан, около 7 км СЗ горы Большое Богдо	<i>Elytrigia repens</i>	—	40	70	МФ	НГФ
Лесополоса из тамарикса	около 1 км севернее Кордонной балки	<i>Tamarix ramosissima</i> , <i>Agropyron fragile</i> в травяном ярусе	<i>Elaeagnus angustifolia</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , местами <i>Phragmites australis</i> , <i>Poa bulbosa</i> и <i>Artemisia lerchiana</i>	40	40	МКФ	НГФ
Участок псаммофитной полупустынно-степной растительности	левый склон и дно Суриковской балки выше «каньона»	<i>Artemisia lerchiana</i> , <i>Euphorbia seguieriana</i>	<i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Artemisia arenaria</i> , <i>A. abrotanum</i> и <i>A. absinthium</i> , местами <i>Leymus racemosus</i> , <i>Salvia tesquicola</i> , <i>Centaurea arenaria</i> и <i>Onopordum acanthium</i>	50	40	КФ	НГФ
Гребневидно-житняковое сообщество	близ юго-восточного подножья горы Большое Богдо	<i>Agropyron cristatum</i>	местами <i>Artemisia lerchiana</i> и <i>Limonium sareptanum</i>	40	50	МКФ	НГФ
Тырсовое сообщество	между горой Большое Богдо и участком «Зеленый сад»	<i>Stipa capillata</i>	<i>Poa bulbosa</i> , местами <i>Artemisia lerchiana</i>	60	40	КФ	НГФ

Таблица 1. Продолжение
Table 1. Continue

Название биотопа	Место-нахождение биотопа	Доминирующие виды растений	Субдоминанты и другие характерные виды растений	Средняя высота травостоя, см	Общее проективное покрытие, %	Условия увлажнения	Условия засоленности почвы
Эркеково-белопольное сообщество	юго-восточный склон горы Большое Богдо	<i>Agropyron fragile</i> , <i>Artemisia lerchiana</i>	<i>Stipa capillata</i>	50	40	КФ	НГФ
Мятликово-белопольное сообщество	между лесополосой из тамарикса и Кордонной балкой	<i>Artemisia lerchiana</i>	<i>Poa bulbosa</i>	20	20	КФ	НГФ
Чернопольное сообщество	близ юго-восточного подножья горы Большое Богдо	<i>Artemisia pauciflora</i>	местами <i>Agropyron cristatum</i>	25	20	КФ	СГФБ
Итсегековое сообщество	севернее Кордонной балки близ береговой террасы озера Баскунчак	<i>Anabasis aphylla</i>	—	40	5	КФ	СГФБ
Участок незакрепленного песка	близ левого склона Суриковской балки	—	—	—	< 1	КФ	НГФ

Примечания. Условия увлажнения в биотопах: ГФ — гигрофитные биотопы с максимальным увлажнением почвы; МФ — мезофитные биотопы с умеренным увлажнением почвы; МКФ — мезоксерофитные биотопы; КФ — ксерофитные биотопы с минимальным увлажнением почвы. Условия засоленности почвы в биотопах: ГФБ — галофитные биотопы с самой высокой степенью засоленности почвы, занимающие сильные солончаки; УГФБ — умеренно-галофитные биотопы с умеренной степенью засоленности почвы, занимающие слабые солончаки; СГФБ — слабо-галофитные биотопы, занимающие солонцеватые почвы; НГБ — негалофитные биотопы с почти незасоленной или совсем незасоленной почвой.

* В сообществе однолетних солянок высота травостоя меняется от 10 см на занимающих меньшую площадь более сухих участках до 30–40 см на сильно увлажнённых участках, общее проективное покрытие составляет около 10% на сухих участках и до 80% на сильно увлажнённых.

** Разреженные заросли тростника отличаются от монодоминантных зарослей тростника меньшим увлажнением, меньшей густотой и высотой тростникового травостоя, наличием субдоминантов, из которых *Puccinellia dolicholepis* и *Limonium tomentellum* растут на более засоленных, а *Juncus* sp. на слабее засоленных участках. Этот биотоп был подвержен выпасу скота в отличие от монодоминантных зарослей тростника, поэтому высота травостоя здесь менялась от 100 см и выше до 20 см на отдельных пятнах. Общее проективное покрытие составляло от 30–40% на занимающих меньшую площадь более сухих участках до 80% на хорошо увлажнённых.

Remarks. Humidity condition of biotopes: ГФ — hygrophytic biotopes; МФ — mesophytic biotopes; МКФ — mesoxerophytic biotopes; КФ — xerophytic biotopes. Salification condition of biotopes: ГФБ — halophytic biotopes with strong salification; УГФБ — halophytic biotopes with moderate salification; СГФБ — halophytic biotopes with weak salification; НГБ — nonhalophytic biotopes.

чища Шарбулак расположено небольшое Красное озеро, обычно пересыхающее к середине лета. В середине прошлого века крупные балки, впадающие в озеро Баскунчак, были перекрыты дамбами. В результате в средней части Кордонной балки образовалось постоянное пресное озеро Кордонное, подпитываемое тальми водами и родниками. Грунтовые воды залегают на глубине 10–15 м и глубже.

В районе исследований преобладают светло-каштановые и бурые почвы. В лиманах получают развитие влажнолуговые почвы полупустынь, а в запади-

нах — лугово-каштановые почвы. Солонцы занимают сравнительно небольшие площади. Напротив, солончаки покрывают значительные площади по берегам озера Баскунчак. В целом для почвенного покрова характерна чрезвычайная пестрота (комплексность): разные типы почв неоднократно сменяют друг друга на коротких расстояниях. Это обусловлено неровностями рельефа, особенностями залегания и качеством грунтовых вод, различиями в составе материнских пород и пятнистостью растительного покрова.

Растительный покров также характеризуется ярко выраженной комплексностью, соответствующей мозаичности почвенного покрова. При этом смена разных типов растительных сообществ идёт как по градиентам увлажнения и засолённости почвы, так и в зависимости от её механического состава. Общую комплексность почвенно-растительного покрова заметно усиливает роющая деятельность сусликов. При этом, местами сусликовины образуют особый бугорковый микрорельеф.

Состав флоры окрестностей озера Баскунчак, по-видимому, выявлен довольно полно [Лактионов и др., 2008]. Однако, в геоботаническом отношении эта территория до сих пор слабо изучена. Известные нам работы посвящены главным образом растительности солончаков Баскунчакской котловины [Арцымович, 1911; Келлер, 1940]. Поэтому, характеризуя растительность района наших исследований, мы опираемся на сведения, приведённые в работе Лактионова с соавторами [2008], а также на результаты собственных наблюдений и общие сведения о растительности полупустынь Прикаспия, содержащиеся в сводках «Юго-Восток Европейской части СССР» [1971] и «Растительность европейской части СССР» [1980].

Внутренний пояс растительности по берегу озера Баскунчак образуют сообщества сарсазана и однолетних солянок. Наиболее значительные по площади сарсазанники расположены вдоль северо-восточного берега озера, например, в урочище Карауз. Сарсазан (*Halocnemum strobilaceum*) формирует характерные разрастания в виде плотных круговин до 4 м в диаметре, которые местами расположены непосредственно у основания обрывистых склонов, поднимающихся на 5–10 м над уровнем озера. Благодаря этому следующий пояс растительности, занимающий прилежащую к склонам часть берега и образованный в основном ассоциациями полыни сантонинной (*Artemisia santonica*), а также зарослями тростника (*Phragmites australis*) и участками с доминированием солодки голой (*Glycyrrhiza glabra*), местами разорван сообществом сарсазана. Этому соответствует и характер растительности самих склонов: в местах контакта с сарсазаном они покрыты обычно зарослями сведы вздутоплодной (*Suaeda physophora*) и терескена (*Krascheninnikovia ceratoides*), а на остальных участках полынными и злаково-пыльняными ассоциациями с участием терескена и, реже, ассоциациями с участием солодки.

Большую площадь почти плоской низменной равнины покрывают мятликово-белопопынные и житняково-белопопынные сообщества. Их однородный растительный покров местами нарушают сусликовины и неглубокие, диаметром до нескольких метров и более, западины. В западинах лучшее развитие получает мятлик луковичный (*Poa bulbosa*), житняки (*Agropyron* spp.), ковыль волосатик, или тырса (*Stipa capillata*) и другие дерновинные злаки. На глинистой солонцеватой почве сусликовин обычно растут кусты итсегека (*Anabasis aphylla*) и дру-

гих солянок, хорошо выделяющиеся на общем фоне своим тёмно-зелёным цветом. Самостоятельные сообщества итсегек иногда образует на ближайших к озеру участках, которые часто контактируют с ассоциациями сведы вздутоплодной.

Крупные западины занимают сообщества житняка гребневидного (*A. cristatum*), а солонцы — сообщества чёрной полыни (*A. pauciflora*). Близ южного подножья горы Богдо значительные площади занимают ассоциации ромашника (*Tanacetum achilleifolium*). Южнее между горой Богдо и участком «Зелёный Сад» большие площади покрывают тырсовые сообщества. Песчаные почвы в окрестностях горы Богдо покрыты псаммофитными растительными группировками с преобладанием житняка ломкого, или эркека (*A. fragile*), молочая Сегье (*Euphorbia seguieriana*), песчаной (*A. arenaria*) и белой (*A. lerschiana*) полыней. Сообщества песчаной полыни доминируют в бугристых песках Шкили.

Пологие склоны и подножье горы Богдо покрыты главным образом злаково-белопопынными ассоциациями с участием житняков, тырсы и, местами, типчака (*Festuca valesiaca*). На её крутых западных и южных склонах преобладают эркеково-белопопынные сообщества. Здесь же значительные площади занимают выходы красных пермских глин и практически лишённые растительности каменные участки. Последние преобладают и на вершине Богдо.

Дно крупных лиманов занимают пырейные луга, в понижениях меньшей площади с хорошим увлажнением обычны вейниково-разнотравные и солодково-вейниковые луга (например, близ Красного озера в урочище Шарбулак). К участкам подобной мезофитной растительности нередко примыкают заросли верблюжей колючки (*Alhagi pseudalhagi*). На дне пересыхающих пресных водоёмов часто образуют заросли полынь высокая (*A. abrotanum*). Днища оврагов и балок, сходящихся к озеру Баскунчак, в зависимости от размера, степени увлажнения и характера почв покрыты зарослями тростника, луговинами с участием бескильницы (*Puccinellia* sp.), пырея ползучего (*Elytrigia repens*), вейника наземного (*Calamagrostis epigeios*) и др., ассоциациями сантонинной полыни, злаково-белопопынными сообществами или псаммофитной растительностью.

Местами в балках и карстовых воронках получает развитие разнотравно-злаковая растительность степного типа, характерными элементами которой являются зопники (*Phlomis tuberosa*, *Ph. pungens*), шалфей остепненный (*Salvia tesquicola*), подмаренники (*Galium* spp.), лапчатки (*Potentilla* spp.) и другие степные виды.

Древесная растительность развита главным образом в балках и понижениях, особенно хорошо вблизи водоёмов, и образована тополями (*Populus alba*, *P. nigra*), ивой белой (*Salix alba*), вязами (*Ulmus pumila*, *U. campestris*), грушей лесной (*Pyrus pyrastrer*), клёном американским (*Acer negundo*), белой акацией (*Robinia pseudoacacia*) и лохами (*Elaeagnus* spp.). Кустарниковый ярус образуют жимолость татарская

(*Lonicera tatarica*), клён татарский (*A. tataricum*), боярышник сомнительный (*Crataegus ambigua*), смородина золотистая (*Ribes aureum*), тёрн (*Prunus spinosa*), шиповники (*Rosa* spp.), карагана древовидная (*Caragana arborescens*) и др. На плакорных участках южнее Кордонной балки имеются заросли чингиля (*Halimodendron halodendron*), а севернее — лесополосы из тамарикса (*Tamarix ramosissima*) и лоха. На песчаных почвах обычны тамарикс и джужгун (*Calligonum aphyllum*). В Суриковской балке сохранились заброшенные плодовые сады из яблони (*Malus domestica*), вишни (*Cerasus vulgaris*), груши и др.

История изучения фауны саранчовых окрестностей озера Баскунчак

Первые сведения о составе фауны саранчовых в окрестностях озера Баскунчак и горы Богдо содержит работа Киттары [Kittary, 1849], который посетил этот район в 1846 г. Для междуречья Волги и Урала этот автор указывает более 30 видов саранчовых, в том числе 14 видов — непосредственно для окрестностей горы Богдо (табл. 2). Однако, половина из них, а именно: *Podisma pedestris* (Linnaeus, 1758), *Psophus stridulus* (Linnaeus, 1758), *Bryodemus tuberculatum* (Fabricius, 1775), *Euthystira brachyptera* (Ocskay, 1826), *Aeropus sibiricus* (Linnaeus, 1767), *Glyptobothrus pullus* (Philippi, 1830) и *Stenobothrus lineatus* (Panzer, 1796) — не были обнаружены здесь последующими исследователями. По этой причине Предтеченский [1928] счёл эти данные Киттары сомнительными, в том числе «несомненно ошибочным» указание *P. stridulus* для окрестностей горы Богдо.

Работа Эверсмана [Eversmann, 1859] содержит список всех саранчовых, найденных к тому времени на территории восточнее Средней и Нижней Волги и южнее предгорий Урала. Однако, для большинства видов этот автор приводит лишь сведения об общем распространении и не указывает ни одного из них непосредственно для окрестностей Баскунчака. Вместе с тем, Эверсманн располагал определённым материалом из этого района, о чём свидетельствует наличие в его коллекции, хранящейся в настоящее время в Зоологическом институте РАН, экземпляров *Acrida oxyccephala* (Pallas, 1771), *Ramburiella turcomana* (Fischer-Waldheim, 1833) и др., имеющих этикетку «Bogdo».

В статье, посвящённой описанию своей поездки в Нижнее Заволжье, Беккер [Becker, 1866] дополняет данные Киттары, указывая ещё несколько видов для окрестностей горы Богдо. Иконников [Иконников, 1911] на основе собственных материалов и сборов А.Н. Харузина и К.А. Сатунина приводит для окрестностей Баскунчака 8 видов саранчовых. Позже фауну саранчовых всего Нижнего Поволжья весьма детально исследовал Предтеченский [1928], который для интересующего нас района указал 20 видов и охарактеризовал акридоценозы нескольких типов биотопов.

Таким образом, к началу наших исследований для окрестностей озера Баскунчак было указано 37 видов Acridoidea (табл. 2).

Аннотированный список саранчовых окрестностей озера Баскунчак

В список включены краткие экологические характеристики видов: сведения о фенологии имаго и биотопической приуроченности саранчовых в окрестностях озера Баскунчак. Данные о фенологии имаго приведены с учётом наших наблюдений и в других районах полупустынной зоны Нижнего Поволжья [Савицкий, 2002а, 2009]. При перечислении изученного материала отдельные сборы были объединены подекадно. Сведения о жизненной форме вида, степени и типе его пищевой специализации отражены в табл. 2.

Семейство Pyrgomorphidae

Подсемейство Pyrgomorphae

Pyrgomorpha bispinosa Walker, 1870

МАТЕРИАЛ. 20.V.2010, 5 ♂♂, 5 ♀♀; 29.VI.2010, 3 ♀♀.

Обычен на солончаковом лугу близ берега озера Карасун. Одна самка поймана также в сарсазаннике близ берега Горькой речки.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с начала мая до середины июля.

Семейство Pamphagidae

Подсемейство Thrinchinae

Asiotmethis muricatus (Pallas, 1771)

МАТЕРИАЛ. 15–20.VII.1995, 4 ♀♀; 24.VII.1995, 2 ♀♀; 1.VIII.1995, 1 ♀; 30.VI.1996, 2 ♂♂, 1 ♀; 2–5.VII.1996, 6 ♂♂, 5 ♀♀; 25.VII.1996, 2 ♂♂, 2 ♀♀; 23–29.VI.2010, 5 ♂♂, 5 ♀♀.

Встречается исключительно в ксерофитных биотопах, при этом наиболее обычен в сообществах чернополюнной и белополюнной формаций, где предпочитает глинистые участки с разреженной растительностью, например, сусликовины и окружающую их территорию.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с начала июня, в августе встречаются единичные самки, обнаруженные нами в это время только на склонах горы Богдо.

Семейство Catantopidae

Подсемейство Dericorythinae

Dericorys tibialis (Pallas, 1773)

МАТЕРИАЛ. 15–20.VII.1995, 9 ♂♂, 1 ♀; 21–28.VII.1995, 1 ♂, 1 ♀; 30.VI.1996, 15 ♂♂, 3 ♀♀; 2–7.VII.1996, 30 ♂♂, 30 ♀♀; 25.VII.1996, 3 ♂♂; 23–29.VI.2010, 11 ♂♂, 9 ♀♀.

Обычен в сообществах с доминированием или участием *Anabasis aphylla* (в том числе и на вершине горы Богдо), а также в сарсазанниках урочища Карауз и по берегам озера Баскунчак и Горькой речки. Реже встречается в зарослях *Suaeda physophora*.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго со второй декады июня, в конце июля и начале августа встречаются единично.

Подсемейство Egnatiinae

Egnatius apicalis Stal, 1876

МАТЕРИАЛ. 13–19.VII.1995, 14 ♂♂, 7 ♀♀; 23–31.VII.1995, 30 ♂♂, 55 ♀♀; 30.VI.1996, 5 ♂♂, 6 ♀♀; 3–4.VII.1996, 4 ♀♀; 23–27.VI.2010, 2 ♂♂.

Таблица 2. Данные разных авторов о составе фауны саранчовых окрестностей озера Баскунчак и краткие экологические характеристики видов
 Table 2. Data of various authors about fauna of grasshoppers of environs of the lake Baskunchak and short ecological characteristics of species

Вид	Источник данных о составе фауны					Экологическая характеристика вида		
	Кittary, 1849	Becker, 1866	Иконников, 1911	Предтеченский, 1928	Наши данные	Жизненная форма	Степень пищевой специализации	Тип пищевой специализации
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Pyrgomorpha bispinosa</i>					+	ФХБ	ПЛФ	РТ
<i>Asiotmethis muricatus</i>		+		+	+	ОГФ	шОЛФ	ЗЛПЛ
<i>Dericorys tibialis</i>					+	ТБ	уОЛФ	СЛ
<i>Egnatius apicalis</i>					+	МТБ	МНФ	ПЛ
<i>Podisma pedestris</i>	+					ТХБ	ПЛФ	РТДК
<i>Calliptamus italicus</i>		+		+	+	ФХБ	ПЛФ	РТ
<i>Calliptamus barbarus</i>					+	ФХБ	ПЛФ	РТ
<i>Calliptamus coelesyriensis</i>					+	ФХБ	шОЛФ	ПЛСЛ
<i>Heteracris pterosticha</i>					+	ТБ	?ПЛФ	?РТ
<i>Heteracris adspersa</i>					+	ТБ	уОЛФ	СЛ
<i>Acrida oxycephala</i>	+			+	+	ОЗХБ	уОЛФ	ОБЗЛ
<i>Duroniella carinata</i>					+	ЗХБ	?уОЛФ	?ГМЗЛ
<i>Stethophyma grossum</i>					+	ОЗХБ	уОЛФ	ОСЗЛ
<i>Mecostethus alliaceus</i>				+		ЗХБ	уОЛФ	ГМЗЛ
<i>Epacromius pulverulentus</i>	+				+	ФХБ	?ПЛФ	?РТЗЛ
<i>Epacromius tergestinus</i>	+			+	+	ФХБ	ПЛФ	РТЗЛ
<i>Aiolopus thalassinus</i>			+	+	+	ФХБ	?шОЛФ	ЗЛРТ
<i>Locusta migratoria</i>		+			+	ЗХБ	шОЛФ	ЗЛОС
<i>Oedaleus decorus</i>			+	+	+	ПГФ	уОЛФ	ОБЗЛ
<i>Psophus stridulus</i>	+					ПГФ	ПЛФ	РТ
<i>Pyrgoderma armata</i>					+	ОГФ	?уОЛФ	?ОБЗЛ
<i>Celes variabilis</i>	+				+	ОГФ	ПЛФ	РТЗЛ
<i>Mioscirtus wagneri</i>				+	+	ОГФ	?уОЛФ	СЛ
<i>Oedipoda caerulescens</i>	+				+	ОГФ	ПЛФ	РТЗЛ
<i>Oedipoda miniata</i>			+		+	ОГФ	ПЛФ	РТЗЛ
<i>Bryodema tuberculatum</i>	+					ОГФ	ПЛФ	РТ
<i>Sphingonotus halocnemi</i>					+	?МТБ	уОЛФ	СЛ
<i>Sphingonotus coerulipes</i>	+		+		+	ОГФ	?ПЛФ	?РТЗЛ
<i>Sphingonotus rubescens</i>					+	ОГФ	ПЛФ	РТЗЛ
<i>Sphingonotus eurasius</i>				+	+	ОГФ	?ПЛФ	?РТ
<i>Sphingonotus salinus</i>					+	ОГФ	шОЛФ	ПЛСЛ
<i>Sphingoderus carinatus</i>				+	+	ОГФ	ПЛФ	РТ
<i>Euthystira brachyptera</i>	+					СПХБ	уОЛФ	ГМЗЛ
<i>Pararcyptera microptera</i>					+	ЗХБ	уОЛФ	ОБЗЛ
<i>Ramburiella turcomana</i>	+	+	+		+	ЗХБ	уОЛФ	ОБЗЛ
<i>Ramburiella bolivari</i>				+	+	ЗХБ	МНФ	КСЗЛ
<i>Doclostaurus brevicollis</i>					+	ФХБ	шОЛФ	ЗЛПЛ
<i>Doclostaurus tartarus</i>					+	ФХБ	ПЛФ	ЗЛПЛ
<i>Doclostaurus kraussi</i>				+	+	ФХБ	уОЛФ	ЗЛПЛ
<i>Doclostaurus albicornis</i>				+	+	ФХБ	уОЛФ	ЗЛПЛ

Таблица 2. Продолжение
Table 2. Continue

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Eremippus simplex</i>			+			МТБ	уОЛФ	ПЛСЛ
<i>Eremippus miramae</i>				+	+	МТБ	МНФ	ПЛ
<i>Eremippus costatus</i>				+	+	МТБ	МНФ	ПЛ
<i>Aeropus sibiricus</i>	+					?ФХБ	шОЛФ	ЗЛРТ
<i>Aeropedellus volgensis</i>					+	ЗХБ	?уОЛФ	?КСЗЛ
<i>Glyptobothrus maritimus</i>				+	+	ЗХБ	шОЛФ	ЗЛРТ
<i>Glyptobothrus mollis</i>					+	ЗХБ	уОЛФ	ОБЗЛ
<i>Glyptobothrus macrocerus</i>					+	ЗХБ	шОЛФ	ЗЛРТ
<i>Glyptobothrus pullus</i>	+					ЗХБ	?шОЛФ	?ЗЛРТ
<i>Glyptobothrus parallelus</i>					+	ЗХБ	шОЛФ	ЗЛОС
<i>Chorthippus karelini</i>				+	+	ЗХБ	уОЛФ	ГМЗЛ
<i>Chorthippus dichrous</i>				+	+	ЗХБ	шОЛФ	ЗЛОС
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>				+	+	ЗХБ	уОЛФ	ОБЗЛ
<i>Myrmeleotettix antennatus</i>			+		+	ЗХБ	?уОЛФ	?ОБЗЛ
<i>Myrmeleotettix pallidus</i>			+			ЗХБ	уОЛФ	КСЗЛ
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>					+	ЗХБ	уОЛФ	ОБЗЛ
<i>Omocestus petraeus</i>				+	+	ЗХБ	?уОЛФ	?КСЗЛ
<i>Stenobothrus lineatus</i>	+					ЗХБ	уОЛФ	КСЗЛ
<i>Stenobothrus fischeri</i>					+	ЗХБ	уОЛФ	КСЗЛ
<i>Stenobothrus eurasius</i>					+	ЗХБ	уОЛФ	КСЗЛ
Всего видов	14	4	8	20	50			
	37							
	60							

Примечания. **Типы жизненных форм:** ТБ — тамнобионт, МТБ — микротамнобионт, ЗХБ — злаковый хортобионт, ОБЗЛ — осоково-злаковый хортобионт, СПХБ — специализированный хортобионт, ТХБ — травоядный хортобионт, ФХБ — факультативный хортобионт, ОГФ — открытый геофил, ПГФ — подпокровный геофил, ПСБ — псаммобионт. **Степень пищевой специализации:** МНФ — монофаг, уОЛФ — узкий олигофаг, шОЛФ — широкий олигофаг, ПЛФ — полифаг. **Типы пищевой специализации:** ОСЗЛ — осоково-злаковый, ЗЛОС — злаково-осоковый, ГМЗЛ — гигромезофитно-злаковый, ОБЗЛ — общезлаковый, КСЗЛ — ксерофитно-злаковый, ЗЛРТ — злаково-разнотравный, ЗЛПЛ — злаково-пыльный, ПЛ — пыльный, ПЛСЛ — пыльно-солянковый, СЛ — солянковый, РТЗЛ — разнотравно-злаковый (злакоядные полифаги), РТ — разнотравный (незлакоядные полифаги), РТДК — разнотравно-древесно-кустарниковый.

Remarks. **Types of life-forms:** ТБ — thamnobiонт, МТБ — microthamnobiонт, ЗХБ — gramineous hortobiонт, ОБЗЛ — sedge-gramineous hortobiонт, СПХБ — specialized hortobiонт, ТХБ — forbyvorous hortobiонт, ФХБ — facultative hortobiонт, ОГФ — open geobiонт, ПГФ — underherbage geobiонт, ПСБ — psammobiонт. **Degree of food specialization:** МНФ — monophagous, уОЛФ — systematic oligophagous, шОЛФ — wide oligophagous, ПЛФ — polyphagous. **Types of food specialization:** ОСЗЛ — sedge-graminivorous, ЗЛОС — graminivorous, ГМЗЛ — hygromesophytic-graminivorous, ОБЗЛ — general graminivorous, КСЗЛ — xerophytic-graminivorous, ЗЛРТ — graminivorous-forbyvorous, ЗЛПЛ — graminivorous-sagebrushvorous, ПЛ — sagebrushvorous, ПЛСЛ — sagebrush-saltwortvorous, СЛ — saltwortvorous, РТЗЛ — forby-graminivorous (graminivorous polyphagous), РТ — forbyvorous (nongraminivorous polyphagous), РТДК — forby-arborivorous.

Один из доминирующих видов саранчовых в мятликово-белопольном сообществе, где был обычен и на участках, подверженных сильному перевыпасу. Единично встречался в чернополынных.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго со второй половины июня до осени.

Подсемейство Calliptaminae

Calliptamus italicus (Linnaeus, 1758)

МАТЕРИАЛ. 13–19.VII.1995, 7 ♂♂, 8 ♀♀; 26–31.VII.1995, 43 ♂♂, 20 ♀♀; 1–7.VIII.1995, 36 ♂♂, 16 ♀♀; 30.VI.1996, 2 ♂♂; 6.VII.1996, 5 ♂♂, 3 ♀♀; 25.VII.1996, 1 ♂; 23–27.VI.2010, 3 ♂♂, 2 ♀♀.

Отмечен почти во всех биотопах. Предпочитает часть более мезофитных сообществ (разнотравно-пыльные, пырейные луга лиманов, заросли полыни равнинной (*Artemisia campestris*)), а также ксерофитные сообщества с преобладанием злаков (пустынно-житняковое, тырсовое), заросли верблюжей колючки и наименее подверженные выпасу участки белополынных. Избегает гало-

фитные сообщества и ксерофитные биотопы с сильно разреженным травостоем.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с конца июня до осени.

Calliptamus barbarus (Costa, 1836)

МАТЕРИАЛ. 13–20.VII.1995, 22 ♂♂, 7 ♀♀; 26–31.VII.1995, 18 ♂♂, 22 ♀♀; 1–7.VIII.1995, 53 ♂♂, 32 ♀♀; 6.VII.1996, 1 ♀; 25.VII.1996, 1 ♂; 23–27.VI.2010, 1 ♂.

Как и *C. italicus* отмечен почти во всех биотопах, но в целом предпочитает более ксерофитные местообитания и чаще встречается на солончаках и на закреплённых песках в ассоциациях *Artemisia arenaria*.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с конца июня или начала июля до осени.

Calliptamus coelesyriensis (Giglio-Toss, 1893)

МАТЕРИАЛ. 17–19.VII.1995, 9 ♂♂, 13 ♀♀; 21–31.VII.1995, 2 ♀♀; 1–7.VIII.1995, 8 ♂♂, 2 ♀♀; 30.VI.1996, 2 ♂♂, 5 ♀♀; 2–7.VII.1996, 2 ♂♂, 3 ♀♀; 25.VII.1996, 3 ♂♂, 3 ♀♀; 23–27.VI.2010, 4 ♂♂, 4 ♀♀.

Обычен на склонах и в окрестностях горы Богдо, где встречается только на ксерофитных участках с глинистой или каменисто-глинистой почвой и разреженной растительностью в ассоциациях чернопопынной, белопопынной и тырсовой формаций.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с конца июня до осени.

Подсемейство *Euprepocnemidinae*

Heteracris pterosticha (Fischer-Waldheim, 1833)

МАТЕРИАЛ. 19.VII.1995, 2 ♀♀; 25–29.VII.1995, 41 ♂♂, 13 ♀♀; 4–7.VIII.1995, 14 ♂♂, 2 ♀♀; 25.VII.1996, 2 ♂♂; 23–27.VI.2010, 2 ♂♂.

Обычен в различных сообществах с участием *Glycyrrhiza glabra* (солодково-вейниковый луг и др.), также встречается в зарослях верблюжей колючки.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с середины июля до осени. Нахождение двух неокрепших самцов в конце июня на границе зарослей солодки и злаковника близ берега озера Баскунчак имеет случайный характер. По-видимому, столь раннее окрыление отдельных особей *H. pterosticha* было обусловлено особенно благоприятными условиями для развития его личинок в некоторых местообитаниях ранней весной 2010 года. Отметим, что гораздо южнее в окрестностях станции Басинская имаго этого позднелетнего вида в начале июля этого же года ещё не появились.

Heteracris adpersa (Redtenbacher, 1889)

МАТЕРИАЛ. 3–4.VIII.1995, 17 ♂♂, 16 ♀♀.

Найден нами только вблизи берега озера Баскунчак в сообществе полыни сантонинной, где держался преимущественно на стеблях петросимонии супротивнолистной (*Petrosimonia oppositifolia*).

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с конца июля до осени.

Семейство *Acrididae*

Подсемейство *Acridinae*

Acrida oxycephala (Pallas, 1771)

МАТЕРИАЛ. 21–28.VII.1995, 50 ♂♂, 26 ♀♀; 3–4.VIII.1995, 15 ♂♂, 5 ♀♀.

Приурочен к солончаковым лугам, разреженным зарослям тростника, участкам злаково-разнотравной растительности западин, балок и оврагов.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго со второй половины июля до осени.

Duroniella carinata Mistshenko, 1951

МАТЕРИАЛ. 17.V.2010, 2 ♂♂, 1 ♀.

Найден нами только близ устья Кордонной балки в слабо- и умеренно-галофитных злаковниках, примыкающих к сильным солончакам на берегу озера Баскунчак.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с начала мая и, вероятно, до начала июля.

Подсемейство *Oedipodinae*

Stethophyma grossum (Linnaeus, 1758)

МАТЕРИАЛ. 25.VII.1996, 1 ♀.

Самка этого вида была поймана среди разреженных зарослей тростника в хорошо увлажнённой балке.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с середины июля до осени.

Epacromius pulverulentus (Fischer-Waldheim, 1846)

МАТЕРИАЛ. 19.VII.1995, 2 ♀♀; 28.VII.1995, 1 ♀; 3–5.VIII.1995, 4 ♂♂.

Редко или единично встречается на слабых солончаках, в увлажнённых балках и на вейниковых лугах.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с середины июля до конца сентября.

Epacromius tergestinus (Charpentier, 1825)

МАТЕРИАЛ. 19–20.VII.1995, 5 ♂♂, 7 ♀♀; 26–31.VII.1995, 5 ♂♂, 3 ♀♀; 3.VIII.1995, 12 ♂♂, 4 ♀♀; 30.VI.1996, 1 ♂, 1 ♀; 3.VII.1996, 1 ♂, 1 ♀; 25.VII.1996, 1 ♀; 29.VI.2010, 1 ♀.

По сравнению с *E. pulverulentus* предпочитает участки с более разреженной луговой растительностью, населяет не только слабые, но и сильные хорошо увлажнённые солончаки по берегу озера, где обычен в сообществе однолетних солянок.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с середины июня до начала ноября.

Aiolopus thalassinus (Fabricius, 1781)

МАТЕРИАЛ. 15–19.VII.1995, 2 ♂♂, 2 ♀♀; 26–30.VII.1995, 9 ♂♂, 3 ♀♀; 3–7.VIII.1995, 14 ♂♂, 15 ♀♀; 25.VII.1996, 1 ♂.

Населяет почти все типы галофитных и мезофитных биотопов, наиболее обычен в сообществе однолетних солянок.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с начала или середины июля до конца октября.

Locusta migratoria Linnaeus, 1758

МАТЕРИАЛ. 21.VII.1995, 5 ♂♂, 2 ♀♀; 27.VII.1996, 1 ♀; 23–27.VI.2010, 1 ♂.

Населяет заросли тростника и граничащие с ними участки луговой растительности, откуда иногда залетает и в близлежащие биотопы.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с конца июня до начала октября.

Oedaleus decorus (Germar, 1817)

МАТЕРИАЛ. 13–19.VII.1995, 6 ♂♂, 9 ♀♀; 21–31.VII.1995, 13 ♂♂, 11 ♀♀; 1–7.VIII.1995, 15 ♂♂, 8 ♀♀; 30.VII.1996, 1 ♂; 2–7.VII.1996, 11 ♂♂, 13 ♀♀; 23–27.VI.2010, 1 ♂♂, 2 ♀♀.

Предпочитает биотопы с преобладанием дерновинных злаков и нередок на лиманных лугах, также встречается на участках с псаммофитной растительностью.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с конца июня до осени.

Pyrgoderma armata Fischer-Waldheim, 1846

МАТЕРИАЛ. 2.VII.1996, 1 ♂, 1 ♀; 23–29.VI.2010, 2 ♀♀.

Найден нами только на склонах горы Богдо и близ озера Карасун.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с начала июня до конца июля.

Celes variabilis (Pallas, 1774)

МАТЕРИАЛ. 1.VII.1996, 1 ♂; 23–27.VI.2010, 6 ♂♂, 3 ♀♀.

Обычен, но немногочислен, в полынно-злаковых ассоциациях на склонах и в окрестностях горы Богдо.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с начала июня и, вероятно, до середины июля.

Mioscirtus wagneri (Kittary, 1849)

МАТЕРИАЛ. 13–20.VII.1995, 20 ♂♂, 5 ♀♀; 26–30.VII.1995, 82 ♂♂, 63 ♀♀; 3–4.VII.1995, 67 ♂♂, 42 ♀♀; 23–27.VI.2010, 4 ♂♂.

Населяет исключительно галофитные биотопы, при этом предпочитает более мезофитные или гигрофитные местообитания, а в ксерофитных ассоциациях *Anabasis aphylla* встречается единично. На сильных солончаках в сарсазановом сообществе и в ассоциациях однолетних солянок доминирует среди других саранчовых.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с конца июня до осени.

Oedipoda caerulescens (Linnaeus, 1758)

МАТЕРИАЛ. 13–19.VII.1995, 9 ♂♂, 6 ♀♀; 26–30.VII.1995, 9 ♂♂, 10 ♀♀; 4–5.VIII.1995, 8 ♂♂, 3 ♀♀; 6.VII.1996, 2 ♂♂, 1 ♀; 25.VII.1996, 1 ♀; 29.VI.2010, 1 ♂.

Населяет более или менее мезофитные биотопы (в том числе и рудеральные) с разреженным травостоем,

также встречается на слабых солончаках и участках с луговой растительностью. Обычен как на глинистых, так и на песчаных почвах.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с конца июня до середины октября.

Oedipoda miniata (Pallas, 1771)

МАТЕРИАЛ. 13–19.VII.1995, 3 ♂♂, 3 ♀♀; 23–28.VII.1995, 25 ♂♂, 43 ♀♀; 1–5.VIII.1995, 5 ♂♂, 8 ♀♀; 30.VI.1996, 1 ♂, 1 ♀; 3–6.VII.1996, 1 ♂, 6 ♀♀; 23–29.VI.2010, 3 ♂♂, 2 ♀.

Предпочитает ксерофитные биотопы с разреженной растительностью: обычен в итсегековом и мятликово-белопопынном сообществах, а также в ассоциациях песчаной полыни. Вместе с *O. caerulescens* встречается и в умеренно-мезофитных биотопах.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго со второй половины июня до середины октября.

Sphingonotus halocnemi Uvarov, 1925

МАТЕРИАЛ. 28–29.VI.2010, 14 ♂♂, 12 ♀♀.

Найден нами только в сарсазанниках в урочище Карауз и на берегу Горькой речки. Держится преимущественно в кустах сарсазана.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго, по-видимому, с середины июня и, вероятно, до августа.

Sphingonotus coerulipes Uvarov, 1922

МАТЕРИАЛ. 13–19.VII.1995, 11 ♂♂, 6 ♀♀; 23–31.VII.1995, 70 ♂♂, 68 ♀♀; 1–4.VIII.1995, 23 ♂♂, 35 ♀♀; 3.VII.1996, 2 ♂♂; 25.VII.1996, 9 ♂♂, 4 ♀♀.

Предпочитает биотопы с сильно разреженной растительностью, в массе встречается на участках незакреплённых песков, часто на песчаных или пыльных дорогах.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с начала июля до осени.

Sphingonotus rubescens (Walker, 1870)

МАТЕРИАЛ. 25.VII.1996, 6 ♂♂, 2 ♀♀; 29.VI.2010, 12 ♂♂, 2 ♀♀.

Найден нами на вершине и склонах горы Богдо, где держался на участках с каменистой почвой и сильно разреженной растительностью, а также на берегу Горькой речки в сарсазаннике и прилегающим к нему полымникам, где держался преимущественно на участках, лишённых растительного покрова.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с конца июня до осени.

Sphingonotus eurasius Mistshenko, 1936

МАТЕРИАЛ. 13–19.VII.1995, 6 ♂♂, 6 ♀♀; 26–31.VII.1995, 14 ♂♂, 18 ♀♀; 25.VII.1996, 5 ♂♂, 2 ♀♀.

Населяет биотопы с сильно разреженной растительностью и глинистой, иногда солонцеватой почвой: мятликово-белопопынные сообщества, ассоциации *Anabasis aphylla* и чернопопынники.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с начала июля до осени.

Sphingonotus salinus (Pallas, 1773)

МАТЕРИАЛ. 26.VII.1995, 3 ♂♂; 2.VII.1996, 1 ♀; 28–29.VI.2010, 1 ♂, 2 ♀♀.

Найден нами в итсегековом сообществе в окрестностях Кордонной балки, в сарсазаннике в урочище Карауз и на пухлом солончаке близ берега Горькой речки. Держится на участках совсем или почти лишённых растительности.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с середины июня и, вероятно, до осени.

Sphingoderus carinatus (Saussure, 1888)

МАТЕРИАЛ. 19.VII.1995, 1 ♀.

Биотоп, где пойман единственный экземпляр этого вида, нами не был точно зафиксирован. Отметим, что на

всей территории Нижнего Поволжья этот вид населяет местообитания с разреженной растительностью на песчаных и супесчаных почвах.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с конца июня до осени.

Подсемейство Gomphocerinae

Pararcyptera microptera (Fischer-Waldheim, 1833)

МАТЕРИАЛ. 1–3.VII.1996, 1 ♂, 2 ♀♀; 14–18.V.2010, 11 ♂♂, 2 ♀♀; 23–27.VI.2010, 4 ♂♂, 1 ♀.

В мае встречается почти во всех биотопах со значительным участием злаков, в том числе и на солончаках и слабых солончаках. Позже держится преимущественно в более мезофитных биотопах, а в июле найден нами только в ассоциации житняка гребенчатого с густым травостоем и среди злаковой растительности в лесополосе из тамарикса.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с середины мая до середины июля.

Ramburiella turcomana (Fischer-Waldheim, 1833)

МАТЕРИАЛ. 19.VII.1995, 1 ♂, 1 ♀; 24.VII.1995, 5 ♂♂, 12 ♀♀; 5–7.VIII.1995, 1 ♂, 5 ♀♀; 2–7.VII.1996, 17 ♂♂, 11 ♀♀; 23–27.VI.2010, 3 ♂♂, 2 ♀♀.

Обычен на склонах и в окрестностях горы Богдо в сообществах *Agropyron fragile*, а также в псаммофитных местообитаниях с крупными дерновинами *Leymus racemosus*.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго со второй декады июня до конца августа.

Ramburiella bolivari (Kuthy, 1907)

МАТЕРИАЛ. 17–20.VII.1995, 4 ♂♂, 8 ♀♀; 24–25.VII.1995, 1 ♂, 7 ♀♀; 2–7.VIII.1995, 62 ♂♂, 92 ♀♀; 4.VII.1996, 2 ♂♂; 25–27.VII.1996, 1 ♂, 1 ♀; 23–27.VI.2010, 1 ♂.

Населяет ксерофитные биотопы с участием *Stipa capillata*. Особенно многочислен в ассоциациях тырсовой формации. Встречается и в небольших микрозападинах среди поленных сообществ, если растительный покров этих понижений включает *Stipa capillata*.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с конца июня до конца августа.

Dociostaurus brevicollis (Eversmann, 1848)

МАТЕРИАЛ. 15–20.VII.1995, 4 ♂♂, 2 ♀♀; 26–30.VII.1995, 21 ♂♂, 10 ♀♀; 30.VI.1996, 2 ♂♂, 2 ♀♀; 3–7.VII.1996, 6 ♂♂, 6 ♀♀; 25.VII.1996, 5 ♂♂, 3 ♀♀; 23–27.VI.2010, 1 ♂.

Предпочитает более мезофитные биотопы с хорошо развитым злаковым травостоем: западины, лиманы, умеренно увлажнённые, в том числе и солончаковые, луга.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго со второй декады июня до осени.

Dociostaurus tartarus (Stschelkanovzev, 1909)

МАТЕРИАЛ. 13–20.VII.1995, 14 ♂♂, 11 ♀♀; 22–31.VII.1995, 20 ♂♂, 20 ♀♀; 2–5.VIII.1995, 19 ♂♂, 11 ♀♀; 7.VII.1996, 2 ♂♂; 25.VII.1996, 3 ♂♂, 1 ♀; 23–27.VI.2010, 2 ♂♂.

По сравнению с *D. brevicollis* населяет более ксерофитные биотопы с супесчаными почвами, в том числе участки с псаммофитной растительностью, сообщества белой полыни и дерновинных злаков, но особенно многочислен в лесополосах из тамарикса.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с конца июня до осени.

Dociostaurus kraussi (Ingenitsky, 1897)

МАТЕРИАЛ. 30.VI.1996, 3 ♂♂, 3 ♀♀; 2–7.VII.1996, 12 ♂♂, 8 ♀♀; 18.V.2010, 1 ♂; 23–27.VI.2010, 2 ♂♂.

Обычен в мятликово-белопопынном сообществе, а также в ассоциациях чернопопынной и ромашниковой формаций, реже встречается на слабых солончаках. В июле держится преимущественно в микропонижениях с более развитым злаковым покровом.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с середины мая до конца июля.

Dociostaurus albicornis (Eversmann, 1848)

МАТЕРИАЛ. 13–20.VII.1995, 29 ♂♂, 14 ♀♀; 23–31.VII.1995, 64 ♂♂, 48 ♀♀; 1–7.VIII.1995, 27 ♂♂, 27 ♀♀; 30.VI.1996, 13 ♂♂, 7 ♀♀; 2–7.VII.1996, 9 ♂♂, 12 ♀♀; 27–28.VII.1996, 6 ♂♂, 4 ♀♀; 23–28.VI.2010, 4 ♂♂.

Предпочитает местообитания с преобладанием или значительным участием полыней на глинистых, часто солонцеватых почвах. Обычен в сообществах чернопопынной и белопопынной формаций и в граничащих с ними ассоциациях *Stipa capillata* и *Agropyron fragile*, реже встречается на солончаках.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с середины июня до осени.

Eremippus miramae Tarbinsky, 1927

МАТЕРИАЛ. 13–19.VII.1995, 46 ♂♂, 45 ♀♀; 23–31.VII.1995, 66 ♂♂, 41 ♀♀; 1–7.VIII.1995, 81 ♂♂, 30 ♀♀; 7.VII.1996, 1 ♂; 25–28.VII.1996, 3 ♂♂, 3 ♀♀; 23–27.VI.2010, 1 ♂, 1 ♀.

Как и *D. albicornis* предпочитает биотопы с преобладанием или значительным участием полыней. Наиболее обычен в сообществах чернопопынной и белопопынной формаций и в граничащих с ними ассоциациях *Stipa capillata* и *Agropyron fragile*, также обычен на слабых солончаках.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с конца июня до осени.

Eremippus costatus Tarbinsky, 1927

МАТЕРИАЛ. 13–19.VII.1995, 2 ♀♀; 23–31.VII.1995, 51 ♂♂, 18 ♀♀; 1–7.VIII.1995, 73 ♂♂, 42 ♀♀; 25–28.VII.1996, 14 ♂♂.

В отличие от *E. miramae*, населяет гораздо меньший спектр местообитаний, так как предпочитает только биотопы с преобладанием полыней. Доминирует в чернопопынниках и обычен в сообществе сантонинной полыни. Не встречается или единичен в злаково-попынных ассоциациях, в том числе и в мятликово-белопопынном сообществе.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго со второй декады июля до осени.

Aeropedellus volgensis (Predtechensky, 1928)

МАТЕРИАЛ. 20.V.2010, 10 ♂♂, 5 ♀♀.

Обнаружен нами только на склоне южной экспозиции близ берега Горькой речки, где держался в белопопынно-злаковом сообществе с участием эркека и тырсы.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с середины мая и, вероятно, до начала июля.

Glyptobothrus maritimus (Mistchenko, 1951)

МАТЕРИАЛ. 22–31.VII.1995, 5 ♂♂; 20.V.2010, 1 ♂; 23–27.VI.2010, 7 ♂♂.

Предпочитает мезофитные и ксерофитные биотопы с участием недерновинных злаков, обычен в разнотравно-злаковых ассоциациях по краям лесополос и участков древесно-кустарниковой растительности балок, реже встречается в злаково-белопопынных ассоциациях и по краям солончаков.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с конца мая до осени.

ЗАМЕЧАНИЕ. Как мы уже отмечали выше, определение видов группы *G. biguttulus* представляет значительные сложности, так как надёжные морфологические признаки, позволяющие достоверно различать хотя бы самцов этих видов, до сих пор не найдены. В тоже время виды этой группы хорошо различаются амплитудно-временными параметрами призывных сигналов. Благодаря этому установлено, что на территории европейской части России встречаются 5 видов группы *G. biguttulus* [Бухвалова, 1993]. Из них в полупустынной зоне Нижнего Поволжья

найжены только *G. mollis* и *G. maritimus*. Следует отметить, что номенклатура видов группы *G. biguttulus* крайне запутана. Для одного из видов мы принимаем в качестве валидного название *G. maritimus*, как это было предложено Бухваловой [1998]. Мы располагаем значительным материалом по *G. mollis* и *G. maritimus* из Баскунчака: около 200 самцов и самок. Однако, в разделе «Материал» упомянуты только те коллекционные экземпляры этих видов, которые определены нами достоверно благодаря наблюдению их акустического поведения.

Glyptobothrus mollis (Charpentier, 1825)

МАТЕРИАЛ. 22–31.VII.1995, 2 ♂♂.

Населяет почти такой же спектр местообитаний как и *G. maritimus*, но встречается гораздо реже.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго со второй декады июля до осени.

Glyptobothrus macrocerus (Fischer-Waldheim, 1846)

МАТЕРИАЛ. 13.VII.1995, 1 ♀; 20–28.VII.1995, 2 ♀♀; 6.VIII.1995, 1 ♂; 23–27.VI.2010, 1 ♂.

Единичные особи этого вида пойманы в лесополосе из тамариска, в сообществе сантонинной полыни и на участке псаммофитной растительности, находящимся в балке рядом с группой деревьев и кустарников.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с конца июня до осени.

Glyptobothrus parallelus (Zetterstedt, 1821)

МАТЕРИАЛ. 25.VII.1996, 6 ♂♂, 1 ♀.

Найден нами только в 1996 году на участке разреженных зарослей тростника, занимающем дно хорошо увлажнённой балки. Отметим, что все особи были представлены макроптерной формой, а в 1995 году на этом же месте *G. parallelus* встречен не был.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с конца июня до осени.

Chorthippus karelini (Uvarov, 1910)

МАТЕРИАЛ. 15–19.VII.1995, 5 ♂♂, 3 ♀♀; 26–30.VII.1995, 154 ♂♂, 89 ♀♀; 7.VIII.1995, 1 ♂; 2.VII.1996, 1 ♀; 25.VII.1996, 2 ♂♂; 23–27.VI.2010, 1 ♂.

Населяет участки злаково-луговой растительности с участием *Agropyron repens* в увлажнённых балках, западинах, лиманах и по берегам водоёмов. Особенно предпочитает пырейные луга, где достигает высокой численности и доминирует среди других саранчовых.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с середины июня до осени.

Chorthippus dichrous (Eversmann, 1859)

МАТЕРИАЛ. 15–20.VII.1995, 22 ♂♂, 9 ♀♀; 22–30.VII.1995, 150 ♂♂, 71 ♀♀; 2–7.VII.1995, 138 ♂♂, 67 ♀♀; 25.VII.1996, 1 ♀; 23–27.VI.2010, 1 ♂.

Как и *Ch. karelini* населяет различные сообщества злаково-лугового типа, но встречается как в сообществах с участием пырея ползучего, так и в биотопах без *Elytrigia repens*. Доминирует среди саранчовых на вейниковых и солодково-вейниковых лугах и в разреженных зарослях тростника, реже встречается в более ксерофитных биотопах и на солончаках.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго со второй половины июня до осени.

Euchorthippus pulvinatus (Fischer-Waldheim, 1846)

МАТЕРИАЛ. 15–19.VII.1995, 14 ♂♂, 16 ♀♀; 29–31.VII.1995, 78 ♂♂, 53 ♀♀; 2–7.VIII.1995, 23 ♂♂, 34 ♀♀; 2–6.VI.1996, 3 ♂♂, 9 ♀♀; 27.VII.1996, 1 ♂, 2 ♀♀; 23–27.VI.2010, 2 ♂♂.

Населяет преимущественно дерновинно-злаковые ассоциации, также обычен на участках злаково-луговой растительности. Доминирует среди саранчовых в ассо-

циациях житняка гребенчатого, а в ассоциациях тырсы менее многочисленен.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с конца июня до осени.

Myrmeleotettix antennatus (Fieber, 1853)

МАТЕРИАЛ. 19.VII.1995, 1 ♂, 1 ♀; 26–29.VII.1995, 52 ♂♂, 45 ♀♀; 6.VIII.1995, 5 ♂♂; 6.VII.1996, 1 ♂; 25–27.VII.1996, 4 ♂♂, 5 ♀♀.

Встречается только в псаммофитной степи и в крупных балках на участках закреплённого песка с разнотравно-злаковой растительностью. Колония этого вида обнаружена нами юго-западнее горы Богдо в бугристых песках Шкили.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с начала июля до осени.

Omocestus haemorrhoidalis (Charpentier, 1825)

МАТЕРИАЛ. 19–20.VII.1995, 3 ♂♂, 2 ♀♀; 22–30.VII.1995, 4 ♂♂, 3 ♀♀; 5–7.VIII.1995, 2 ♂♂, 4 ♀♀; 25.VII.1996, 4 ♂♂, 2 ♀♀.

В небольшом количестве встречается на солодково-вейниковых и пырейных лугах, а также по склонам увлажнённых балок с древесно-кустарниковой растительностью и густым разнотравно-злаковым травостоем, реже в лесополосах из тамариска.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с начала июля до осени.

Omocestus petraeus (Brunner-Wattenwyl, 1882)

МАТЕРИАЛ. 19.VII.1995, 4 ♂♂, 4 ♀♀; 26–31.VII.1995, 34 ♂♂, 25 ♀♀; 1–6.VIII.1995, 27 ♂♂, 16 ♀♀; 3.VII.1996, 1 ♂; 25–28.VII.1996, 4 ♂♂, 17 ♀♀.

Предпочитает сообщества житняка гребенчатого с густым травостоем, обычен на пырейных лугах лиманов и среди злаково-полевой растительности западин и балок.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с конца июня или начала июля до осени.

Stenobothrus fischeri (Eversmann, 1848)

МАТЕРИАЛ. 4.VII.1996, 1 ♀; 23–27.VI.2010, 2 ♀♀.

Обнаружен нами только на северо-западном склоне горы Богдо в ассоциациях типчака на каменистых почвах.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго с начала июня и, вероятно, до середины июля.

Stenobothrus eurasius Zubovsky, 1898

МАТЕРИАЛ. 17–20.VII.1995, 4 ♀♀; 31.VII.1995, 2 ♀♀; 1.VIII.1995, 3 ♀♀; 1–7.VII.1996, 4 ♂♂, 9 ♀♀; 25.VII.1996, 2 ♂♂, 4 ♀♀; 23–27.VI.2010, 6 ♂♂, 6 ♀♀.

Обычен в ассоциациях житняка гребенчатого, встречается также в тырсовом сообществе, злаково-полевых стадиях на склонах горы Богдо и во многих понижениях микрорельефа, где получают развитие дерновинные злаки.

ФЕНОЛОГИЯ. Имаго со второй декады июня, в августе встречаются только самки.

ЗАМЕЧАНИЕ. В районе исследований представлен подвидом *S. e. hyalosuperficies* Vorontsovsky, 1928, который, возможно, является самостоятельным видом [Савицкий, Лекарев, 2007].

Таким образом, в окрестностях озера Баскунчак нами выявлено 50 видов саранчовых, 23 из которых ранее не указывались для этого района (табл. 2).

Следует отметить, что не обнаруженный нами *Myrmeleotettix pallidus* (Brunner-Wattenwyl, 1882) ранее был ошибочно указан Иконниковым [Ikonnikov, 1911] для окрестностей горы Богдо по единственному самцу. В действительности этот экземпляр, хранящийся в коллекции Зоологического музея Московского университета, снабжён этикеткой «Мал. Богдо, Харузин А.Н., Сатунин К.А.» и, соответственно, был

собран на территории Казахстана в окрестностях горы Малое Богдо, находящейся примерно в 40 км северо-восточнее горы Большое Богдо. Указание в той же работе для рассматриваемого района *Eremippus simplex* (Eversmann, 1859), скорее всего, относится к весьма обычному здесь *E. miramae*, который ещё не был описан в момент публикации статьи Н.Ф. Иконникова.

Состав фауны Acridoidea окрестностей озера Баскунчак, по-видимому, близок к исчерпывающему. Вместе с тем, в будущем здесь вполне вероятно обнаружение следующих широко распространённых видов: *M. pallidus*, который был найден лишь немного севернее в окрестностях горы Малое Богдо; *E. simplex*, обнаруженный нами севернее в окрестностях поселка Джаныбек и южнее в окрестностях станции Досанг [Савицкий, 2002a]; *Mecostethus alliaceus* (Germar, 1817), ранее уже отмеченный для этого района Предтеченским [1928]; *Acrotylus insubricus* (Scopoli, 1786), весьма обычный в псаммофитных биотопах южнее и в Волго-Ахтубинской долине. На слабо закреплённых и развееваемых песках в окрестностях озера Баскунчак не исключено также обнаружение *Ochridia hebetata* (Uvarov, 1927) и *Hyalorrhypis clausi* (Kittary, 1849), найденных ранее юго-западнее в окрестностях пос. Никольское [Предтеченский, 1928] и северо-восточнее в Западном Казахстане близ пос. Урда [Ikonnikov, 1911; Савицкий, 2002a].

В целом необходимо отметить исключительное богатство акридофауны окрестностей озера Баскунчак. Во всяком случае нам не известны работы, посвящённые более богатым локальным фаунам (= конкретным фаунам в понимании Чернова [1975]) саранчовых в пределах Палеарктики.

Уникальное богатство изученной нами локальной фауны определяется, в первую очередь, положением района исследования в песчано-суглинистой подзоне полупустыни, являющейся переходной между суглинистой полупустыней и песчаной пустыней, и высоким разнообразием здесь форм рельефа и почвенных условий. Это, в свою очередь, определяет исключительное разнообразие растительного покрова и микроклиматических условий, а, соответственно, и потенциальных местообитаний. Благодаря этому в окрестностях Баскунчака находят возможности для существования не только почти всех видов саранчовых, населяющих суглинистую полупустыню [см.: Савицкий, 2002a, 2009], но и типичные пустынные, в том числе и псаммофильные, виды (*Pyrgomorpha bispinosa*, *Heteracris pterosticha*, *H. adspersa*, *Duroniella carinata*, *Sphingonotus halocnemi*, *Sph. rubescens*, *Sphingoderus carinatus*, *Ramburiella bolivari*), а также саранчовые, приуроченные к интразональным луговым биотопам (*Stethophyma grossum*, *Glyptobothrus parallelus*).

Рассмотрим теперь вопрос о возможных изменениях акридофауны района исследований в историческое время. Напомним, что Киттары [Kittary, 1849] указал для окрестностей горы Богдо ряд видов, не обнаруженных здесь последующими исследователя-

ми: *Podisma pedestris*, *Psophus stridulus*, *Bryodema tuberculatum*, *Euthystira brachyptera*, *Aeropus sibiricus*, *Glyptobothrus pullus* и *Stenobothrus lineatus*. Предтеченский [1928] счёл эти сведения сомнительными или явно ошибочными, поскольку южная граница распространения этих саранчовых проходит севернее и западнее в степной зоне.

По нашему мнению, нет достаточных оснований считать сведения Киттары совершенно недостоверными. Конечно, вполне можно допустить, что он спутал *S. lineatus* и *G. pullus* с встречающимися в окрестностях Баскунчака *S. fischeri* и *G. macrocerus*, но трудно поверить, что этот исследователь, имевший возможность сравнивать свои материалы с экземплярами коллекции Эверсмана, ошибся в определении таких характерных видов как *P. pedestris*, *P. stridulus*, *B. tuberculatum*, *Ae. sibiricus* и *E. brachyptera*. В настоящее время, как и в годы исследований Предтеченского, южная граница распространения этих видов действительно проходит севернее в степной зоне. Южнее других проникают *P. pedestris* и *E. brachyptera*, довольно обычные и сейчас в окрестностях города Волгоград [Савицкий, 2002а]. Однако, полтора века назад, когда в 1846 г. гору Богдо посетил Киттары, здесь вполне могли существовать популяции этих видов.

Дело в том, что в период с XV до начала XIX века имело место как самое сильное голоценовое похолодание — так называемый малый ледниковый период [Имбри, Имбри, 1988]. Климат того времени был заметно более влажным и холодным, чем современный. Так, 1800–1804 гг. датируется максимальный уровень последней новобакинской трансгрессии Каспийского моря [Сафронов, 1972]. Этому предшествовала его ещё более значительная трансгрессия в XIII и XIV столетиях, подтверждаемая как геологическими [Сафронов, 1972], так и археологическими данными [Гумилёв, 1980]. Повышению уровня Каспия соответствуют и данные об изменении средних температур в Европе за прошедшее тысячелетие, при этом наибольшее похолодание приходится на XVII и XVIII столетия [Имбри, Имбри, 1988]. Как показывают результаты пыльцевого анализа [Абрамова, Турманина, 1983], на протяжении малого ледникового периода, соответственно изменению климата, ассоциации степного типа и древесно-кустарниковая растительность занимали на территории Прикаспия заметно большие площади, чем в настоящее время. Именно в это время степные и бореальные виды имели возможность достигать в своем распространении окрестностей озера Баскунчак, что и было засвидетельствовано Киттары [Kittary, 1849].

Таким образом, в момент посещения Киттары окрестностей горы Богдо здесь, возможно, действительно ещё сохранялись популяции *P. pedestris*, *P. stridulus*, *B. tuberculatum*, *Ae. sibiricus* и *E. brachyptera*. Однако, с первой половины XIX века начинается постепенное отступление Каспия на фоне общего потепления климата планеты. Это вызвало усы-

хание степей и ксерофитизацию растительности Прикаспия. В результате растительность пустынного типа получает в Нижнем Поволжье, в том числе и в окрестностях Баскунчака, большее распространение, а площади ассоциаций степного типа значительно сокращаются. Поэтому ко времени исследований Иконникова и Предтеченского эти виды саранчовых в окрестностях горы Богдо уже вымерли. Сходным образом *B. tuberculatum* был обычен в окрестностях Сарепты во времена Эверсмана [Eversmann, 1859], в 1920-е годы ещё встречался на северных Ергенях [Предтеченский, 1928], но Стебаевым [1957] и нами [Савицкий, 2002а] здесь уже не был обнаружен. Судя по коллекционным материалам, в 1950-е годы *B. tuberculatum* достоверно отмечался севернее, в Арчединских песках, а в последнее десятилетие этот вид был отмечен на севере Волгоградской области в окрестностях пос. Щербаковка около 50 км северо-северо-восточнее г. Камышин [Tishechkin, 2011].

Особенности фенологии саранчовых в окрестностях озера Баскунчак

По особенностям фенологии имаго среди саранчовых, населяющих окрестности озера Баскунчак, можно выделить три группы видов: весенне-раннелетние, летние и позднелетние.

Имаго весенне-раннелетних видов появляются в мае или в начале июня и обычно встречаются до середины или конца июля. Эта группа видов включает *Pyrgomorpha bispinosa*, *Asiotmethis muricatus*, *Duroniella carinata*, *Pyrgoderma armata*, *Celes variabilis*, *Pararcyptera microptera*, *Doclostaurus kraussi*, *Aeropedellus volgensis*, *Glyptobothrus maritimus* и *Stenobothrus fischeri*. Сюда же можно отнести *Dericorys tibialis* и *St. eurasius*, у которых имаго появляются во вторую декаду июня и имеют наибольшую численность в первой половине лета. Имаго позднелетних видов окрыляются во второй половине июля или начале августа и обычно встречаются до поздней осени. К этой группе принадлежат *Heteracris pterosticha*, *H. adspersa*, *Acrida oxyccephala*, *Aiolopus thalassinus*, *Epacromius pulverulentus* и *G. mollis*. Большинство саранчовых в окрестностях озера Баскунчак являются летними видами, имаго которых появляются во второй половине июня или начале июля и встречаются до осени.

Наибольшее видовое разнообразие имаго саранчовых наблюдается во второй половине июля и в первой половине августа, когда к летним видам добавляются позднелетние (табл. 3). К этому времени весенне-раннелетние виды либо совсем исчезают, либо их численность значительно сокращается (за исключением *G. maritimus*, имаго которого обычны до осени). Таким образом, особенности фенологии разных видов определяют заметные сезонные изменения в общем составе населения саранчовых полупустыни, а в сообществах этих насекомых, как пра-

Таблица 3. Фенология имаго саранчовых в окрестностях озера Баскунчак
Table 3. Phenology of imago of grasshoppers in environs of the lake Baskunchak

В И Д	Месяцы и декады											
	май			июнь			июль			август		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Duroniella carinata</i>	+	++	++	++	++	+	?					
<i>Pyrgomorpha bispinosa</i>	+	++	++	++	++	+	+	?				
<i>Aeropedellus volgensis</i>		+	++	++	++	+	+	?				
<i>Pararcyptera microptera</i>		+	+	++	++	++	+	+				
<i>Dociostaurus kraussi</i>		+	+	++	++	++	++	+	с			
<i>Glyptobothrus maritimus</i>			+	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>Stenobothrus fischeri</i>			?	+	++	+	с	?				
<i>Celes variabilis</i>			?	+	++	++	++	+	?	?		
<i>Pyrgodera armata</i>				+	++	++	++	+	?			
<i>Asiotmethis muricatus</i>				+	++	++	++	++	+	с	с	
<i>Derycoris tibialis</i>				?	+	++	++	++	+	+		
<i>Stenobothrus eurasius</i>					+	++	++	++	+	с	с	
<i>Myrmeleotettix pallidus</i>					+	++	++	++	++	+	с	
<i>Sphingonotus halocnemi</i>					+	++	++	++	++	+	+	?
<i>Sphingonotus salinus</i>					+	++	++	++	++	+	+	?
<i>Ramburiella turcomana</i>					+	++	++	++	++	++	+	+
<i>Dociostaurus albicornis</i>					+	++	++	++	++	++	++	++
<i>Dociostaurus brevicollis</i>					+	++	++	++	++	++	++	++
<i>Chorthippus karelini</i>					+	+	++	++	++	++	++	++
<i>Oedipoda miniata</i>					+	+	++	++	++	++	++	++
<i>Epacromius tergestinus</i>					?	+	++	++	++	++	++	++
<i>Egnatius apicalis</i>						+	++	++	++	++	++	++
<i>Glyptobothrus macrocerus</i>						+	++	++	++	++	++	++
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>						+	++	++	++	++	++	++
<i>Locusta migratoria</i>						+	++	++	++	++	++	++
<i>Oedaleus decorus</i>						+	++	++	++	++	++	++
<i>Calliptamus italicus</i>						+	++	++	++	++	++	++
<i>Ramburiella bolivari</i>						+	+	++	++	++	++	+
<i>Calliptamus coelesyriensis</i>						+	+	++	++	++	++	+
<i>Omocestus petraeus</i>						+	+	++	++	++	++	++
<i>Chorthippus dichrous</i>						+	+	++	++	++	++	++
<i>Eremippus miramae</i>						+	+	++	++	++	++	++
<i>Calliptamus barbarus</i>						+	+	++	++	++	++	++
<i>Dociostaurus tartarus</i>						+	+	++	++	++	++	++
<i>Mioscirtus wagneri</i>						+	+	++	++	++	++	++
<i>Oedipoda caeruleascens</i>						+	+	++	++	++	++	++
<i>Myrmeleotettix antennatus</i>							+	++	++	++	++	++
<i>Sphingonotus coerulipes</i>							+	++	++	++	++	++
<i>Sphingonotus eurasius</i>							+	++	++	++	++	++
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>							+	++	++	++	++	++
<i>Aiolopus thalassinus</i>							?	+	++	++	++	++
<i>Eremippus costatus</i>								+	++	++	++	++
<i>Epacromius pulverulentus</i>								+	++	++	++	++
<i>Glyptobothrus mollis</i>								+	++	++	++	++
<i>Acrida oxycephala</i>								+	++	++	++	++
<i>Heteracris pterosticha</i>								+	+	++	++	++
<i>Heteracris adspersa</i>									+	+	++	++

Примечания. + — имаго встречается единично на протяжении декады; ++ — имаго обычно на протяжении декады; с — на протяжении декады встречаются только самки.

Remarks. + — rare species during ten-day period; ++ — common species during ten-day period; с — females only are present during ten-day period.

вило, наблюдается последовательная смена сезонных аспектов, каждый из которых характеризуется появлением имаго определённых видов. Подобные сезонные аспекты характерны для сообществ саранчовых в разных ландшафтных зонах [Быкасова, 1972; Столяров, 1976; Правдин, 1978].

Биотопическая приуроченность саранчовых в окрестностях озера Баскунчак

Основные особенности биотопической приуроченности саранчовых были установлены нами в результате маршрутных экскурсий. Данные учётов относительной численности позволили более детально проанализировать как специфику биотопической приуроченности разных видов, так и особенности структуры сообществ этих насекомых.

Следует отметить, что все учёты относительной численности были проведены в конце июля или в начале августа, то есть в период окрыления имаго большинства видов саранчовых. Мы не проводили такие учёты в более ранние сроки, так как точное определение личинок многих видов, особенно младших и средних возрастов, невозможно. Между тем очевидно, что содержательный анализ результатов любых количественных учётов возможен лишь при условии точного определения всего материала или, по крайней мере, значительной его части.

Биотопическое распределение и структуру сообществ саранчовых в окрестностях озера Баскунчак иллюстрирует табл. 4. Числа в ячейках таблицы основаны на результатах учётов относительной численности саранчовых (подробнее см. раздел «Материал и методы»). Крестик показывает, что вид был отмечен нами в биотопе во время маршрутных сборов, но не был пойман во время учёта. Последнее может объясняться следующими причинами: 1) вид не живёт в данном биотопе и поэтому встречается здесь случайно и крайне редко; 2) это типичный для данного биотопа весенне-раннелетний вид, имаго которого в период проведения учётов уже практически не встречаются (например, *Asiotmethis muricatus*, *Dericorys tibialis*, *Dociopterus kraussi* и *Paracryptera microptera*); 3) это типичный для данного биотопа вид, но по каким-либо причинам отсутствовавший на тех участках, где были проведены учёты (например, *Locusta migratoria* и *Glyptobothrus parallelus* в разреженных зарослях тростника, *Sphingonotus halocnemi* в сарсазановом сообществе). В этой связи уместно отметить, что во всех случаях результаты учётов подтвердили наши представления как о характере биотопической приуроченности каждого вида, так и о примерном соотношении численностей видов в сообществах, сложившиеся у нас на основе маршрутных сборов. Поэтому репрезентативность полученных данных в целом у нас не вызывает сомнений. *Pyrgomorpha bispinosa*, *Duroniella carinata*, *Pyrgoderma armata*, *Sph. rubescens*, *Sphingoderus carinatus*, *Aeropedellus*

volgensis и *Stenobothrus fischeri* не включены в табл. 4, поскольку находки этих видов были сделаны нами только в тех биотопах (см. аннотированный список видов), где учёты саранчовых мы не проводили.

Постоянными обитателями биотопа мы считали виды, встречающиеся здесь редко или в большем количестве. Виды, отмеченные в биотопе единично на протяжении всего сезона, относили к числу его случайных посетителей. Соответственно, невыделенные цветом ячейки табл. 4 показывают, что вид не встречается в данном биотопе, либо отмечен здесь единично на протяжении всего сезона; светлым тоном выделены ячейки, если вид в биотопе встречается редко, а более тёмным — если вид в данном биотопе обычен, часто встречается или массовый. Аналогичным образом выделены весенне-раннелетние виды, что отражает их относительную численность в разных биотопах в тот период, когда имаго этих видов обычны в природе. Порядок перечисления биотопов в табл. 4 соответствует по возможности изменению условий увлажнения и степени засоленности почвы. Порядок перечисления видов соответствует изменению характера их биотопической приуроченности.

Характер биотопической приуроченности саранчовых в окрестностях озера Баскунчак в целом повторяет отмеченные нами ранее особенности биотопического распределения этих насекомых в окрестностях Джаныбекского стационара [Савицкий, 2009]. Однако, общая картина распределения саранчовых по биотопам в окрестностях Баскунчака по ряду причин несколько сложнее. Во-первых, здесь большее разнообразие местообитаний. В частности, хорошо представлена группа галофитных биотопов, характеризующихся доминированием или значительным участием в растительном покрове солянок и имеющих разную степень засоленности почвы и увлажнения: сообщество однолетних солянок и сарсазанники на сильных солончаках, формация сантоинной полыни на умеренных солончаках, ассоциации итсегека на солонцах. Кроме того, умеренно-галофитным биотопом являются разреженные заросли тростника, а слабогалофитным — солодково-вейниковый луг. Во-вторых, в окрестностях Баскунчака фауна саранчовых богаче на 14 видов. В-третьих, на данной широте у многих типично степных видов спектр населяемых биотопов сужается, а у многих полупустынных и пустынных видов он, напротив, расширяется.

Как видно из табл. 4, нет ни одного вида, который был бы отмечен нами во всех исследованных биотопах. Напротив, большинство саранчовых встречается не более, чем в пяти биотопах и только некоторых из них можно отнести к постоянным обитателям большего числа биотопов. Хорошо видно также, что спектры биотопической приуроченности большинства видов ясно различаются и у многих из них совершенно не перекрываются. Вместе с тем, можно выделить, по крайней мере, четыре группы саранчовых, имеющих сходные спектры

Таблица 4. Биотопическое распределение саранчовых в окрестностях озера Баскунчак (пояснения в тексте)
Table 4. Biotopic distribution of grasshoppers in environs of the lake Baskunchak (explanations in the text)

ВИД	БИОТОПЫ															Общее число особей
	Сарсазановое сообщество	Сообщество однолетних солянок	Сообщество польни сantonинной	Разреженные заросли тростника	Солодково-вейниковый луг	Пырейный луг	Лесополоса из тамариска	Участок псаммофитной растительности	Гребневидножитняковое сообщество	Тырсовое сообщество	Эркеково-белопольное сообщество	Мягиково-белопольное сообщество	Чернополюнное сообщество	Итсекековое сообщество	Участок незакрепленного песка	
<i>Sph. halocnemi</i>	+															—
<i>M. wagneri</i>	120	60	74	20			1							1		276
<i>E. tergestinus</i>		19		5												24
<i>A. thalassinus</i>		23	7	9	6	5										50
<i>A. oxycephala</i>		16	8	27				4								55
<i>H. adspersa</i>			43													43
<i>E. pulverulentus</i>			4	1	1											6
<i>L. migratoria</i>		+	+	+			+								+	—
<i>G. parallelus</i>				+												—
<i>S. grossum</i>				+												—
<i>Ch. dichrous</i>		3	14	189	272	70	+	16		3						567
<i>H. pterosticha</i>			3	3	20											26
<i>Ch. karelini</i>				8	1	435										444
<i>O. haemorrhoidalis</i>					7	6	+									13
<i>G. macrocerus</i>			+				+	1								1
<i>G. mollis</i>				5	8	4	8	2	1							28
<i>D. brevicollis</i>			+	4		48	+	1	+							53
<i>G. maritimus</i>			1	12	25	11	23	10	4		5					91
<i>C. italicus</i>	+	1	22	1	4	76	1	6	16	11	16		4		1	159
<i>Oe. decorus</i>				4		11		4	7	13	14				5	58
<i>E. pulvinatus</i>					13	48	+		167	54	16					298
<i>O. petraeus</i>			1			26	12	6	67	4					1	117
<i>D. tartarus</i>			3	1		13	31	11	4	3		5		3		74
<i>Oe. caeruleascens</i>			+			5	12	18				+				35
<i>M. antennatus</i>								93							1	94
<i>P. microptera</i>							+		+							—
<i>St. eurasius</i>									7	+						7
<i>R. bolivari</i>										213						215
<i>R. turcomana</i>								+			7					7
<i>C. variabilis</i>								+		+	+	+				—
<i>D. albicornis</i>	1	1	4			2	1		5	30	19	50	46	2		161
<i>E. miramae</i>	1		28	3	3		15	4		27	41	66	70	1	1	260
<i>C. barbarus</i>	6	7	31	3		4	3	2		16	52	+	7	12		143
<i>Oe. miniata</i>	+		4				7	18				19		30	5	83
<i>C. coelesyriensis</i>										1	6	1	5			13
<i>D. kraussi</i>												+				—
<i>E. apicalis</i>												62	1			63
<i>A. muricatus</i>												+	+	+	1	1
<i>Sph. eurasius</i>												12	+	14		26
<i>E. costatus</i>	3	1	23	3								1	170			201
<i>D. tibialis</i>	+														1	1
<i>Sph. salinus</i>	+														3	3
<i>Sph. coerulipes</i>							1	9				1	3	17	180	211
Общее число особей, N'	131	131	270	298	360	764	115	205	278	375	178	217	306	84	195	—
Число особей в учёте, N	114	114	208	224	257	413	102	167	212	264	148	175	228	77	160	—
Значение k	1,15	1,15	1,30	1,33	1,40	1,85	1,13	1,23	1,31	1,42	1,20	1,24	1,34	1,09	1,22	—
Число видов, отмеченных в биотопе	10	10	20	20	11	15	19	18	11	13	11	14	10	12	8	—
Число видов, населяющих биотоп	4	6	14	14	9	14	8	12	9	10	10	9	8	8	3	—

насеяемых ими местообитаний, а именно виды, связанные с галофитными биотопами и ассоциациями лугового, степного и пустынного типа.

Комплекс галофильных саранчовых в окрестностях Баскунчака представлен, по меньшей мере, девятью видами. Найденный нами только в урочище Карауз и на берегу Горькой речки *Sph. halocnemi* держится главным образом в сарсазанниках. *Mioscirtus wagneri* доминирует на всех типах солончаков, но всем другим местообитаниям также предпочитает сарсазановое сообщество. *Epacromius tergestinus* предпочитает сильные солончаки с солянково-злаково-разнотравной растительностью. *Heteracris adpersa* населяет высокотравные сообщества сантонинной полыни с участием сочных солянок, занимающие умеренные солончаки по берегу озера Баскунчак. Отметим, что на юге Астраханской области в окрестностях станций Досанг и Басинская этот вид был найден нами только в зарослях сведы высокой (*Suaeda altissima*). *D. tibialis* и *Sph. salinus* заселяют солонцы с довольно разреженной растительностью, в составе которой преобладают итсегек и другие солянки. Галофильно-мезофильные виды *D. carinata*, *Aiolopus thalassinus* и *E. pulverulentus* предпочитают сильно или умеренно увлажнённые галофитные биотопы с участием или доминированием в растительном покрове гигро- и мезофитных злаков.

К галофитным местообитаниям тяготеют также *Pyrgomorpha bispinosa*, *H. pterosticha* и *Acrida oxycephala*. Первый из них был обычен на солончаковом лугу близ берега озера Карасун. *H. pterosticha* связан преимущественно с зарослями солодки, растущей на умеренно и слабо засоленных почвах, а *A. oxycephala* населяет как галофитные, так и негалофитные биотопы с участием злаков.

Почти исключительно или преимущественно на участках луговой растительности с доминированием мезофитных или гигрофитных злаков встречаются *Chorthippus karelini*, *Ch. dichrous*, *G. parallelus* и *Stethophyma grossum*. К этой же группе видов следует отнести и *L. migratoria*, населяющую гигрофитные тростниковые заросли. Необходимо отметить, что в условиях полупустыни большинство биотопов лугового типа, например вейниковый луг в окрестностях Джаныбека, разреженные заросли тростника и солодково-вейниковый луг в окрестностях Баскунчака, имеют в той или иной степени засоленные почвы. Поэтому в таких местообитаниях на фоне явного преобладания указанных выше хортонионтов, иногда довольно обычные и галофильные виды (*D. carinata*, *M. wagneri*, *E. pulverulentus*, *E. tergestinus* и *A. thalassinus*), которые держатся здесь на участках с наиболее разреженным травостоем и наибольшим засолением.

Ramburiella bolivari, *R. turcomana*, *P. microptera* и *S. eurasius* населяют местообитания степного типа с доминированием в растительном покрове ксерофитных, преимущественно дерновинных, злаков. Такие биотопы предпочитают также *Omocestus*

petraeus и *Euchorthippus pulvinatus*, которые в условиях Баскунчака нередко встречаются и в ассоциациях лугового типа. Своеобразна экологическая специфика *Myrmeleotettix antennatus*, который связан с ассоциациями псаммофитно-степного типа.

Комплекс саранчовых, предпочитающих биотопы пустынного типа с преобладанием или участием в растительном покрове полыней, образуют *A. muricatus*, *Egnatius apicalis*, *Calliptamus coelesyriensis*, *Eremippus costatus*, *E. miramae*, *D. kraussi* и *D. albicornis*. Ряд видов (*Oedipoda miniata*, *Sph. eurasius* и *Sph. coerulipes*) постоянно или преимущественно встречаются в местообитаниях пустынного типа почти лишённых растительности, например, в итсегековом сообществе и на участке незакрепленного песка.

Проведённый ранее анализ трофических связей саранчовых Нижнего Поволжья [Савицкий, 2010], результаты которого отражены в табл. 2, позволяет убедиться, что особенности биотопической приуроченности указанных видов хорошо соответствуют характеру их пищевой специализации. Так, основу пищевого рациона *M. wagneri*, *H. adpersa*, *D. tibialis*, *Sph. halocnemi* и *Sph. salinus* составляют маревые, доминирующие в местообитаниях этих видов, *E. tergestinus* и *E. pulverulentus* — злакоядные полифаги, а *A. thalassinus* — широкий олигофаг со злаково-разнотравным типом питания. Соответственно составу растительного покрова саранчовые, предпочитающие ассоциации лугового типа, питаются исключительно или преимущественно гигро- и мезофитными злаками. Ряд видов (*R. bolivari*, *O. petraeus*, *S. eurasius* и *S. fischeri*), приуроченных к сообществам степного типа, являются специализированными потребителями дерновинных злаков. Ксерофитные злаки составляют основу пищевого рациона и других видов, относящихся к этому комплексу саранчовых (*E. pulvinatus*, *R. turcomana* и *P. microptera*). Виды, приуроченные к местообитаниям пустынного типа, питаются преимущественно или исключительно полынными (*A. muricatus*, *E. apicalis*, *C. coelesyriensis*, *E. costatus*, *E. miramae*, *D. albicornis*), либо включают их в состав своего пищевого рациона наряду с другими кормовыми группами растений (*Sph. eurasius*, *Oe. miniata*, *D. kraussi*).

Эвритопные виды саранчовых населяют более широкий спектр биотопов или обычны в нескольких местообитаниях разных типов. Так, *Oedaleus decorus*, *G. maritimus* и *G. mollis* населяют биотопы с доминированием как мезофитных, так и ксерофитных злаков. *C. italicus* и *D. tartarus* в окрестностях Баскунчака обычны как в сообществах полыней и ксерофитных злаков, так и в мезофитных местообитаниях. Наиболее разнообразный спектр биотопов заселяет *C. barbarus*, предпочитающий местообитания с доминированием ксерофитных злаков и полыней, а также обычный как в галофитных, так и в мезофитных биотопах. Как правило, эвритопные саранчовые характеризуются и более широким спек-

тром трофических связей. Так, *Oe. decorus* и *G. mollis* характеризуются общезлаковым типом питания, *G. maritimus* — злаково-разнотравным, *D. tartarus* — злаково-полынным, *C. italicus* и *C. barbarus* являются незлаковыми полифагами.

Ряд видов (*C. italicus*, *Oe. decorus*, *E. pulvinatus* и *O. petraeus*), населяющих в окрестностях Джаныбека почти исключительно ассоциации степного или пустынного типа, на широте Баскунчака встречаются и в мезофитных биотопах лугового типа. Некоторые виды, например, *D. brevicollis* и *D. tartarus*, в окрестностях Баскунчака значительно меняют характер биотопической приуроченности, заселяя здесь биотопы других типов. Отметим также, что *E. apicalis*, *Oe. caerulescens*, *E. costatus*, *D. kraussi* и *O. haemorrhoidalis* на широте Баскунчака заселяют меньший спектр биотопов, чем в окрестностях Джаныбека. Напротив, *C. barbarus*, *Oe. miniata*, *Sph. eurasius*, *Sph. coeruleipes* и *E. miramae* в районе Баскунчака встречаются в большем числе биотопов, так как здесь значительно увеличивается площадь местообитаний с подходящими для этих видов микроклиматическими и пространственно-механическими условиями. При этом, почти все указанные саранчовые, заселяя в более южном районе иной спектр биотопов, находят в этих местообитаниях необходимую кормовую базу, соответствующую пищевым предпочтениям каждого вида.

В целом, сопоставляя характер трофической специализации саранчовых и особенности их биотопической приуроченности в окрестностях Баскунчака, нетрудно заметить, что, как и в районе Джаныбека [Савицкий, 2009], почти во всех случаях состав доминирующих групп растений в заселяемых видом биотопах соответствует спектру его пищевых предпочтений. Таким образом, можно утверждать, что особенности трофической специализации саранчового в значительной мере определяют спектр заселяемых им биотопов [см. также: Савицкий, 2010]. Только некоторые виды в окрестностях Баскунчака, например, злакоядный полифаг *Oe. caerulescens* и широкий олигофаг *D. brevicollis*, потребляющий как злаки, так и некоторые полыни, заселяют биотопы, где состав растений в целом уже спектров их пищевой избирательности. Это можно объяснить отсутствием здесь иных местообитаний с подходящими для этих видов микроклиматическими условиями и с более разнообразной растительностью. С другой стороны, некоторые виды постоянно, а иногда и в массе, встречаются в биотопах, где для них существуют достаточно благоприятные микроклиматические и пространственно-механические условия, но отсутствуют их основные кормовые растения. Так, *Oe. miniata* — обычный, а *Sph. coeruleipes* — массовый вид на участке незакрепленного песка, где кормовая база полностью отсутствует. Очевидно, что эти саранчовые используют территорию данного биотопа не для кормления, а для реализации других жизненно важных функций, например, связанных с репродуктивным или миграционным поведением.

Рассмотрим теперь особенности приуроченности саранчовых к биотопам с различной густотой травостоя. В табл. 5 обобщены данные о предпочтении местообитаний с определёнными значениями общего проективного покрытия (далее ОПП) наиболее обычными видами саранчовых, встречающимися как в окрестностях Джаныбека, так и в окрестностях Баскунчака. Как и следовало ожидать, биотопы с наиболее густым травостоем предпочитают злаковые хортобиоты, а местообитания с наиболее разреженной растительностью — открытые геофилы. Промежуточное положение занимают микро-тамнобиоты, факультативные хортобиоты и некоторые геофилы. Среди них биотопы с наиболее разнообразной густотой растительного покрова населяют *C. italicus*, *C. barbarus*, *Oe. caerulescens* и *Oe. decorus*. Эти виды характеризуются и в целом довольно широкими спектрами заселяемых местообитаний. Отмеченные закономерности имеют значение лишь на уровне общих тенденций. Так, в Нижнем Поволжье некоторые злаковые хортобиоты, например *R. bolivari* и *Ochrilidia hebetata*, топически и трофически тесно связаны с определёнными дерновинными злаками [Савицкий, 2002а, 2010], но населяют биотопы с довольно разреженной растительностью, ОПП в которых не превышает 40–50%. Вместе с тем примечательно, что среди геофитов именно наиболее обычные мезофильные из них *Oe. caerulescens* и *Oe. decorus* населяют местообитания с наиболее высокими значениями ОПП.

В соответствии с установленным Бей-Биенко [1930, 1951 и др.] принципом смены стадий следовало бы ожидать, что в расположенном южнее районе Баскунчака саранчовые будут заселять биотопы с более мезофитными условиями и, в частности, с несколько более густым травостоем, чем в окрестностях Джаныбека. Однако, сопоставление приуроченности одних и тех же видов к местообитаниям с определёнными значениями ОПП в окрестностях Джаныбека и Баскунчака (табл. 5) показывает гораздо более сложную картину. Лишь отдельные из рассматриваемых видов в окрестностях Баскунчака имеют спектр предпочитаемых значений ОПП, заметно смещённый в сторону больших значений по сравнению с районом Джаныбека: *O. haemorrhoidalis*, *D. brevicollis*, и, вероятно, *G. mollis* и *C. italicus*. Напротив, большинство саранчовых либо имеют в обоих пунктах практически идентичный спектр предпочитаемых значений ОПП, либо в районе Баскунчака по сравнению с окрестностями Джаныбека он заметно смещён в сторону меньших (!) значений ОПП, например, у *A. muricatus*, *E. apicalis*, *C. barbarus*, *D. albicornis*, *E. miramae*, *E. costatus*, *E. pulvinatus*, *Ch. dichrous*, *Ch. karelini*, *O. petraeus* и *S. eurasius*.

Отсутствие изменений в спектре предпочитаемых значений ОПП можно объяснить несущественными для данного вида зональными различиями между рассматриваемыми районами. Смещение этого спектра в более южном районе в сторону меньших значений требует детального обсуждения.

Прежде всего отметим, что в полной мере принцип смены стадий применим только к широко распространённым (в широтном отношении) эвритопным видам. В то же время, наши собственные наблюдения и анализ литературных данных свидетельствуют о том, что более стенотопные саранчовые в разных зональных условиях населяют сходные в геоботаническом отношении местообитания. Так, стенотопные саранчовые, приуроченные в степной зоне к сообществам дерновинных злаков, в полупустыне, как правило, предпочитают не более мезофитные местообитания, а аналогичные ксерофитные ассоциации степного типа. Однако, с продвижением на юг в пределах полупустыни разреженность травостоя как в сообществах степного типа, так и в сообществах пустынного типа постепенно увеличивается (табл. 5). Именно поэтому в окрестностях Баскунчака типично степные виды (*E. pulvinatus*, *O. petraeus* и *S. eurasius*) заселяют биотопы, имеющие в среднем меньшие значения ОПП, чем в окрестностях Джаныбека. По этой же причине полупустынные виды (*A. muricatus*, *E. apicalis*, *C. barbarus*, *D. albicornis*, *E. miramae*, *E. costatus*, *Ch. dichrous* и *Ch. karelini*) в районе Джаныбека населяют биотопы со сравнительно большими значениями ОПП, чем в районе Баскунчака.

Вместе с тем, явление смены стадий в определённой степени наблюдается и у более стенотопных саранчовых. Например, в окрестностях Джаныбека *E. pulvinatus* преобладает в тырсовом сообществе (ОПП — 80%), а *O. petraeus* — в типчаково-белопопынном (ОПП — 50%) [Савицкий, 2009]. В районе Баскунчака оба вида предпочитают гребневидно-житняковое сообщество (ОПП — 50%), так как в сообществах тырсы и занимающих незначительные площади ассоциациях типчака здесь слишком сильно разреженный травостой (ОПП — 40% и ниже). *E. apicalis* в окрестностях Джаныбека населяет ассоциацию чернопопынной формации, а в районе Баскунчака, почти исключительно, встречается в мятликово-белопопынном сообществе.

В заключение отметим, что результаты анализа изменений спектров значений ОПП, предпочитаемых саранчовыми в суглинистой и песчано-суглинистой полупустыне, косвенно свидетельствуют о важном значении трофической специализации в биотопическом распределении стенотопных саранчовых. Так, рассмотренные выше примеры показывают, что многие виды, особенно узкие олигофаги и монофаги, при выборе местообитаний в разных зональных условиях проявляют больший консерватизм именно по отношению к флористическому со-

ставу потенциальных биотопов, а не по отношению к строго определённым микроклиматическим условиям. Разумеется, возможны ситуации, когда состав растительности потенциального местообитания в принципе удовлетворяет трофические потребности саранчового, но свойственные биотопу микроклиматические условия выходят за допустимые для вида пределы или близки к таковым. Тогда стенотопные виды отсутствуют или крайне редки в данном зональном ландшафте, например *M. pallidus* и *S. fischeri* в окрестностях Баскунчака.

Особенности структуры сообществ саранчовых в окрестностях озера Баскунчак

Основные показатели, характеризующие структуру населения саранчовых в исследованных биотопах, отражены в табл. 6. Сообщества этих насекомых значительно различаются как по числу видов, так и по их относительной численности. Значения индекса разнообразия (H') составляют от 0.55 до 3.21 и хорошо коррелируют со значениями индексов выровненности (E) и доминирования (d). Как и следовало ожидать, сообщества саранчовых с высоким видовым разнообразием одновременно характеризуются высокой выровненностью и низкой степенью доминирования.

Наибольшее число видов саранчовых (12–14) является постоянными обитателями биотопов со средними значениями ОПП, составляющими 40–70%. В это число входят пырейный луг и разреженные заросли тростника, характеризующиеся довольно однородным растительным покровом, а также флористически богатые местообитания: сообщество сантонинной полыни и участок псаммофитной растительности. Не более четырёх видов саранчовых населяют биотопы с наиболее экстремальными условиями: участок незакреплённого песка и сарсазановое сообщество. Большинство местообитаний населяют от 6 до 10 видов независимо от величины ОПП и флористического состава.

Высокая относительная численность саранчовых, как правило, характерна для биотопов с довольно однородным растительным покровом. Такие местообитания могут значительно различаться густотой травостоя, но характеризуются доминированием одного (пырейный луг, разреженные заросли тростника, тырсовое и чернопопынное сообщества), реже двух (солодково-вейниковый луг) видов растений. Наименьшая относительная численность саранчовых отмечена в биотопах с преобладанием

Примечания к табл. 5. Д — окрестности Джаныбекского стационара, Б — окрестности озера Баскунчак, ОГФ — открытый геофил, ПГФ — подпокровный геофил, ФХБ — факультативный хортобионт, МТБ — микрогамнобионт, ЗХБ — злаковый хортобионт, ++ — вид обычен, часто встречается или массовый в биотопе с данным значением общего проективного покрытия, + — вид редко встречается в биотопе с данным значением общего проективного покрытия.

Remarks to table 5. Д — environs of the Dzhanybek Research Station, Б — environs of the lake Baskunchak, ОГФ — open geobiont, ПГФ — underherbage geobiont, ФХБ — facultative hortobiont, МТБ — microthamnobiont, ЗХБ — gramineous hortobiont, ++ — common species in biotope with given average percent cover, + — rare species in biotope with given average percent cover.

Таблица 5. Приуроченность некоторых видов саранчовых к биотопам с разной густотой растительного покрова в окрестностях озера Баскунчак и Джаныбекского стационара
 Table 5. Distribution of some species of grasshoppers in biotopes with various average percent cover in environs of the lake Baskunchak and Dzhanybek Research Station

В И Д	Общее проективное покрытие, %										
	<1	5	5-15	15-25	25-35	35-45	45-55	55-65	65-75	75-85	
<i>Sph. coerulipes</i> (Д)	++	++	++	++	++						
<i>Sph. coerulipes</i> (Б)	++	++	++	+	+					ОГФ	
<i>Sph. eurasius</i> (Д)		+	+	+	+					ОГФ	
<i>Sph. eurasius</i> (Б)		++	++	++	+						
<i>Oe. miniata</i> (Д)		+	+	+	+	+				ОГФ	
<i>Oe. miniata</i> (Б)	+	++	++	++	++	+	+				
<i>A. muricatus</i> (Д)			+	++	++	++	+			ОГФ	
<i>A. muricatus</i> (Б)		+	++	++	++	+					
<i>E. apicalis</i> (Д)	МТБ			+	++	++	+				
<i>E. apicalis</i> (Б)			+	++	+						
<i>D. albicornis</i> (Д)	ФХБ			+	++	++	++	+			
<i>D. albicornis</i> (Б)			+	++	++	++	+				
<i>E. miramae</i> (Д)	МТБ			+	++	++	++	+			
<i>E. miramae</i> (Б)			+	++	++	++	++	+			
<i>E. costatus</i> (Д)	МТБ			+	++	++	++	+			
<i>E. costatus</i> (Б)			+	++	++	++	++	+			
<i>D. tartarus</i> (Д)	ФХБ			+	++	++	++				
<i>D. tartarus</i> (Б)				+	++	++	++	+	+		
<i>C. barbarus</i> (Д)	ФХБ				+	++	++	+			
<i>C. barbarus</i> (Б)		+	+	++	++	++	++	+	+		
<i>C. italicus</i> (Д)	ФХБ			+	++	++	++	++	+	+	
<i>C. italicus</i> (Б)				+	+	++	++	++	++	+	
<i>Oe. caerulescens</i> (Д)	ОГФ			+	++	++	++	++	++	++	
<i>Oe. caerulescens</i> (Б)					++	++	++	++	+		
<i>Oe. decorus</i> (Д)	ПГФ			+	++	++	++	++	++	++	
<i>Oe. decorus</i> (Б)					+	++	++	++	++		
<i>D. brevicollis</i> (Д)	ФХБ				++	++	++	++	+	+	
<i>D. brevicollis</i> (Б)								+	++	+	
<i>G. maritimus</i> (Д)	ЗХБ				+	++	++	++	++	++	
<i>G. maritimus</i> (Б)					+	++	++	++	++	++	
<i>G. mollis</i> (Д)	ЗХБ				+	++	++	++	++	++	
<i>G. mollis</i> (Б)						+	+	+	+	+	
<i>O. petraeus</i> (Д)	ЗХБ					+	++	++	++	++	
<i>O. petraeus</i> (Б)					+	++	++	++	++	+	
<i>E. pulvinatus</i> (Д)	ЗХБ						+	++	++	++	
<i>E. pulvinatus</i> (Б)						++	++	++	++	++	
<i>Ch. dichrous</i> (Д)	ЗХБ								++	++	
<i>Ch. dichrous</i> (Б)						++	++	++	++	++	
<i>St. eurasius</i> (Д)	ЗХБ						+	+	++	++	
<i>St. eurasius</i> (Б)						+	++	+			
<i>Ch. karelini</i> (Д)	ЗХБ								+	++	
<i>Ch. karelini</i> (Б)								+	++	++	
<i>O. haemorrhoidalis</i> (Д)	ЗХБ							+	++	++	
<i>O. haemorrhoidalis</i> (Б)									+	+	
Общее проективное покрытие в биотопах с доминированием солянок, полыней, ксерофитных или мезофитных злаков								солянки (Б)			
								полыни (Д)			
								полыни (Б)			
		ксерофитные злаки (Д)									
		ксерофитные злаки (Б)									
		мезофитные злаки (Д)									
	мезофитные злаки (Б)										

Таблица 6. Краткая характеристика изученных сообществ саранчовых
Table 6. Short characteristics of studied grasshopper communities

БИОТОПЫ	Число видов, населяющих биотоп		Общее число особей, N'	Значения индексов			Виды, доминирующие в биотопе во второй половине лета		Жизненные формы	
	на протяжении всего сезона	во второй половине лета		H□	E	d	Доминанты	Субдоминанты	Доминантов	Субдоминантов
Сарсазановое сообщество	4	4	131	0.55	0.24	0.92	<i>M. wagneri</i>	—	ОГФ	—
Участок незакрепленного песка	3	3	195	0.57	0.19	0.92	<i>Sph. coerulipes</i>	—	ОГФ	—
Солодково-вейниковый луг	9	9	360	1.49	0.43	0.76	<i>Ch. dichrous</i>	—	ЗХБ	—
Гребневидно-житняковое сообщество	9	8	278	1.75	0.55	0.60	<i>E. pulvinatus</i>	—	ЗХБ	—
Чернопопынное сообщество	8	7	306	1.76	0.59	0.56	<i>E. costatus</i>	—	МТБ	—
Тырсовое сообщество	10	10	375	2.15	0.62	0.57	<i>R. bolivari</i>	—	ЗХБ	—
Разреженные заросли тростника	14	14	298	2.19	0.53	0.63	<i>Ch. dichrous</i>	—	ЗХБ	—
Сообщество однолетних солянок	6	6	131	2.24	0.71	0.46	<i>M. wagneri</i>	—	ОГФ	—
Мятликово-белопопынное сообщество	9	6	217	2.30	0.72	0.30	<i>E. apicalis</i> <i>E. miramae</i>	<i>D. albicornis</i>	МТБ	ФХБ
Пырейный луг	14	14	764	2.31	0.59	0.57	<i>Ch. karelini</i>	—	ЗХБ	—
Итсегековое сообщество	8	6	84	2.53	0.76	0.36	<i>Oe. miniata</i>	<i>Sph. coerulipes</i> <i>Sph. eurasius</i>	ОГФ	ОГФ
Эркеково-белопопынное сообщество	10	9	178	2.83	0.85	0.29	<i>C. barbarus</i>	<i>E. miramae</i>	ФХБ	МТБ
Участок псаммофитной растительности	12	12	205	2.89	0.72	0.45	<i>M. antennatus</i>	—	ЗХБ	—
Лесополоса из тамарикса	8	8	115	2.93	0.82	0.27	<i>D. tartarus</i>	<i>G. maritimus</i> <i>E. miramae</i>	ФХБ	ЗХБ МТБ
Сообщество польни сантонинной	14	14	270	3.21	0.80	0.27	<i>M. wagneri</i>	<i>H. adspersa</i>	ОГФ	ТБ

Примечание. Условные обозначения как в табл. 2.
Remarks. Abbreviations as in Table 2.

Таблица 7. Спектры жизненных форм саранчовых в изученных биотопах
Table 7. Spectrums of life-forms of grasshoppers in studied biotopes

БИОТОПЫ	Жизненные формы саранчовых							Общее число особей
	ТБ	МТБ	ОЗХБ	ЗХБ	ФХБ	ПГФ	ОГФ	
Сарсазановое сообщество	—	4 3.1%	—	—	7 5.3%	—	120 91.6%	131
Сообщество однолетних солянок	—	1 0.8%	16 12.2%	3 2.3%	51 38.9%	—	60 45.8%	131
Сообщество полыни сантонинной	46 17.0%	51 18.9%	8 3.0%	16 5.9%	71 26.3%	—	78 28.9%	270
Разреженные заросли тростника	3 1.0%	6 2.0%	27 9.1%	214 71.8%	24 8.1%	4 1.3%	20 6.7%	298
Солодково-вейниковый луг	20 5.5%	3 0.8%	—	326 90.6%	11 3.1%	—	—	360
Пырейный луг	—	—	—	600 78.5%	148 19.4%	11 1.4%	5 0.7%	764
Лесополоса из тамарикса	—	15 13.0%	—	43 37.4%	36 31.3%	—	21 18.3%	115
Участок псаммофитной растительности	—	4 2.0%	4 2.0%	128 62.4%	20 9.7%	4 2.0%	45 21.9%	205
Гребневидно-житняковое сообщество	—	—	—	246 88.5%	25 9.0%	7 2.5%	—	278
Тырсовое сообщество	—	27 7.2%	—	274 73.1%	61 16.3%	13 3.4%	—	375
Эркеково-белопольное сообщество	—	41 23.0%	—	30 16.9%	93 52.2%	14 7.9%	—	178
Мятликово-белопольное сообщество	—	129 59.5%	—	—	56 25.8%	—	32 14.7%	217
Чернопольное сообщество	—	241 78.7%	—	—	62 20.3%	—	3 1.0%	306
Итсегековое сообщество	1 1.2%	1 1.2%	—	—	17 20.2%	—	65 77.4%	84
Участок незакрепленного песка	—	1 0.5%	—	2 1.0%	1 0.5%	5 2.6%	186 95.4%	195

Примечание. Условные обозначения как в табл. 2.
Remarks. Abbreviations as in Table 2.

сочных солянок (сообщества итсегека, сарсазана и однолетних солянок) и под пологом кустарниково-древесной растительности (лесополоса из тамарикса). Местообитания наиболее богатые флористически и микробиотопически (участок псаммофитной растительности, сообщества сантонинной полыни и эркеково-белопольное) характеризуются умеренной численностью саранчовых.

Сообщества саранчовых с высокой численностью особей включают 9–14 видов. Сообщества с невысокой плотностью особей, как правило, включают меньшее число видов. Однако, строгая корреляция между числом видов и относительной численностью саранчовых в местообитании отсутствует. Так, сообщества саранчовых с умеренной плотностью особей могут иметь как богатый (участок псаммофитной растительности, ассоциации санто-

нинной полыни), так и бедный (сарсазановое сообщество) видовой состав.

Согласно значениям индекса Шеннона наибольшее видовое разнообразие имеет население саранчовых следующих местообитаний: лесополосы из тамарикса, участка псаммофитной растительности, сообщества сантонинной полыни и эркеково-белопольного сообщества (табл. 6). Перечисленные биотопы характеризуются средними значениями ОПП (40–50%), довольно богатым растительным покровом, образованным разными жизненными формами растений (полукустарнички, дерновинные злаки и др.) — т.е. сложной пространственно-механической структурой. Благодаря этому здесь имеется широкий спектр микробиотопических условий, что создаёт предпосылки для сосуществования представителей разных жизненных форм. Сообщества

Таблица 8. Трофическая структура сообществ саранчовых в окрестностях озера Баскунчак
Table 8. Trophic structure of grasshopper communities in environs of the lake Baskunchak

Тип пищевой специализации	БИОТОПЫ														
	Сарсазановое сообщество	Сообщество однолетних солянок	Сообщество польны сантонинной	Разреженные заросли тростника	Солодково-вейниковый луг	Пырейный луг	Лесополоса из тамарикса	Участок псаммофитной растительности	Гребневидножигняково-вое сообщество	Тырсовое сообщество	Эркеково-белопольное сообщество	Мягиково-бело-польное сообщество	Чернопольное сообщество	Итсегековое сообщество	Участок незакрепленного песка
Злаково-осоковый	—	3	14	189	272	70	—	16	—	3	—	—	—	—	—
Гигромезофитно-злаковый	—	—	—	8	1	435	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Общезлаковый	—	16	8	36	28	69	8	103	175	67	37	—	—	—	6
Ксерофитно-злаковый	—	—	1	—	—	26	12	6	74	217	2	—	—	—	1
Злаково-разнотравный	—	23	8	21	31	16	23	11	4	—	5	—	—	—	—
С преобладанием злаков в пищевом рационе	—	42	31	254	332	616	43	136	253	287	44	—	—	—	7
Злаково-полюнный	1	1	7	5	—	63	32	12	9	33	19	55	46	5	1
Полюнный	4	1	51	6	3	—	15	4	—	27	41	129	241	1	1
Полюнно-солянковый	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	6	1	5	3	—
С преобладанием полей в пищевом рационе	5	2	58	11	3	63	47	16	9	61	66	185	292	6	2
Солянковый	120	60	117	20	—	—	1	—	—	—	—	—	—	2	—
Злакоядные полифаги	—	19	8	6	1	5	20	45	—	—	—	20	3	47	185
Незлакоядные полифаги	6	8	56	7	24	80	4	8	16	27	68	12	11	26	1
Общее число особей, N'	131	131	270	298	360	764	115	205	278	375	178	217	306	84	195

саранчовых таких биотопов характеризуются также низкой степенью доминирования и невысокой численностью особей. Напротив, сообщества с высокой численностью саранчовых, как правило, обладают большей степенью доминирования и, соответственно, меньшим видовым разнообразием.

Резкое доминирование одного или двух видов имеет место в большинстве изученных сообществ саранчовых. При этом в 8 из 15 биотопов наиболее массовый вид составляет более 50% ($d > 0.50$) всего населения саранчовых (табл. 6). Большинство исследованных сообществ саранчовых оказались монодоминантными. Только в одном биотопе доминантами являются два вида. Субдоминанты

отмечены в 5 местообитаниях, а общее число доминантов и субдоминантов не превышает 3 видов. Как правило, в биотопе доминируют представители одной жизненной формы. Однако, в местообитаниях с наиболее сложной пространственно-механической структурой обычно доминируют 2–3 вида саранчовых, принадлежащих к разным жизненным формам.

На протяжении сезона в структуре сообществ саранчовых полупустыни происходят определённые изменения, связанные с особенностями фенологии разных видов. Так, ко второй половине лета почти полностью исчезает большинство весенне-раннелетних видов: *P. bispinosa*, *A. muricatus*,

Таблица 9. Пищевая специализация саранчовых в изученных биотопах
Table 9. Food specialization of grasshoppers in studied biotopes

БИОТОПЫ	Характеристика растительности биотопа		Степень пищевой специализации				Преобладающая группа растений в пищевом рационе			Общее число особей
	Доминирующие группы растений в биотопе	ОПП, %	МНФ	УОЛФ	шОЛФ	ПЛФ	злаки	полыни	маревые	
Участок незакрепленного песка	—	< 1	1 0.5%	7 3.6%	1 0.5%	186 95.4%	7 3.6%	2 1.0%	—	195
Итсегековое сообщество	маревые	5	1 1.2%	4 4.8%	3 3.6%	76 90.4%	—	6 7.1%	5 6.0%	84
Сарсазановое сообщество	маревые	40	4 3,0%	121 92,4%	—	6 4,6%	—	5 3,8%	120 91,6%	131
Сообщество однолетних солянок	маревые мезофитные злаки	50	1 0,8%	77 58,8%	26 19,8%	27 20,6%	42 32,1%	2 1,5%	60 45,8%	131
Сообщество полыни сантонинной	полыни маревые кермековые	50	51 18,9%	130 48,1%	22 8,2%	67 24,8%	31 11,5%	58 21,5%	117 43,3%	270
Солодково-вейниковый луг	мезофитные злаки бобовые	80	3 0,8%	29 8,1%	303 84,2%	25 6,9%	332 92,2%	3 0,8%	—	360
Гребневидно-житняковое сообщество	ксерофитные злаки	50	—	254 91,4%	4 1,4%	20 7,2%	253 91,0%	9 3,2%	—	278
Разреженные заросли тростника	мезофитные злаки	60	6 2,0%	64 21,5%	214 71,8%	14 4,7%	254 85,3%	11 3,7%	20 6,7%	298
Пырейный луг	мезофитные злаки	70	—	532 69,6%	134 17,5%	98 12,8%	616 80,6%	63 8,2%	—	764
Тырсовое сообщество	ксерофитные злаки	40	240 64,0%	101 26,9%	4 1,1%	30 8,0%	287 76,5%	61 16,3%	—	375
Участок псаммофитной растительности	полыни молочайные злаки	40	4 2,0%	109 53,2%	28 13,6%	64 31,2%	136 66,3%	16 7,8%	—	205
Лесополоса из тамарикса	злаки полыни	40	15 13,1%	22 19,1%	23 20,0%	55 47,8%	43 37,4%	47 40,9%	1 0,9%	115
Эркеково-белопольное сообщество	ксерофитные злаки полыни	40	43 24,1%	56 31,5%	11 6,2%	68 38,2%	44 24,7%	66 37,1%	—	178
Мятликово-белопольное сообщество	полыни ксерофитные злаки	20	129 59,4%	50 23,0%	1 0,5%	37 17,1%	—	185 85,3%	—	217
Чернополынное сообщество	полыни	20	241 78,8%	46 15,0%	5 1,6%	14 4,6%	—	292 95,4%	—	306

D. carinata, *D. tibialis*, *C. variabilis*, *D. kraussi*, *P. microptera*, *Ae. volgensis*, *S. eurasius* и *S. fischeri*. Имаго некоторых из них в первой половине лета являются субдоминантами (*S. eurasius*, *D. tibialis*,) или доминантами (*D. kraussi*) в соответствующих биотопах на фоне личинок летних и позднелетних видов. В целом состав доминирующих видов ко второй половине лета меняется незначительно.

Каждое сообщество саранчовых характеризуется определённым спектром жизненных форм (табл. 7). Злаковые хортобионты преобладают в биотопах, где ОПП составляет более 40%, а растительный покров образуют преимущественно злаки. Геофилы доминируют в местообитаниях, где ОПП не превышает 50%, а в растительном покрове преобладают полыни или маревые, либо растения почти отсутствуют. Мик-

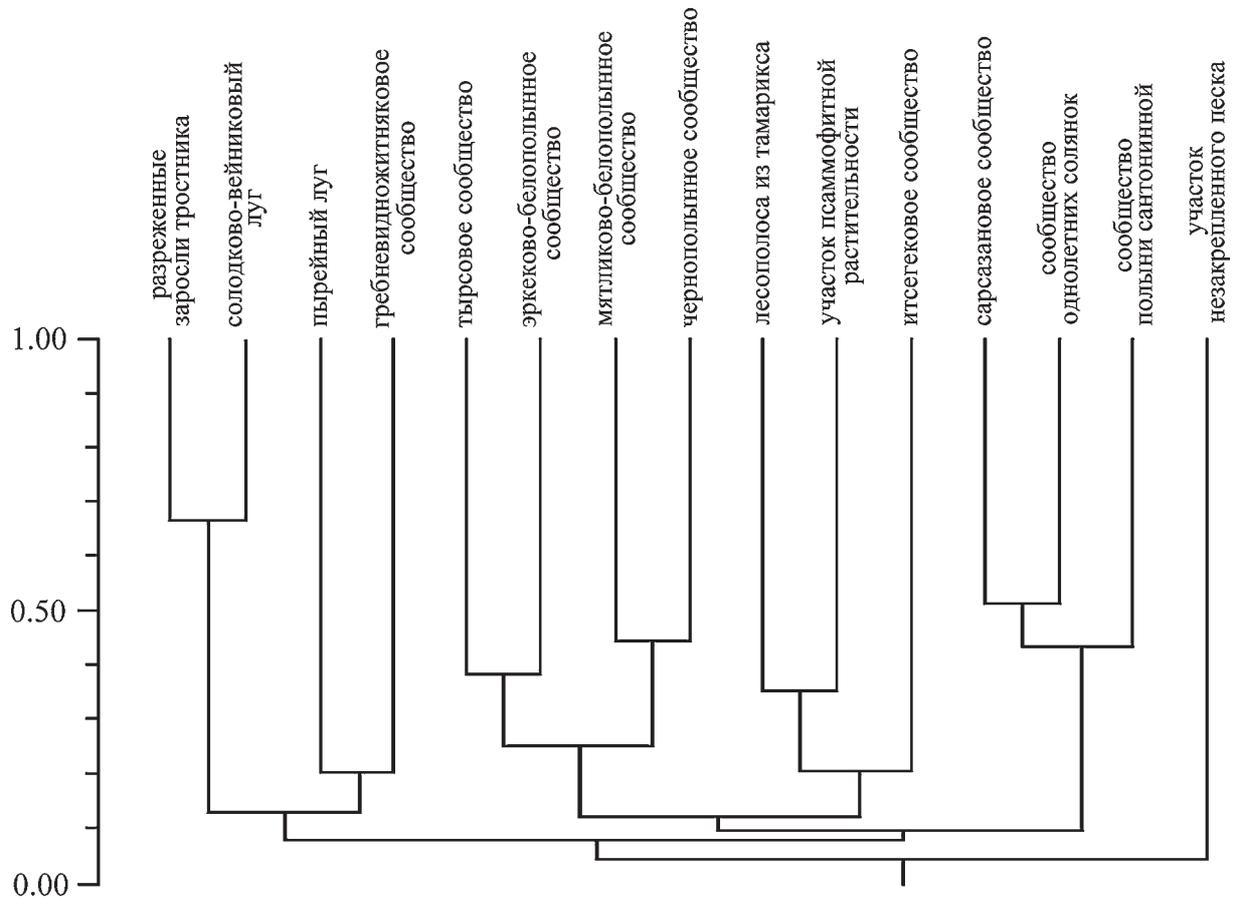


Рис. 1. Дендрограмма, иллюстрирующая сходство видового и количественного состава населения саранчовых разных биотопов в окрестностях озера Баскунчак (на основе данных табл. 4).

Fig. 1. Dendrogram illustrating the similarity of species and quantitative composition of the population of grasshoppers in different biotopes in environs of the lake Baskunchak (based on data of the table 4).

ротамнобиоты и факультативные хортобиоты преобладают в биотопах, где ОПП варьирует от 20 до 50%. При этом микротамнобиоты предпочитают местообитания с доминированием полыней, а факультативные хортобиоты заселяют более широкий спектр биотопов. Этот факт подчеркивает экологическую специфику факультативных хортобиотов, занимающих промежуточное положение между геофилами и злаковыми хортобиотами.

Особенности трофической структуры сообществ саранчовых в окрестностях Баскунчака иллюстрируют табл. 8 и 9. Среди саранчовых удобно выделить три основные группы видов, представители которых питаются преимущественно злаками, полынными или маревыми, соответственно таксономической принадлежности основных эдификаторов в растительных сообществах полупустыни. Однако, мы не разделяли виды, питающиеся преимущественно ксерофитными или мезофитными злаками, так как многие саранчовые с общезлаковым и злаково-разнотравным типом питания охотно поедают обе группы злаков.

Как видно, во всех биотопах лугового и степного типа доминируют саранчовые, питающиеся преимущественно злаками. В местообитаниях с преоб-

ладанием солянок или полыней доминируют саранчовые, основу пищевого рациона которых составляют, соответственно, маревые или полыни. В биотопах практически лишённых растительности преобладают полифаги, а доля саранчовых с чётко выраженной пищевой специализацией здесь невелика. Полифаги хорошо представлены и в местообитаниях с флористически богатым растительным покровом, в частности, во всех биотопах, характеризующихся самым богатым населением саранчовых ($H' > 2.8$). В некоторых биотопах (лесополоса из тамарикса, сообщество однолетних солянок, сантонинной полыни и эркеково-белопопынное), соответственно их флористическому составу, хорошо представлены саранчовые с разными вариантами пищевых предпочтений. Отметим также, что во всех биотопах с более или менее однородным растительным покровом доминируют олигофаги (чаще узкие) или монофаги, характер пищевой специализации которых соответствует составу растительности.

Таким образом, набор видов в каждом сообществе саранчовых определяется не только специфической микробиотопическими условиями местообитания,

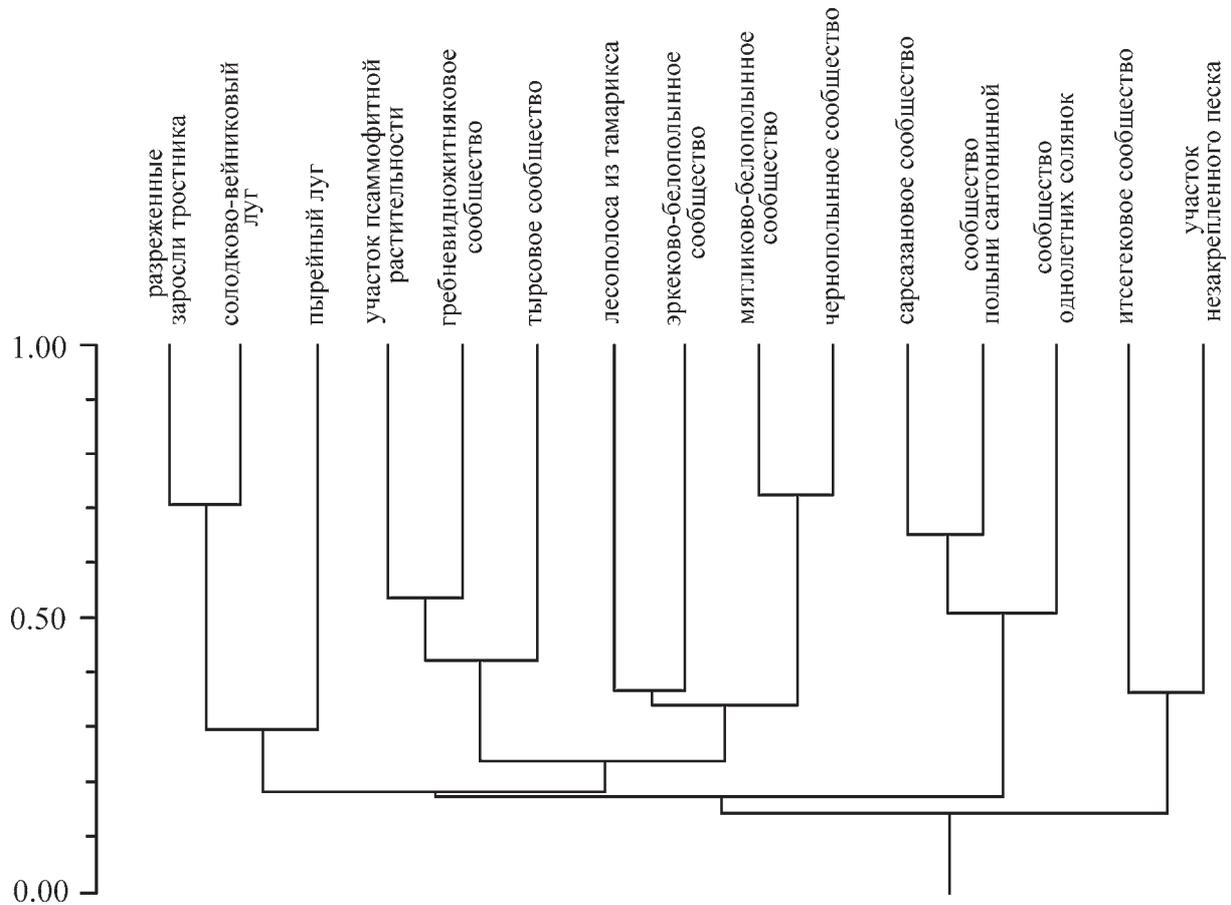


Рис. 2. Дендрограмма, иллюстрирующая сходство трофической структуры населения саранчовых разных биотопов в окрестностях озера Баскунчак (на основе данных табл. 8).

Fig. 2. Dendrogram illustrating the similarity of trophic structure of the population of grasshoppers in different biotopes in environs of the lake Baskunchak (based on data of the table 8).

но и в значительной степени особенностями существующей здесь кормовой базы.

Результаты анализа сходства населения саранчовых разных биотопов представлены на рис. 1 и 2. Рис. 1 отражает сходство сообществ саранчовых по данным учётов относительной численности, а рис. 2 — их сходство на основе соотношения численности групп с разной пищевой специализацией. Исходными данными для построения дендрограмм послужили материалы, представленные в табл. 4 и 8, соответственно.

По особенностям видового и количественного состава сообщества Acridoidea в окрестностях Баскунчака образуют несколько групп (рис. 1). Всем сообществам саранчовых противопоставляется население участка незакрепленного песка. Отдельный кластер образуют сообщества галофитных местообитаний. Однако, сообщества саранчовых, связанные с дерновинно-злаковыми ассоциациями, оказались распределены между группами сообществ, приуроченных к местообитаниям лугового типа и биотопам с доминированием полыней. Отдельную группу образуют сообщества саранчовых лесополосы из

тамарикса, участка псаммофитной растительности и ассоциаций итсегека. Отметим также невысокие значения индексов сходства, которые в большинстве случаев не превышают 0.50, что свидетельствует о высоком своеобразии большинства изученных сообществ.

Сравнение трофической структуры сообществ саранчовых (рис. 2) показало, что отдельный кластер образуют не только сообщества, приуроченные к галофитным местообитаниям, но и сообщества, связанные с биотопами лугового типа. Кроме того, ясно разделены сообщества, населяющие ассоциации дерновинных злаков и полыней. Всем сообществам противопоставляется население местообитаний почти лишённых растительного покрова (участок незакрепленного песка и ассоциации итсегека), а сообщества, населяющие биотопы со смешанной в геоботаническом отношении растительностью (участок псаммофитной растительности, лесополоса из тамарикса и эркеково-белопопынное сообщество), примыкают к одной из упомянутых групп. Таким образом, дендрограмма сходства сообществ саранчовых, построенная на основе сравнения их трофической структу-

ры, интерпретируется более определённо, чем дендрограмма, полученная в результате сопоставления их видового и количественного состава. Помимо этого, сравнение населения саранчовых на основе их пищевых связей, показывает в среднем более высокий уровень сходства между сообществами этих насекомых в пределах каждой из указанных групп биотопов. Этот результат ещё раз подчеркивает значительное соответствие специфики кормовой базы и трофической структуры населения саранчовых в биотопах полупустыни.

В целом, как и при анализе биотопической приуроченности, сравнение структуры сообществ позволяет выделить в окрестностях Баскунчака четыре основных комплекса саранчовых, которые топически и трофически связаны с определёнными ассоциациями разных экогенетических рядов: 1) с биотопами лугового типа (судя по всему, в большинстве случаев представляющими собой разные стадии гидросерий); 2) с галофитными биотопами (разные стадии галосерий); 3) с биотопами, где доминируют полыни (ранние стадии ксерогеосерий); 4) с биотопами, где доминируют дерновинные злаки (более поздние стадии ксерогеосерий). Полупустыню населяют также отдельные виды, тяготеющие к ассоциациям псаммосерий (например, *S. coeruleipes* и *M. antennatus*). Однако, особые сообщества саранчовых, связанные с различными ассоциациями псаммосерий, формируются только южнее в песчаной пустыне.

Завершая анализ структуры сообществ саранчовых полупустыни, ещё раз отметим, что наибольшее видовое богатство наблюдается, как правило, в биотопах со сложной пространственно-механической структурой. Разнородная обстановка таких биотопов способствует совместному обитанию видов, относящихся к разным жизненным формам, имеющих существенные различия в трофической специализации и других биоэкологических особенностях. Вместе с тем, такие местообитания характеризуются умеренной, а иногда и низкой, численностью саранчовых. Судя по всему, условия подобных биотопов не позволяют более специализированным (например, трофически) видам достигать здесь высокой численности. Поэтому они наиболее полно реализуют свой репродуктивный потенциал в местообитаниях с более однородными условиями.

Сопоставив изложенные выше материалы и данные, представленные в табл. 4 и 6, нетрудно убедиться, что в большинстве биотопов доминирующими видами являются более стенотопные саранчовые, которых мы можем вполне определённо отнести к тому или иному комплексу видов. Такие доминирующие виды вместе с другими стенотопными видами образуют ядро сообщества саранчовых. Политопные виды сложно отнести определённо к тому или иному комплексу видов: в сообществе они образуют менее консервативную и более подвижную составляющую. Их доля выше во флористически богатых биотопах, а в некоторых из них они

входят в число доминирующих видов (эркеково-белополынное сообщество, лесополоса из тамарикса). Подобные местообитания представляют собой сложную мозаику ассоциаций, соответствующих разным стадиям одного или разных экогенетических рядов. Поэтому в таких биотопах могут также успешно сосуществовать относящиеся к разным комплексам стенотопные виды саранчовых.

Акустические ниши саранчовых в окрестностях озера Баскунчак

Почти половина видов саранчовых, отмеченных нами в окрестностях озера Баскунчак, относятся к подсемейству Gomphocerinae, представители которого обладают наиболее развитой системой акустической коммуникации среди Acridoidea.

Ранее было показано, что виды этого подсемейства, населяющие один биотоп, занимают разные акустические ниши [Бухвалова, Жантiev, 1993; Bukhvalova, 2005]. При этом отсутствие в биотопе свободных акустических ниш может являться лимитирующим фактором, ограничивающим распространение видов, определяя, тем самым, видовой состав сообществ саранчовых. Дифференциацию таких ниш, по мнению цитируемых авторов, обеспечивают устойчивые различия амплитудно-временных параметров призывных сигналов разных видов, в том числе тип сигнала, особенности внутренней структуры серий и значения периода повторения серий. Действительно, рядом исследователей было показано, что Gomphocerinae для опознавания конспецифических сигналов используют целый набор признаков, в том числе расчленённость сигналов на серии и деление фраз на разные фазы, длительность серий и величину интервалов между ними, внутреннюю структуру, степень скважности и форму огибающей серий [Helvesen, 1972; Helvesen & Helvesen, 1983; Веденина, Жантiev, 1990; Stumpner & Helvesen, 1994 и др.]. Таким образом, амплитудно-временные параметры звуковых сигналов могут быть использованы для определения границ акустических ниш саранчовых.

М.А. Бухваловой были изучены акустические ниши в сообществах саранчовых степных и луговых ландшафтов, при этом в одном районе исследования было обнаружено до 14 видов Gomphocerinae. Собраный нами материал позволил провести аналогичный анализ на примере сообществ саранчовых полупустыни, где симпатрично живёт значительно большее число видов этого подсемейства. Нами уже опубликованы результаты такого анализа для сообществ саранчовых в окрестностях Джаныбека [Савицкий, 2009], которые в целом подтверждают выводы, сделанные ранее Бухваловой и Жантievым [1993].

Проведённый ранее сравнительный анализ акустического и полового поведения саранчовых Нижнего Поволжья [Савицкий, 2004] показал, что акустические ниши разных видов Acridoidea в первую

очередь характеризуют особенности призывных сигналов. Поэтому для определения границ этих ниш достаточно проанализировать амплитудно-временные параметры только призывных сигналов, как это и было сделано ранее Бухваловой и Жантиевым [1993]. Такой анализ включает: 1) выделение основных типов призывных сигналов, определяющих первые уровни разделения акустических ниш; 2) выявление параметров, определяющих дифференциацию ниш разных видов в пределах каждого типа сигналов. Вместе с тем, высшему уровню дифференциации таких ниш соответствуют разные типы стратегий полового поведения саранчовых.

Мы выделяем три основных типа стратегий полового поведения саранчовых [Савицкий, 2004, 2007б; Савицкий, Лекарев, 2007]: гомфоцероидный, эдиподиоидный и подисмоидный. В первом случае самцы и самки находят друг друга главным образом благодаря акустической коммуникации, а призывный сигнал самцов — полифункциональный. Во втором случае самцы и самки находят друг друга благодаря сочетанию акустического и демонстрационного поведения, а призывный сигнал самцов — неполифункциональный. Самцы и самки акустически малоактивных или «немых» видов имеют подисмоидный тип стратегии полового поведения и находят друг друга с помощью зрительных стимулов и, по-видимому, феромонной коммуникации, а в составе их акустического репертуара отсутствуют призывные сигналы.

В окрестностях озера Баскунчак гомфоцероидный тип стратегии полового поведения имеют все виды подсемейства Gomphocerinae и *Stethophyma grossum* (всего 23 вида саранчовых). *Asiotmethis muricatus*, *Dericorys tibialis*, *Acrida oxycephala* и большинство видов подсемейства Oedipodinae имеют эдиподиоидную стратегию полового поведения. Акустическое и половое поведение *Pyrgomorpha bispinosa*, *Egnatius apicalis*, видов родов *Calliptamus* и *Heteracris*, *Duroniella carinata*, а также ряда Oedipodinae изучено недостаточно, поэтому пока сложно сделать определённые выводы о свойственных этим видам репродуктивных стратегиях: можно лишь утверждать, что она не является гомфоцероидной.

Амплитудно-временные параметры акустических сигналов саранчовых, населяющих окрестности озера Баскунчак, детально описаны и проиллюстрированы нами ранее [Савицкий, 2000, 2002б, 2005, 2007а; Савицкий, Лекарев, 2007]. Отметим, что в сигналах саранчовых разным ритмическим уровням соответствуют пульсы, серии и фразы. Пульсы возникают при однократном смещении элементов стридуляционного аппарата. Группы периодически повторяющихся пульсов образуют серии, которые объединяются во фразы. Фразу, состоящую из одной серии, мы называем простой. Сложная фраза включает несколько или много серий. Период повторения серий (далее ППС) — это промежуток времени от начала одной серии до начала следующей.

Особенности разных типов призывных сигналов и параметры, обеспечивающие разделение акустических ниш саранчовых, имеющих гомфоцероидный тип стратегии полового поведения, были детально рассмотрены на примере сообществ саранчовых в окрестностях Джаныбека [Савицкий, 2009]. Выделяя разные типы призывных сигналов, мы учитывали состав фразы (простая или сложная; сколько типов серий включает), периодичность повторения фраз и особенности структуры серий. В целом принятая нами классификация типов призывных сигналов соответствует предложенной ранее [Бухвалова, Жантиев, 1993], но сигналы II типа мы делим на три группы, а сигналы III и IV типа рассматриваем в новом объёме. В особый тип (крыловые сигналы) мы выделяем также сигналы, издаваемые с помощью крыльев. Поскольку состав Gomphocerinae в окрестностях Баскунчака и Джаныбека в основном совпадает, здесь мы приводим только данные о временных параметрах их призывных сигналов (табл. 10).

Призывные сигналы I типа в окрестностях Баскунчака имеют два вида саранчовых. Столько же видов имеют сигналы IV типа (табл. 10). Среди саранчовых с гомфоцероидной стратегией полового поведения лишь *Stenobothrus eurasius hyalosuperficies* издаёт призывные сигналы с помощью крыльев. По амплитудно-временным параметрам сигналы указанных видов хорошо отличаются от сигналов других Gomphocerinae и *S. grossum*. Таким образом, нет сомнений, что эти виды занимают особые акустические ниши, не перекрывающиеся с таковыми других саранчовых.

Призывные сигналы II типа имеют 9 видов (табл. 10). По особенностям внутренней структуры серий, составу фраз и периодичности их повторения сигналы этого типа мы делим на три группы [Савицкий, 2009]. В пределах каждой из них разделение акустических ниш видов возможно, главным образом, по ППС. Распределение значений ППС в сигналах рассматриваемых видов иллюстрирует рис. 3. Как видно, у трёх пар видов диапазоны значений ППС полностью перекрываются. Таким образом, можно заключить, что и акустические ниши *Omocestus haemorrhoidalis* и *Ramburiella turcomana*, *Glyptobothrus maritimus* и *S. fischeri*, *Eremippus costatus* и *G. parallelus*, соответственно, полностью или в значительной степени перекрываются. Косвенно этот вывод подтверждает также следующий факт: в лабораторных условиях самцы *G. maritimus* часто отвечают на призывные сигналы *S. fischeri*, а самцы *S. fischeri* на сигналы *G. maritimus*.

Призывные сигналы III типа имеют 8 видов (табл. 10). Серии в составе сигналов каждого из них имеют характерный видоспецифический амплитудно-временной рисунок. Это позволяет полагать, что каждый из этих видов занимает особую акустическую нишу. Вместе с тем, анализ гетероспецифических реакций самцов рассматриваемых видов показывает, что, по-видимому, частично перекрываются акустические ниши *Dociolestes tartarus* и

Таблица 10. Временные параметры призывных сигналов саранчовых, имеющих гомфоцероидный тип стратегии полового поведения
 Table 10. Temporal parameters of calling songs of grasshoppers with gomphoceroid type of strategy of sexual behavior

Тип сигнала	В И Д	Продолжительность фразы, с	Количество серий во фразе	Количество фраз в сигнале	Продолжительность интервала между фразами, с	Период повторения серий 1-го типа, мс	Период повторения серий 2-го типа, мс
I	<i>O. petraeus</i>	2.0□4.2	6□13	1, редко 2	—	250□475	—
	<i>G. mollis</i>	6.0□35.5	15□85	1	—	250□560	—
II-A	<i>O. haemorrhoidalis</i>	1.6□4.9	41□99	1, редко 2	—	27□60	—
	<i>R. turcomana</i>	0.6□1.9	10□35	1, редко 2	—	39□70	—
	<i>S. fischeri</i>	3.6□4.7	34□48	1	—	83□130	—
	<i>G. maritimus</i>	0.6□6.1	6□48	1□2, реже 3□4	0.4□4.5	80□180	—
	<i>G. macrocerus</i>	2.9□17.5	17□74	1	—	150□270	—
II-B	<i>E. pulvinatus</i>	0.13□0.62	4□11	5□50 и более	0.3□0.9	33□57	—
	<i>E. costatus</i>	0.4□1.5	5□14	3□21	2.0□6.0	50□150	—
	<i>G. parallelus</i>	1.0□1.7	9□19	3□60 и более	3.3□6.3	95□145	—
II-C	<i>M. antennatus</i>	0.4□3.5	10□68	1, реже 2□3	0.4□4.0	35□75	—
III	<i>Ch. karelini</i>	0.26□0.54	1	2□6, редко 1	1.5□5.0	—	—
	<i>P. microptera</i>	1.0□1.3	1	2□6 и более	0.5□5.0	—	—
	<i>R. bolivari</i>	0.068□0.167	1	9□35	0.3□2.1	—	—
	<i>D. brevicollis</i>	0.025□0.115	1	6□38	0.3□1.5	—	—
	<i>D. tartarus</i>	0.080□0.225	1	6□42	0.3□2.5	—	—
	<i>D. albicornis</i>	0.085□0.210	1, редко 2	6□15	0.4□2.4	—	—
	<i>D. kraussi</i>	0.065□0.225	1	2□22	0.2□1.6	—	—
	<i>S. grossum</i>	0.006□0.008	1	5□7	0.8□3.0	—	—
IV	<i>Ch. dichrous</i>	0.38□0.98	7□16	2□10	1.0□2.2	60□105	45□75
	<i>E. miramae</i>	1.5□3.3	14□35	1□2, реже 3	3.4□4.6	45□150	45□100

D. brevicollis, *R. bolivari* и *D. tartarus*, *D. kraussi* и *D. albicornis*, соответственно [Савицкий, 2000, 2004]. Не исключено также, что акустическая ниша *Pararcyptera microptera* частично перекрывается с таковыми у *D. tartarus* и *R. bolivari*.

В целом сравнительный анализ параметров призывных сигналов саранчовых, имеющих гомфоцероидный тип стратегии полового поведения, показывает, что в окрестностях Баскунчака большинство таких видов имеют особые акустические ниши, у неко-

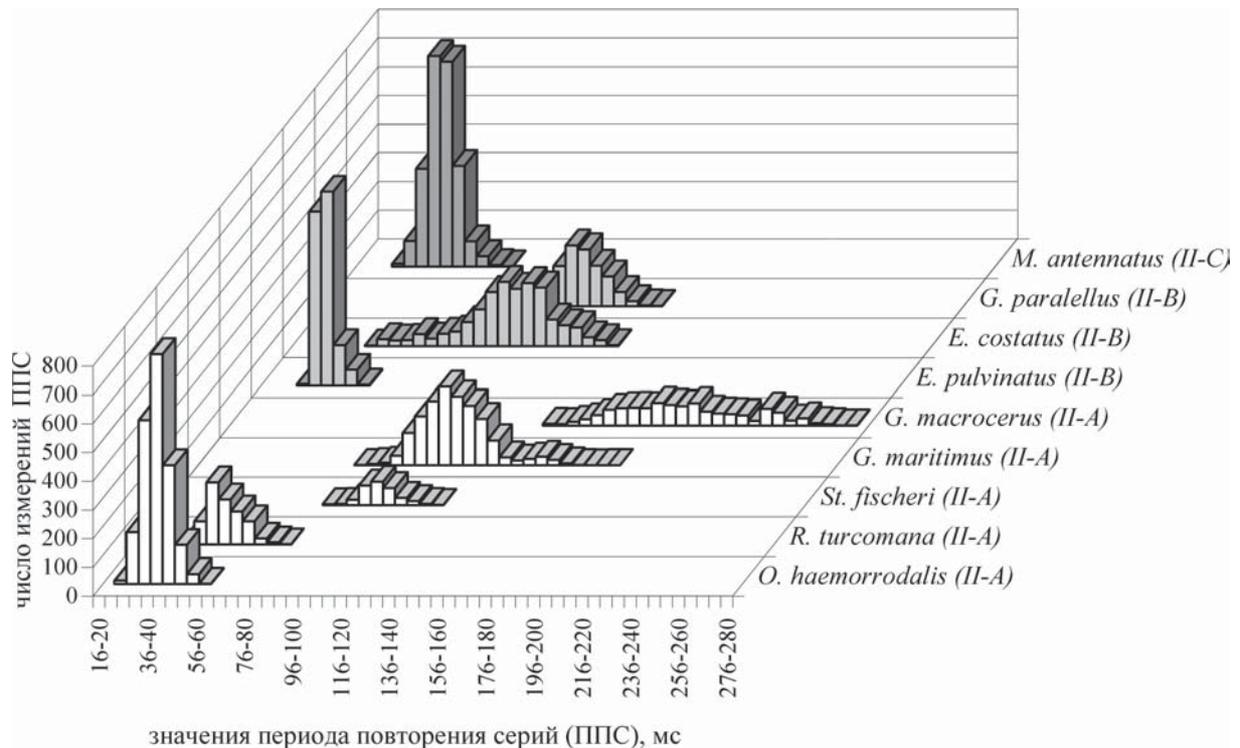


Рис. 3. Распределение значений ППС в призывных сигналах II типа у саранчовых, населяющих окрестности озера Баскунчак.
Fig. 3. Histograms of distribution of echeme repetition period in calling songs of II type of grasshoppers inhabiting environs of the lake Baskunchak.

торых видов они перекрываются частично и лишь у трёх пар видов с призывными сигналами II типа совпадают практически полностью. В соответствии с принципом конкурентного исключения акустические ниши таких симпатрических видов должны быть в достаточной степени изолированы, чтобы обеспечить надёжную репродуктивную изоляцию их популяций. Нетрудно убедиться, что в окрестностях Баскунчака необходимое разобщение акустических ниш таких видов обеспечивают различия в биотопической приуроченности и фенологии имаго.

Так, каждый из видов с призывным сигналом III типа имеет наиболее предпочитаемые местообитания (табл. 4). Кроме того, *P. microptera* и *D. kraussi* являются весенне-раннелетними, а *D. tartarus*, *D. albicornis* и *R. bolivari* — летними видами. Благодаря этому периоды наибольшей акустической активности самцов *P. microptera* и *D. kraussi* почти не перекрываются с таковыми у *D. tartarus*, *D. albicornis* и *R. bolivari*. Таким образом, достаточную временную и пространственную изоляцию популяций рассматриваемых видов обеспечивают их экологические особенности. Хотя эта изоляция не полная, она существенно снижает вероятность гетероспецифических контактов.

Необходимое разобщение акустических ниш *O. haemorrodalis* и *R. turcomana*, *E. costatus* и *G. paralellus*, соответственно, обеспечивают существенные различия в биотопической приуроченнос-

ти этих видов (табл. 4). Наконец, крайне редкий в окрестностях Баскунчака *S. fischeri* также найден в биотопе, где *G. maritimus* отсутствовал. В результате, в одном биотопе из числа видов с призывными сигналами II типа (рис. 4–5) сосуществуют только такие, которые имеют заведомо разные акустические ниши. При этом в одном местообитании, даже с учётом единично пойманных видов, встречается не более четырёх таких видов.

Таким образом, результаты наших исследований в целом подтверждают вывод Бухваловой и Жантиева [1993] о том, что населяющие один биотоп виды подсемейства Gomphocerinae занимают разные акустические ниши. Вместе с тем, необходимо отметить, что в окрестностях Баскунчака, как и во всех пунктах исследований Бухваловой, пространственную разобщённость акустических ниш саранчовых можно объяснить разными биотопическими предпочтениями и фенологическими особенностями видов. Иначе говоря, эти данные не являются прямыми доказательствами существования в сообществах саранчовых конкуренции за акустическое пространство.

В этой связи особого внимания заслуживает случай почти полного перекрытия акустических ниш у *S. fischeri* и *G. maritimus*. С нишами этих видов также существенно перекрывается акустическая ниша *Myrmeleotettix pallidus*. Как и следовало ожидать, в соответствии с принципом конкурентного исключения, в окрестностях Джаныбека эти три вида населяют

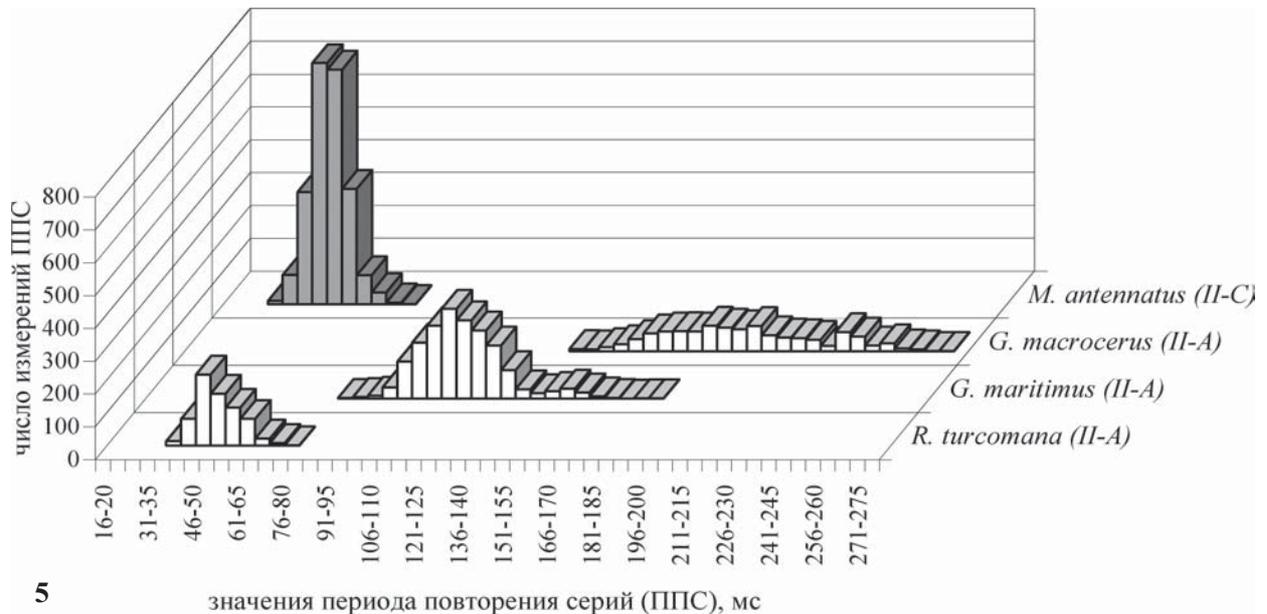
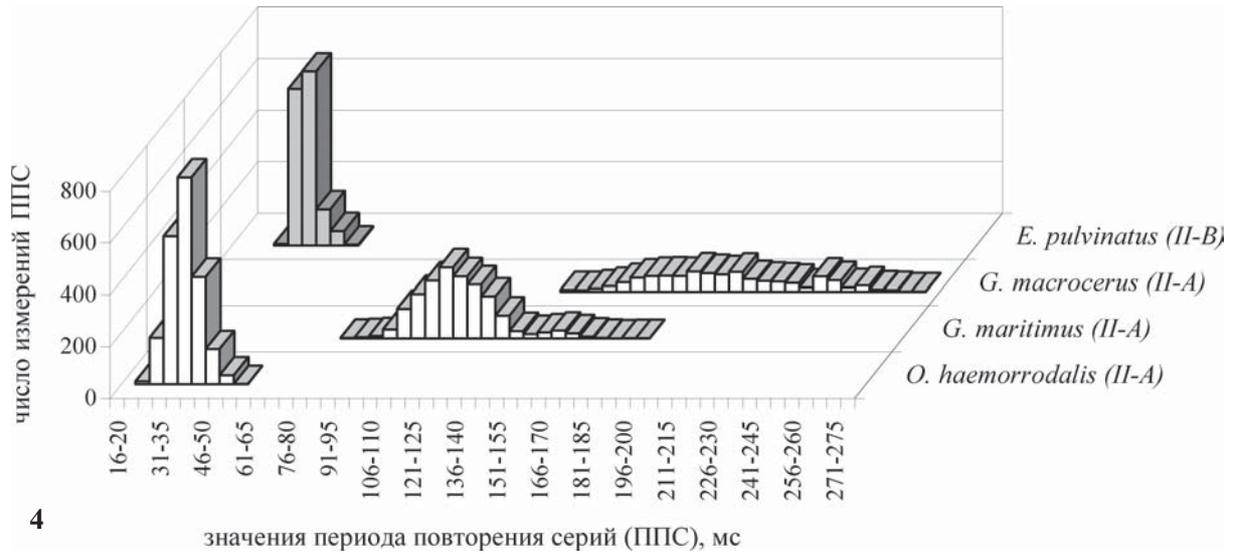


Рис. 4–5. Распределение значений ППС в призывных сигналах II типа у саранчовых в окрестностях озера Баскунчак: 4 — населяющих лесополосу из тамариска; 5 — населяющих участок псаммофитной растительности.

Figs 4–5. Histograms of distribution of echeme repetition period in calling songs of II type of grasshoppers in environs of the lake Baskunchak: 4 — in the tamarisk wood belt; 5 — in the area of psammophytous vegetation in.

разные биотопы [Савицкий, 2009]. Однако, отсутствие *G. maritimus* в биотопах, населяемых *S. fischeri* и *M. pallidus*, нельзя объяснить ни отсутствием необходимых кормовых растений, ни существованием здесь неблагоприятных микроклиматических условий для этого крайне политопного вида. Следовательно, в окрестностях Джаныбека существует дополнительный фактор, ограничивающий биотопическое распределение *G. maritimus*. В пользу этого говорит также сопоставление спектров биотопической приуроченности *G. maritimus* и экологически близкого к нему *G. mollis*. Так, в районе озера Баскунчак *G. maritimus* и *G. mollis* населяют сходный спектр биотопов, а в окрестностях Джаныбека более политопный *G. maritimus* не жи-

данно заселяет заметно меньший спектр местообитаний, чем *G. mollis* (рис. 6–7).

Поскольку акустические ниши *G. maritimus*, *S. fischeri* и *M. pallidus* почти полностью или значительно перекрываются, мы имеем все основания полагать, что фактором, ограничивающим биотопическое распределение *G. maritimus* в окрестностях Джаныбека, является межвидовая конкуренция за акустическое пространство местообитания, то есть за каналы связи, обеспечивающие надёжную внутривидовую коммуникацию и, тем самым, эффективную репродуктивную изоляцию. В результате здесь стенотопные *S. fischeri* и *M. pallidus* населяют биотопы, соответствующие их трофическим и

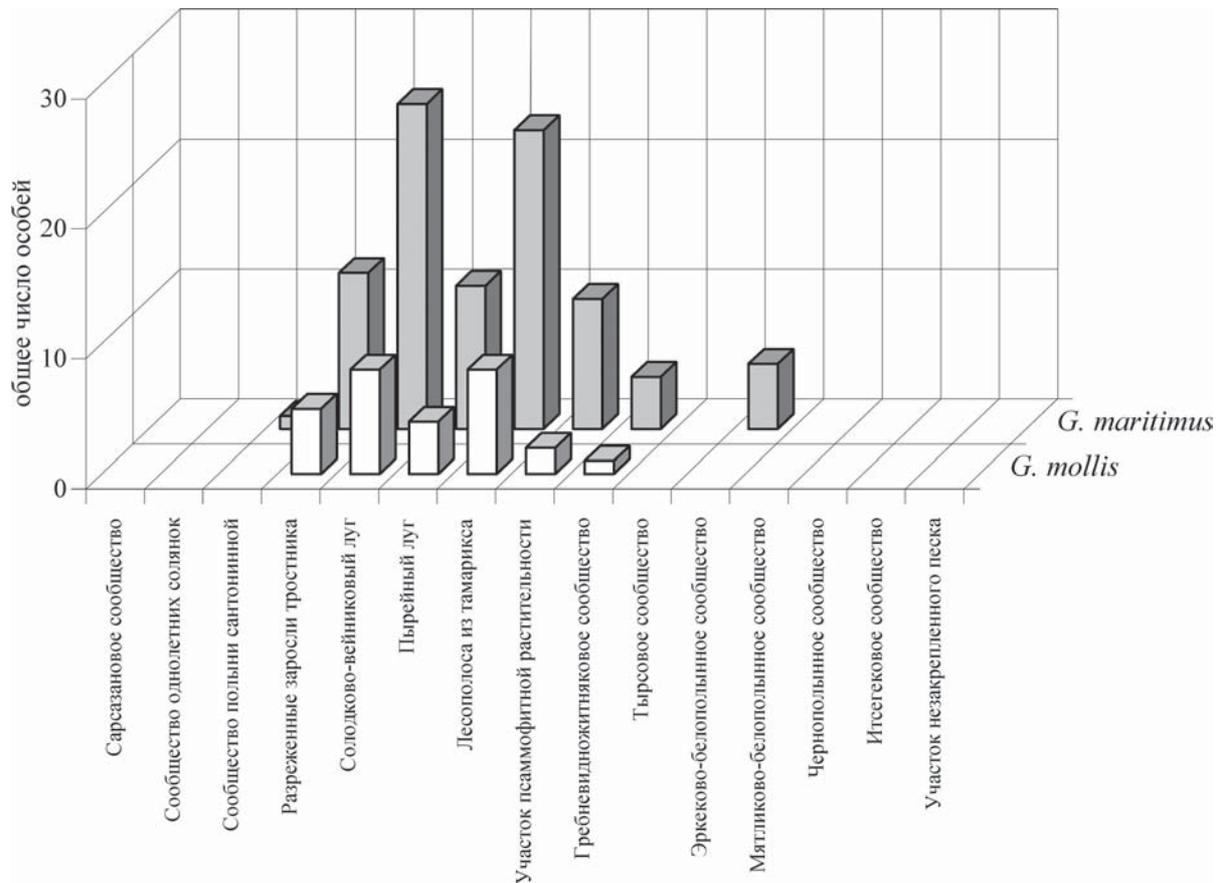


Рис. 6. Биотопическое распределение *Glyptobothrus mollis* и *G. maritimus* в окрестностях озера Баскунчак.
Fig. 6. Biotopic distribution of *Glyptobothrus mollis* and *G. maritimus* in environs of the lake Baskunchak.

микrokлиматическим предпочтениям, а политопный *G. maritimus* из большого числа подходящих для него местообитаний заселяет только те, где отсутствуют *S. fischeri* и *M. pallidus*.

Акустическое поведение палеарктических саранчовых с эдиподиоидным типом стратегии полового поведения изучено ещё недостаточно. Поэтому детальный анализ дифференциации акустических ниш таких видов пока невозможен, но уже имеющиеся данные заслуживают обсуждения.

A. muricatus и *D. tibialis* издают призывные сигналы с помощью крыльев. Сигналы этих видов хорошо различаются не только частотой повторения пульсов и характером их группирования во фразы, но и особенностями поведения самцов во время исполнения призывной песни [Савицкий, Лекарев, 2007]. Есть все основания полагать, что указанные виды занимают разные акустические ниши. Факт совместного обитания *A. muricatus* и *D. tibialis* в некоторых биотопах также подтверждает этот вывод. В этой связи уместно отметить, что в Северной Америке крыловые сигналы видов подсемейства Oedipodinae, населяющих один биотоп, всегда различаются частотой повторения пульсов и характером их группирования во фразы [Otte, 1970].

Самцы и самки рассматриваемых саранчовых находят друг друга благодаря сочетанию акустического и демонстрационного поведения, поэтому часто в половом поведении таких видов большое значение играет опознавательная сигнальная окраска. Соответственно, в одном биотопе не должны сосуществовать виды с одинаковой сигнальной окраской. Попробуем проверить справедливость этого утверждения.

Для опознавания конспецифических особей саранчовые могут использовать следующие признаки: тип окраски крыла, тип окраски внутренней стороны заднего бедра, цвет светлого фона заднего бедра, окраска нижней поверхности задних бедра и голени, характер затемнения коленной части задней ноги, цвет мандибул (у *Locusta migratoria* они ярко-голубые или синие в отличие от других наших саранчовых) и ряд других. Результаты сравнения сигнальной окраски разных видов, населяющих окрестности озера Баскунчак, представлены в таблице 11. Помимо саранчовых, безусловно имеющих эдиподиоидный тип стратегии полового поведения, здесь рассмотрены виды, стратегия репродуктивного поведения которых ещё недостаточно изучена. Как видно, сочетание всего трёх из указанных выше признаков: окраска крыла, тип рисунка и цвет светлого фона внутренней стороны заднего бедра —

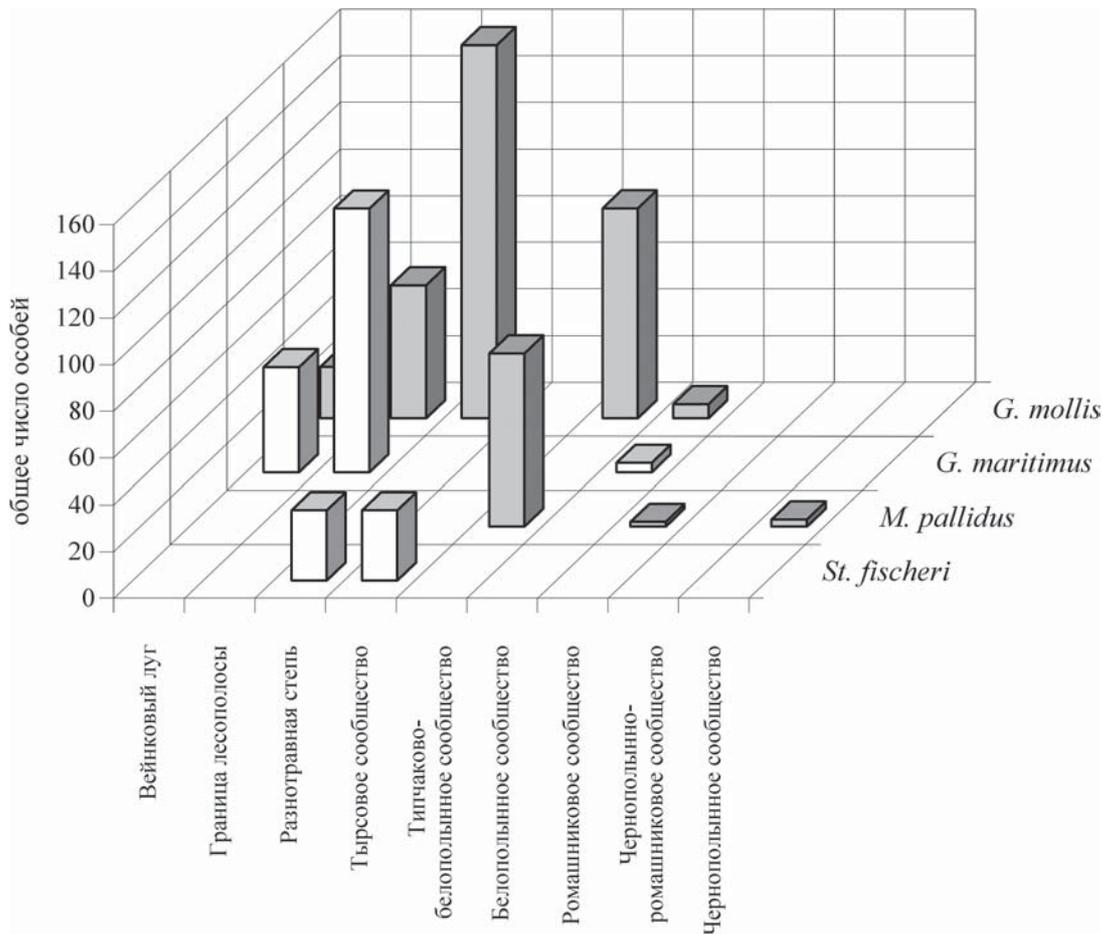


Рис. 7. Биотопическое распределение *Stenobothrus fischeri*, *Myrmeleotettix pallidus*, *Glyptobothrus mollis* и *G. maritimus* в окрестностях Джаныбекского стационара.

Fig. 7. Biotopic distribution of *Stenobothrus fischeri*, *Myrmeleotettix pallidus*, *Glyptobothrus mollis* and *G. maritimus* in environs of the Dzhanybek Research Station.

позволяет различить всех саранчовых со специфически окрашенными крыльями. В это число входят 13 видов, многие из которых населяют одни и те же биотопы (табл. 4). Саранчовые, имеющие бесцветные крылья без перевязей, образуют четыре группы в зависимости от типа окраски внутренней стороны заднего бедра. Нетрудно убедиться, что в каждой из этих групп объединены виды, предпочитающие разные местообитания.

Таким образом, сосуществующие в одном биотопе саранчовые с эдиподиоидным типом стратегии полового поведения, хорошо различаются видоспецифической сигнальной окраской. Этот результат косвенно подтверждает сложившиеся представления о том, что опознавательная сигнальная окраска, наряду с другими факторами, играет важное значение в обеспечении репродуктивной изоляции таких саранчовых. Кроме того, уже имеющиеся данные по акустической коммуникации некоторых видов, свидетельствуют, что в сообществах саранчовых они занимают вполне определённые акустические ниши, как и виды с гомоцедронидным типом стратегии полового поведения.

Факторы, определяющие границы экологических ниш саранчовых в полупустыне

На основе проведённого анализа особенностей экологии и акустического поведения полупустынных саранчовых [см. также: Савицкий, 2004, 2009, 2010] можно заключить, что границы потенциальной экологической ниши саранчового, определяют, главным образом, следующие биоэкологические особенности вида:

- 1) жизненная форма, в том числе характер пищевой специализации и приуроченность к определённым пространственно-механическим условиям;
- 2) видоспецифический микроклиматический преферendum;
- 3) тип стратегии полового поведения и границы акустической ниши;
- 4) особенности фенологии.

В соответствии с этим, факторами, определяющими реальные границы экологических ниш этих насекомых, являются:

- 1) наличие биотопов с подходящими микроклиматическими условиями;

Таблица 11. Варианты опознавательной окраски саранчовых окрестностей озера Баскунчак
Table 11. Variants of episematic coloration of grasshoppers inhabiting environs of the lake Baskunchak

Окраска крыла (10 основных вариантов)	Окраска внутренней стороны заднего бедра (5 основных вариантов)				
	Светлая без пятен и поперечных перевязей	Фиолетовая без пятен и поперечных перевязей	Светлая с двумя чёрными перевязями	Тёмная с двумя светлыми перевязями	Чёрная с одной светлой перевязью
Бесцветное (иногда зеленовато-желтоватое или голубоватое) без перевязей	<i>P. bispinosa</i> <i>H. pterosticha</i> <i>A. oxycephala</i> <i>D. carinata</i>		<i>E. apicalis</i> <i>H. adspersa</i> <i>E. pulverulentus</i> <i>E. tergestinus</i> <i>S. halocnemi</i> <i>S. carinatus</i>	<i>A. thalassinus</i> <i>L. migratoria</i> <i>S. halocnemi</i> <i>S. rubescens</i>	<i>S. rubescens</i> <i>S. coeruleipes</i>
С красновато-розовым основанием без перевязей	<i>P. bispinosa</i> (часть самок)	<i>C. coele-syriensis</i>	<i>C. italicus</i>		<i>C. barbarus</i>
Голубоватое с затемнением по переднему краю и на вершине				<i>C. variabilis</i> (самки)	<i>C. variabilis</i> (самцы)
Бесцветное с тёмной перевязью	<i>D. tibialis</i>			<i>S. eurasius</i>	
С желтовато-зеленоватым основанием и тёмной перевязью			<i>O. decorus</i> (очень редко)	<i>O. decorus</i>	<i>A. muricatus</i>
С красным основанием, тёмными перевязью и пятном у вершины					<i>S. salinus</i>
С жёлтым основанием, тёмными перевязью и радиальным лучом			<i>M. wagneri</i>	<i>M. wagneri</i>	
С красным или розовым основанием, тёмными перевязью и радиальным лучом	<i>P. armata</i>		<i>M. wagneri</i> (часть самок)	<i>M. wagneri</i> (часть самок)	<i>O. miniata</i> <i>O. caeruleus</i> (очень редко)
С голубым основанием, тёмными перевязью и радиальным лучом					<i>O. caeruleus</i>

2) наличие местообитаний с подходящими пространственно-механическими условиями, что определяет возможность существования в соответствующем ландшафте видов, относящихся к определённым жизненным формам и имеющих тот или иной

тип стратегии полового поведения;

3) наличие в потенциальных биотопах необходимых пищевых ресурсов;

4) наличие свободных ниш в акустическом пространстве местообитания.

Взаимное сочетание указанных факторов определяет спектр потенциальных местообитаний вида в каждом географическом пункте и, соответственно, зональные различия его биотопической приуроченности. Вместе с тем, они имеют неодинаковое лимитирующее значение для разных видов саранчовых. Так, пространственное распределение трофически специализированных стенотопных саранчовых в первую очередь ограничивают доступные площади биотопов с необходимой кормовой базой. Характер биотопического распределения эвритопных видов с широким спектром пищевых связей в большей степени определяют микроклиматические и пространственно-механические условия потенциальных местообитаний. Вместе с тем, распространение любого акустически активного саранчового может быть ограничено отсутствием в потенциальных местообитаниях свободных акустических ниш.

Как правило, рассмотренные факторы определяют именно пространственное распространение саранчовых. Но в некоторых случаях, по-видимому, именно их влияние приводит к ограничению периода активности вида. Так, преимущественно злакоядный обитатель полынных сообществ *Dociopterus kraussi* является весенне-раннелетним видом, поскольку в местообитаниях, предпочитаемых этим саранчовым, злаки полностью выгорают к середине лета.

В целом можно заключить, что реальные границы экологических ниш саранчовых определяются в результате совокупного действия указанных выше факторов. При этом, из их числа невозможно выделить один «ведущий» фактор, который в большей степени, чем другие определяет выбор местообитаний саранчовыми. Вместе с тем, некоторые из них в соответствующих ландшафтных условиях могут иметь большее лимитирующее значение для пространственного распространения тех или иных видов саранчовых.

Особенности дифференциации экологических ниш саранчовых в полупустыне

Сопоставление спектров биотопической приуроченности, особенностей фенологии и акустического поведения разных видов саранчовых показывает, что в условиях полупустыни экологические ниши этих насекомых в целом достаточно хорошо дифференцированы. Вместе с тем, результаты анализа структуры сообществ саранчовых свидетельствуют, что виды, населяющие один биотоп, могут иметь почти полностью или значительно перекрывающиеся трофические и топические составляющие экологических ниш. Однако, как показано выше, населяющие одно местообитание виды обязательно занимают разные акустические ниши.

Так, несколько видов с весьма сходными пищевыми предпочтениями могут успешно сосуществовать в биотопах, растительный покров которых образует фактически один вид, например, на вейниковом лугу и

в тырсовом сообществе в окрестностях Джаныбека [Савицкий, 2009], на пырейном лугу, в чернопольном, гребневидножитняковом и тырсовом сообществах в районе Баскунчака (табл. 4). Эти наблюдения позволяют полагать, что в полупустыне межвидовая конкуренция за пищевые ресурсы и пространство местообитания не является важным организующим фактором в сообществах саранчовых. Такой же вывод делают и другие исследователи, изучавшие дифференциацию экологических ниш в сообществах этих насекомых [Sale, 1974; Otte & Joern, 1977; Joern, 1979; Evans, 1992]. Наши данные согласуются и с современными представлениями о том, что свободно перемещающиеся растительноядные насекомые редко испытывают конкуренцию за пищевые ресурсы [Rathcke, 1976; Lawton & Strong, 1981; Strong et al., 1984].

Вместе с тем, результаты проведенного нами анализа параметров акустических ниш и особенностей биотопического распределения ряда видов свидетельствуют о том, что в сообществах саранчовых полупустыни наблюдается межвидовая конкуренция за каналы связи, которая в некоторых случаях может являться фактором, ограничивающим пространственное распределение отдельных видов. Эти данные подтверждают выводы, сделанные ранее Бухваловой и Жантиевым [Бухвалова, Жантиев, 1993; Bukhvalova, 2005], изучавших сообщества саранчовых степных и луговых ландшафтов.

Таким образом, можно заключить, что для сообществ саранчовых характерно дифференциальное перекрывание экологических ниш. При этом сосуществующие в одном биотопе виды могут иметь полностью перекрывающиеся трофические и топические составляющие ниш. Однако, один биотоп не могут населять виды, занимающие одинаковые акустические ниши. Подобный характер дифференциации экологических ниш создаёт необходимые условия для эффективной репродуктивной изоляции популяций всех видов саранчовых локальной фауны, но не обеспечивает их полную пространственно-временную изоляцию. Поэтому, главным образом благодаря отсутствию явной конкуренции за пищевые ресурсы, формирование многовидовых сообществ саранчовых возможно даже в местообитаниях с весьма однородным растительным покровом.

БЛАГОДАРНОСТИ. Автор выражает искреннюю благодарность А.Г. Копчинскому, А.Ю. Лекареву, А.С. Просвиру и А.А. Гусакову (Москва) за помощь в сборе материала, Е.В. Комарову (Волгоград), С.Б. Глаголеву и П.Н. Амосову (Государственный природный заповедник «Богдинско-Баскунчакский») за помощь в организации полевых исследований, С.Р. Майорову (Московский государственный университет) за помощь в определении растений, а также А.Л. Озерову (Зоологический музей Московского государственного университета) и А.В. Горохову (Зоологический институт РАН, С.-Петербург) за предоставленную возможность работы с коллекциями соответствующих учреждений.

Исследования поддержаны РФФИ (проект № 10-04-00508-а) и Программой «Развитие научного потенциала высшей школы» (РНП.2.1.1.3267).

Литература

- Абрамова Т.А., Турманина В.И. 1983. Палеогеографическая обстановка Северного Прикаспия в последнем тысячелетии (по палинологическим и фитоиндикационным данным) // Палеогеография Каспийского и Аральского морей в кайнозое. М.: изд-во МГУ. Часть 1. С.62–69.
- Агроклиматические ресурсы Астраханской области, 1974. Л.: Гидрометеиздат. С.1–136.
- Арцымович В.С. 1911. Мокрые солонцы окрестностей Баскунчакского озера. Опыт ойкологического исследования растительности мокрых солонцов // Тр. о-ва испыт. прир. при Харьковск. ун-те. Т.44. С.37–147.
- Бей-Биенко Г.Я. 1930. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчовых (Orthoptera, Acrididae) в западно-сибирской и Зайсанской низменностях // Тр. по заш. раст. Сер. энтомол. Т.1. Вып.1. С.51–90.
- Бей-Биенко Г.Я. 1951. Введение // Г.Я. Бей-Биенко, Л.Л. Мищенко (ред.). Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. Определит. по фауне СССР. Вып.40. Часть 1. М.-Л.: изд-во АН СССР. С.5–82.
- Бей-Биенко Г.Я. 1970. Ортоптероидные насекомые (Orthopteroidea) заповедных территорий под Курском как показатели местного ландшафта // Журн. общ. биол. Т.31. No.1. С.30–46.
- Бухвалова М.А. 1993. Акустические сигналы и морфологические особенности некоторых коньков рода *Chorthippus* группы *Ch. biguttulus* (Orthoptera, Acrididae) России и сопредельных территорий // Зоол. журнал. Т.72. Вып.5. С.55–65.
- Бухвалова М.А. 1998. Новые данные по систематике *Chorthippus* группы *biguttulus* (Orthoptera, Acrididae) из России и сопредельных территорий // Зоол. журнал. Т.77. No.10. С.1128–1136.
- Бухвалова М.А., Жантiev Р.Д. 1993. Акустические сигналы в сообществах саранчовых (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) // Зоол. журнал. Т.72. Вып.9. С.47–62.
- Быкасова В.М. 1972. Фенология видов и сезонные аспекты в смешанных популяциях саранчовых на Алтае // Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. С.33–37.
- Веденина В.В., Жантiev Р.Д. 1990. Распознавание звуковых сигналов у симпатрических видов саранчовых // Зоол. журнал. Т.69. Вып.2. С.36–44.
- Гвоздецкий Н.А. 1981. Карст. М.: изд-во «Мысль». С.1–214.
- Головачёв И.В. 2004. Карстовые явления в окрестностях озера Баскунчак // Богдинско-Баскунчакский заповедник и его роль в сохранении биоразнообразия севера Астраханской области. Перспективы развития экологического туризма. Сб. науч. ст. Астрахань: АГТУ. С.15–21.
- Гумилёв Л.Н. 1980. История колебаний уровня Каспия за 2000 лет (с IV в. до н. э. по XIV в. н. э.) // Колебания увлажнённости Арало-каспийского региона в голоцене. М.: Наука. С.177–193.
- Имбри Дж., Имбри К.П. 1988. Тайны ледниковых эпох. М.: Прогресс. 263 с.
- Келлер Б.А. 1940. Растительность засоленных почв СССР // Растительность СССР. М., Л.: изд-во АН СССР. Т.2. С.481–521.
- Лактионов А.П., Филипенко В.Н., Глаголев С.Б., Лактионова Н.А. 2008. Сосудистые растения заповедника «Богдинско-Баскунчакский» (Аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. Вып. 113. М.: Комиссия РАН по сохранению биологического разнообразия, ИПЭЭ РАН. С.1–66.
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. С.1–181.
- Мильков Ф.Н. 1977. Природные зоны СССР. М.: Мысль. 293 с.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Правдин Ф.Н. 1978. Экологическая география насекомых Средней Азии. Ортоптероиды. М.: Наука. 272 с.
- Правдин Ф.Н., Гусева В.С., Крицкая И.Г., Черняховский М.Е. 1972. Некоторые принципы и приёмы исследования смешанных популяций нестадных саранчовых в разных ландшафтах условиях // Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. С.3–16.
- Предтеченский С.А. 1928. Саранчовые Нижнего Поволжья // Зап. Астраханск. станции заш. раст. Т.2. Вып.1. С.1–116.
- Растительность европейской части СССР. 1980. Л.: Наука. С.1–429.
- Савицкий В.Ю. 2000. Акустические сигналы, особенности экологии и репродуктивная изоляция саранчовых рода *Docostaurus* (Orthoptera, Acrididae) полупустыни // Зоол. журнал. Т.79. No.10. С.1168–1184.
- Савицкий В.Ю. 2002а. Обзор фауны саранчовых (Orthoptera, Acridoidea) полупустынной зоны Нижнего Поволжья // Биоразнообразие насекомых юго-востока европейской части России. Волгоград. С.5–51.
- Савицкий В.Ю. 2002б. Акустическая коммуникация, распространение и экология саранчовых рода *Ramburiella* (Orthoptera, Acrididae) России и Закавказья и некоторые проблемы таксономии трибы *Arcypterini* // Зоол. журнал. Т.81. No.1. С.13–28.
- Савицкий В.Ю. 2005. Новые данные по акустической коммуникации саранчовых родов *Omocestus* Bol. и *Myrmeleotettix* Bol. (Orthoptera, Acrididae) юга европейской части России и их таксономическое значение // Тр. Русск. энтомол. о-ва. Т.76. С.92–117.
- Савицкий В.Ю. 2004. Саранчовые (Orthoptera, Acridoidea) полупустынь и пустынь Нижнего Поволжья (фауна, экология, акустическая коммуникация и организация сообществ). Автореферат дис. ... канд. биол. наук. М. С.1–25.
- Савицкий В. Ю. 2007а. Новые данные по акустической коммуникации и экологии саранчовых родов *Eremippus* и *Docostaurus* (Orthoptera, Acrididae) и замечания о значении данных биоакустики в надвидовой систематике подсемейства Gomphocerinae // Зоол. журнал. Т.86. № 7. С. 813–830.
- Савицкий В. Ю. 2007б. Значение акустической коммуникации и полового поведения в формировании сообществ саранчовых (Orthoptera, Acridoidea) // Современные проблемы биологической эволюции. Материалы конференции к 100-летию Государственного Дарвиновского музея. Москва, 17–20 сентября 2007 г. М. С.247–249.
- Савицкий В. Ю. 2009. Фауна, структура сообществ и акустические сигналы саранчовых (Orthoptera, Acridoidea) в окрестностях Джаныбекского стационара // Кавказск. энтомол. биол. Т.5. Вып.1. С.29–49.
- Савицкий В.Ю. 2010. Трофические связи и их значение в биотопическом распределении саранчовых (Orthoptera, Acridoidea) полупустынь и пустынь Нижнего Поволжья // Энтомол. обозрение. Т.89. Вып.2. С.333–366.
- Савицкий В. Ю., Лекарев А. Ю. 2007. Новые данные по акустической коммуникации и половому поведению саранчовых (Orthoptera: Acridoidea) полупустынь и пустынь России и сопредельных стран // Russian Entomol. J. Vol.16. No.1. P.1–38.
- Сафронов И.Н. 1972. Палеогеоморфология Северного Кавказа. М.: Недра. 158 с.
- Сергеев М.Г. 1986. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск: Наука. 238 с.
- Сергеев М.Г. 1998. Закономерности распределения насекомых-фитофагов в травянистых экосистемах Голарктики // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С.445–450.
- Стебаев И.В. 1957. Фауна прямокрылых насекомых (Orthoptera и Mantoidea) Северо-Западного Прикаспия // Энтомол. обозрение. Т.36. Вып.2. С.386–400.
- Столяров М.В. 1976. Особенности структуры и динамики группировок прямокрылых, определяющих их роль как консументов в биоценозах // Зоол. журнал. Т.55. Вып.11. С.1640–1647.
- Чернов Ю.И. 1975. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль. С.1–222.
- Чернов Ю.И., Руденская Л.В. 1975. Комплекс беспозвоночных — обитателей травостоя как ярус животного населения // Зоол. журнал. Т.54. Вып.6. С.884–894.

- Юго-Восток Европейской части СССР. 1971. М.: Наука. 460 с.
- Becker A. 1866. Reise in die Kirgisensteppe, nach Astrachan und an das Caspische Meer // Bull. Soc. Nat. Moscou. Vol.39. Pt.2. No.3. P.163–207.
- Bukhvalova M.A. 2005. Partitioning of acoustic transmission channels in grasshopper communities // S. Drosopolous & M.F. Claridge (eds.). Insect sounds and communication: physiology, behaviour, ecology and evolution. London, New York, Boca Raton: CRC Press, Taylor and Francis Group. P.199–205.
- Evans E.W. 1992. Absence of interspecific competition among tallgrass prairie grasshoppers during a drought // Ecology. Vol.73. No.3. P.1038–1044.
- Eversmann E. 1859. Orthoptera Volgo-Uralensia // Bull. Soc. Nat. Moscow. Vol.32. P.121–146.
- Helversen D. von 1972. Gesang des Mannchens und Lautchema des Weibschens bei der Feldeuschrecke *Ch. biguttulus* (Orthoptera, Acrididae) // J. Comp. Physiol. Vol.1. No.4. P.381–422.
- Helversen D. von & Helversen O. von 1983. Species recognition and acoustic localisation in acridid grasshoppers: a behavioral approach // F. Huber & H. Markl (eds). Neuroetology and behavioral physiology. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. P.95–107.
- Ikonnikov N. 1911. Beitrag zur Kenntniss der Orthopterenfauna Russlands // Рус. энтомол. обозрение. Т.11. No.1–3. С.96–110.
- Joern A. 1979. Feeding Patterns in grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): factors influencing diet specialization // Oecologia. Vol.38. P.325–347.
- Kittary M. 1849. Orthoptères observés dans les steppes des Kirguises par MM. le Professeur P. Wagner et le Docteur Kittary en 1846 // Bull. Soc. Nat. Moscou. Vol.22. No.4. P.437–479.
- Lawton J.H. & Strong D.R.Jr., 1981. Community patterns and competition in folivorous insects // American Naturalist. Vol.118. P.317–338.
- Otte D. 1970. A comparative study of communicative behavior in grasshoppers // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan. No.141. P.1–168.
- Otte D. & Joern A. 1977. On feeding patterns in desert grasshoppers and the evolution of specialized diets // Proc. Acad. Natur. Sci. Philad. Vol.128. No.6. P.89–126.
- Rathcke B.J. 1976. Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects // Ecology. Vol.57. P.76–87.
- Sale P.F. 1974. Overlap in resource use, and interspecific competition // Oecologia. Vol.17. P.245–256.
- Strong D.R.Jr., Lawton J.H. & Southwood T.R.E. 1984. Insects of plants: community patterns and mechanisms. Oxford: Blackwell Scientific Publ. P. 1–324.
- Stumpner A. & Helversen O. von 1994. Song production and song recognition in a group of sibling grasshopper species (*Chorthippus dorsatus*, *Ch. dichrous* and *Ch. loratus*: Orthoptera, Acrididae) // Boiacoustics. Vol.6. P.1–23.
- Tishechkin D.Yu. 2011. Acoustic signals in the communities of Bryodemini (Orthoptera: Acrididae: Oedipodinae): segregation of communication channels through the temporal divergence of acoustic activity peaks and the emergence of the dusk chorus // Russian Entomol. J. Vol.19 (for 2010). No.4. P.257–265.