

Московский ордена Ленина, ордена Октябрьской Революции
и ордена Трудового Красного Знамени
государственный университет им. М. В. Ломоносова

Биологический факультет
Кафедра энтомологии

Саранчовые (Orthoptera, Acridoidea) в альпийских сообществах Те-
бердинского заповедника
и их пищевая специализация

Дипломная работа студента V курса
А. П. Михайленко

Научные руководители:
д. б. н. Д. П. Жужиков,
д. б. н., проф. В. Г. Онопченко
(каф. геоботаники МГУ)

Москва, 2000
Пищевая промышленность

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	5
1. РОЛЬ САРАНЧОВЫХ В БИОЦЕНОЗАХ	5
2. ЧЕРТЫ ПИЩЕВОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ У МНОГОЯДНЫХ ФИТОФАГОВ.	8
3. СПОСОБЫ ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ САРАНЧОВЫХ.	10
4. ПИЩЕВЫЕ СТРАТЕГИИ САРАНЧОВЫХ В СВЯЗИ С ДРУГИМИ АСПЕКТАМИ ИХ БИОЛОГИИ.	16
ГЛАВА 2 ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ	
ОПИСАНИЕ МЕСТНОСТИ.....	19
ГЛАВА 3 МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА.....	21
1. СБОР И ОПРЕДЕЛЕНИЕ МАТЕРИАЛА.....	21
2. СБОР ЭКСКРЕМЕНТОВ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СОДЕРЖАНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ В ПИЩЕ.....	22
3. УЧЁТЫ ЧИСЛЕННОСТИ.....	23
4. ЛАБОРАТОРНАЯ ОБРАБОТКА МАТЕРИАЛА.	24
ГЛАВА 4 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	26
1. ВИДОВОЙ СОСТАВ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ПРЯМОКРЫЛЫХ (ОРТНОРТЕРА) РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ	26
2. БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ СООТНОШЕНИЯ ПРЯМОКРЫЛЫХ В РАЗНЫХ ЦЕНОЗАХ.....	27
3. ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ МАССОВЫХ ВИДОВ САРАНЧОВЫХ (ACRIDOIDEA) ПО РЕЗУЛЬТАТАМ САДКОВЫХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ	34
4. ПИЩЕВАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ НА УРОВНЕ ГРУПП КОРМОВЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ РЕАЛЬНЫЕ СООТНОШЕНИЯ В СПЕКТРАХ ПИЩЕВОЙ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТИ САРАНЧОВЫХ	34
ВЫВОДЫ	53
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	54

Введение

В настоящее время общепризнана конструктивная роль консументов-фитофагов в естественных биогеоценозах. Постоянное отчуждение ими нарастающей зеленой массы и выделение множества экскрементов оказывает определенное влияние на формирование структуры растительности данного типа, что в конечном итоге необходимо для поддержания устойчивого функционирования экосистем.

В высокогорных экосистемах, наряду с копытными и грызунами, важную роль играют насекомые-фитофаги, главнейшими из которых являются саранчовые. Исследование их трофической специализации имеет большое значение для изучения растительности высокогорья. Оценка изъятия ими первичной продукции фитоценозов позволяет выяснить, какие именно элементы высокогорной растительности формируются под прессом фитофагов.

До настоящего времени, в нашей стране прямокрылых высокогорья исследовали без детального анализа их питания. Имеются лишь отдельные сведения (М.В. Столяров, 1975; М.Г. Сергеев и др., 1995). В данной работе впервые проведен анализ пищевых спектров массовых видов саранчовых альпийской зоны Северо-Западного Кавказа.

Цель работы:

Выяснить трофическую специализацию массовых видов саранчовых альпийского пояса Тебердинского заповедника.

Для ее достижения были поставлены следующие задачи:

1. Выяснить видовой состав саранчовых и их биотопическое распределение.
2. Определить потенциальный круг кормовых растений.

3. Оценить реальное соотношение групп кормовых растений в рационе массовых видов саранчовых методом ботанического анализа состава экскрементов.

Настоящая работа выполнена в течение 1999-2000 годов.

Полевой материал собран в июле/сентябре 1999 года на высокогорном стационаре МГУ в Тебердинском заповеднике.

Пользуясь случаем, хочу выразить благодарность: Корсуновской Ольге Сергеевне – за всесторонние консультации в ходе подготовки к экспедиции; Стародубцевой Ольге – за помощь в полевой работе; Гужавиной Анне – за помощь в изготовлении оборудования; Савицкому Владимиру Юрьевичу – за помощь в определении насекомых; Смирнову Алексею и Смирновой Елене – за помощь в оформлении работы; Тимонину Александру Константиновичу, Винокурову Константину и другим, кто содействовал выполнению данной работы.

Глава 1

Обзор литературы

1. Роль саранчовых в биоценозах

Биогеоценотическое значение прямокрылых насекомых, которые для разных типов аридных и субаридных ландшафтов не менее характерны, чем сами растительные ассоциации, выражается как в воздействии на зелёную массу растительного покрова биогеоценоза, так и на микробиологическую активность, скорость минерализации продуктов фотосинтеза, и на биотические процессы почвообразования (Стебаев, 1967; Стебаев и др., 1985). Участие прямокрылых в почвенных процессах, таким образом, сводится в основном к поглощению зелёной растительной массы и форсированному её разложению (Стебаев, 1968).

Анализируя данные множества специалистов, изучавших воздействие копытных и насекомых на сельскохозяйственные травянистые растения, М.В. Столяров (1979) пришёл к выводу, что регулярное изъятие фитофагами из биотопов 20-25% запаса чистой продукции зелёной фитомассы является безболезненным или даже полезным для продуктивности растительного покрова. Отчуждение до 10-20% фитомассы позвоночными животными приводит даже к увеличению её урожая, что в принципе обнаружено и для саранчовых (Камбулин, Бугаев, 1980)*, а отторжение её до 60% не приносит заметного урона (Абатуров, 1979)*. В то же время деятельность саранчовых может приводить к существенному сдвигу фитоценотических отношений и соответствующему изменению структуры ассоциации (Куркин, Стебаев, 1959)*.

В естественных условиях между консументами и продуцентами соблюдаются определённые динамические соотношения. Процессы коадаптации при-

* Цит. по: И.В. Стебаев, Л.Б. Пшеницина (1984)

водят к тому, что наличие определённого «пресса» консументов часто является даже непременным условием оптимального развития продуцентов. В периоды массовых размножений, когда плотность популяций прямокрылых велика, очевидно их отрицательное воздействие на фитоценозы. Значительно труднее оценить их роль как консументов, когда массовых размножений не происходит, и популяции находятся на обычном, среднем уровне численности. Литературные данные по этому вопросу противоречивы (Столяров, 1976).

По данным И.В. Стебаева и Л.П. Пшеницыной (1984), в сухих степях на каштановых почвах саранчовыми поглощается около 30% фитоприроста (и ещё около 20% - грызунами). Даже в годы невысокой численности саранчовые потребляют до 30% надземной растительной массы степей, а злаков – до 50% (Стебаев, 1968). Злаки, с их длинными листовыми пластинками, наиболее страдают от повреждения саранчовыми, так как значительную долю от изъятой фитомассы составляет травматический опад (в условиях эксперимента потребление биомассы злаков на питание составляло всего 8-13% от изъятого) (Andrzejewska L., Wojcik Z., 1970).

Анализ зарубежных данных о величине консумпции прямокрылых (Столяров, 1976) свидетельствует о значительно более низком среднем уровне потребления ими фитомассы, который равен обычно 1-3% первичной продукции. Более высокие показатели среднего потребления могут быть связаны как с погрешностью применяемых методов расчётов, так и с большей аридностью изучавшихся биотопов и более высокими характеристиками плотности и биомассы изучаемых группировок. Отмечаемые И.В. Столяровым (1979) средние уровни потребления прямокрылыми фитомассы в Ширакской степи (5-6%) и Эльдарской полупустыне (4-13%) значительно ниже допустимых для этих местообитаний.

При оценке роли прямокрылых как консументов в высокогорных биоценозах Лагодехского заповедника оказалось, что при данном уровне потребления и запасах фитомассы за весь период развития группировка прямокрылых

съедает 0,8-5% растительности (Столяров, 1975). Вероятно, потребление прямокрылыми за сезон около 5-6% первичной продукции фитомассы характерно для высокогорий многих районов в годы с обычными климатическими показателями. При этом в связи с уменьшением количества диких копытных животных положительная роль саранчовых как консументов в естественных биоценозах возрастает.

Широко известная термо-ксерофильность прямокрылых определяется их способностью к интенсивной транспирации воды, что ведёт к снижению температуры тела. Это обуславливает интенсивное питание сочными растительными тканями при низком коэффициенте их утилизации (около 20%). Последнее делает экскременты прямокрылых оптимальной питательной средой для почвенных микроорганизмов, число которых (особенно целлюлозоразрушающих) в экскрементах в 5-10 раз выше, чем в почве. В несколько раз выше также и степень минерализации. Так возникает зоогенная передача минеральных элементов питания растений из их надземной массы через почву корням. Этот процесс дополняется продуцированием в экскрементах витаминов группы В, количество которых здесь в 2-12 раз больше, чем в поедаемых видах растений, особенно у злакоядных форм (установлено с помощью биотеста). Подобные биостимуляторы способны играть роль агента управления, настраивающего действия основного фактора в процессе круговорота. Только наличие такой обратной связи в системе фитофаг-растение могло обусловить эволюционную устойчивость истребителей зелёной массы в биогеоценозах. Низкий коэффициент утилизации приводит к продуцированию огромного количества экскрементов. Их запас на каштановой почве Алтая достигает 10% наземной фитомассы. Биомасса самих насекомых составляет только 0,5%. Так как экскременты на почве быстро разрушаются, их продукция за 120 вегетационных дней должна быть здесь примерно в 3 раза больше – около 60-120 кг/га (все весовые показатели в воздушно-сухом весе). Таким образом, прямокрылые (вместе с другими хортобионтами), вовлекая растительную массу в интенсивную минерализацию

ещё до образования естественного опада, образуют особый надпочвенный зоо-микробиологический комплекс, оказывающий также воздействие на животное население ландшафта, обитающее на почве и в ней (Стебаев, 1967).

Анализ поведения помогает уточнить специфическую роль разных видов саранчовых в минерализации растительной массы. Во время покоя идёт основное переваривание пищи и образование экскрементов, насыщенных активной микрофлорой. Таким образом, покой – биоценотически важное явление. Замечательно совпадение мест покоя саранчовых и локализации их экскрементов. В целом, широкоотелые и туполицые геофилы, как показывает хронометрирование, проводят в природе большую часть времени на открытых участках почвы. Фитогеообионты и, особенно, узкотелые и остролицые фитобионты, характерные для сомкнутых ассоциаций, в покое тяготеют к использованию преимущественно дернинных злаков (Заика и др., 1977; Стебаев, Пшеницына, 1984).

Биогеоценотическая роль трофической деятельности саранчовых с количественной точки зрения, по-видимому, не может вызывать сомнений. Качественная сторона воздействия саранчовых на фитоценоз должна определяться разнообразием состава пищевых спектров совместно "пасущихся" видов, их постоянством во времени и пространстве.

К сожалению, в связи с накоплением не критических сведений о вреде саранчовых (Мищенко, 1972)* до сих пор бытует мнение об их полифагии.

2. Черты пищевой специализации у многоядных фитофагов.

Многоядность насекомых выражает их возможность использовать для роста и развития разнообразные и часто биохимически далёкие вещества. Она зависит не только от переваривающей способности организма, но, главным образом, от возможностей органического синтеза у данного вида.

* Цит. по: И.В. Стебаев, Л.Б. Пшеницына (1984)

Пищевая специализация насекомых развивается на основе химических и биологических особенностей организмов, служащих им пищей. На растительных насекомых оказывают большое влияние особенности химического состава пищи, главным образом, наличие тех или иных питательных веществ, необходимых для роста и развития (Кожанчиков, 1961).

Влияние неблагоприятного питания сказывается на насекомых сразу во многих направлениях. Кроме удлинения сроков развития имеет место смертность особей, тем большая, чем менее соответствует пища их потребностям (Данилевский, 1935^{*}; Кожанчиков, 1939^{*}, 1950^{*}, 1961). Пережившие особи имеют сниженный вес тела и меньшие размеры. Крайняя степень неблагоприятного питания ведёт к появлению карликовых особей. Неблагоприятное питание вызывает вымирание личинок на последующих возрастах цикла. На фазе имаго пережившие особи имеют укороченную продолжительность жизни и сниженную плодовитость (Borner, 1927^{*}). Эти явления лежат в основе устойчивости растений к вредным насекомым (Кожанчиков, 1930^{*}; Пайнтер, 1953^{*}; Borner, 1939^{*}).

Альтернативными характеристиками защитного механизма растений, направленными против насекомых фитофагов, являются особенности их фенологии. Так, в пределах сообществ насекомых-фитофагов на растениях с защитными механизмами количество видов и особей было наименьшим, а большинство членов сообщества было представлено специализированными фитофагами (Shuichi, Naota, 1993).

Значение химического состава пищи для пищевой специализации фитофагов было показано на самых разных группах насекомых. Оно отчётливо проявляется у такого вида, как азиатская саранча. Так, по данным И.В. Кожанчикова (1961), при выкармливании нимф саранчи предпочитаемым в природе кормом – листьями тростника (*Phragmites communis*) в лабораторных условиях

^{*} Цит. по: И.В. Кожанчиков (1961)

развитие происходило за короткие сроки (24 дня), был наименьший процент гибели (25%), а имаго достигали максимальных значений массы и яйцепродукции. При выкармливании нимф другими видами злаков все эти показатели ухудшались в 1,5-2 раза, а при переводе на диету из двудольных растений (*Artemisia vulgaris*, *Trifolium pratense*) смертность нимф возрастала до 95%, а яйцепродукция снижалась до нуля.

Аналогичные результаты по выживаемости нимф в условиях экспериментального кормления были получены на двух пищевых расах североамериканского вида саранчи *Schistocerca emarginata*, считающейся полифагом, но избирательной в естественных биотопах растения *Ptelea trifoliata* и *Rubus trivialis* (Sword, Dorman, 1999).

Эти данные заставляют с осторожностью делать выводы о полифагии саранчовых.

3. Способы изучения питания саранчовых.

Для оценки качественной стороны воздействия саранчовых на растительность существует множество методов определения их пищевых склонностей.

Непосредственные визуальные наблюдения за их питанием в природных условиях (Литвинова, 1971) сопряжены с определенными трудностями. Наблюдения за питанием в природе трудоемки и часто не дают возможности набрать статистически достоверный материал (Сергеев и др., 1995). Их необходимо сочетать с наблюдением за питанием в садках, где содержатся контрольные особи, которым для питания даются в различном сочетании наборы растений из мест их обитания (Правдин и др., 1972). Повреждаемость растений определяется на глаз по трех-, четырех- или пятибалльной шкале. При визуальных наблюдениях в природе оказывается, что выбор поедаемых растений в значительной степени зависит от погодных условий (светового и теплового факторов). На ас-

сортимент растений оказывает влияние и высота над уровнем моря. При этом ассортимент варьирует в соответствии с изменением в нем количества видов растений (Сергеев и др., 1995).

Наблюдения за посещаемостью кобылками растений в садках, как описывают М. Г. Сергеев и др. (1995), проводятся следующим образом: 20 имаго отлавливают рано утром и помещают в пустой садок, где выдерживают без пищи 5-6 ч. Затем кобылкам предлагают пищу, состоящую из 7-9 пучков растений в узкогорлых склянках. Каждый пучок включает растения только одного вида. В одном из сосудов всегда находится контрольный вид растения. Каждый набор испытывают три раза с изменением места в садке. Через каждые 10 мин проводят подсчет количества кобылок на каждом пучке и в контроле, сумма посещений которого принимается за 100%. Опыты в лаборатории нужно стараться проводить в дни с примерно одинаковыми погодными условиями. Следует иметь в виду, что этот способ изучения трофики характеризует не столько собственно пищевую специализацию и избирательность, сколько поведенческие особенности, и нахождение насекомого на растении не всегда соответствует питанию им.

Спектр кормовых растений саранчовых, относящихся к жизненной форме петрибионтов, может быть выяснен несколько иначе – по вымеренной площади листовых пластинок кормовых растений с измеренной площадью и известным весом. По истечении суток кормовое растение осматривается и производится подсчёт его съеденной площади (Правдин и др., 1972). Опыты также проводятся в садках. Несомненно, что количество пищи, поедаемой в садках, не одинаково с количеством её в естественных условиях, так как на воле кобылка в период питания находится почти всё время в движении, в садке же лишена этого. Кроме того, метеорологические условия в садках иные, чем в природе, что, конечно, не может не отразиться на нормах питания и обмене веществ. Поэтому результаты опытов не могут претендовать на безусловную точность (Сиразитдинова, 1935). На результаты садковых испытаний также накладывает отпеча-

ток неизбежная ограниченность выбора кормовых растений, не свойственная природной ситуации их встречаемость, частое перенаселение насекомых в садках по сравнению с их природной плотностью, необычность обстановки в целом (Сергеев и др., 1995).

В последние годы всё большее признание завоевывает метод определения пищевой специализации насекомых-фитофагов по составу фрагментов кормовых растений, содержащихся в их кишечных трактах и экскрементах (Стебаев, Гукасян, 1963; Стебаев, Пшеницына, 1978; Черняховский, 1979; Isely, Alexander, 1949; Gangwere, 1962; Hommelen, Gillon, 1968; Rogers, Uresk, 1974; Launois-Luong, 1975)*.

При подобном исследовании у саранчовых отчленивают голову вместе с частью пищеварительной системы, вскрывают зоб и помещают его содержимое на предметное стекло в смесь 40 частей 10%-ного формалина и 60 частей глицерина (Правдин и др., 1972).

При макроскопическом исследовании конфигурации растительных остатков в экскрементах саранчовых можно чётко различить лишь принадлежность растения к тому или иному классу. Видовую же принадлежность, в большинстве случаев, используя только форму и окраску остатков, установить невозможно и поэтому следует привлекать микроскопические признаки строения растения (Черняховский, 1979).

Фрагменты растений в зобе обычно удобны для распознаваний видов по таким признакам, как общая морфология и размеры растительных остатков, форма эпидермальных клеток, величина, форма и приблизительное количество устьиц, тип расположения сопровождающих околоустьичных клеток, наличие или отсутствие эпидермальных образований – волосков и их оснований, их месторасположение, форма, размеры, приблизительное количество (Стебаев, Пшеницына, 1984).

* Цит. по: М.Г. Сергеев и др. (1995)

Прежде всего приготавливается стандартный набор срезов всех растений в местообитании и составляется ключ по их признакам для упрощения определения, затем на предметных стёклах исследуется содержимое зоба и определяется. Этот метод помогает установить, какие растения не поедаются, когда они достаточно обильны в местообитании, или предлагаются в садке, но не обнаруживаются в зобе. Особым преимуществом этого метода является то, что он делает возможным собирание множества образцов, взятых из различных местообитаний, или в том же местообитании в течение всего сезона, или в различные годы, и сохранение их для последующего изучения. Необходимо приготовить точный список растений с пометками об их относительном обилии, занимаемой площади, состоянии (развитии) и с другими деталями.

Имеется некоторая сложность в применении подобного метода, которая заключается в необходимости приготовления эталонных препаратов. Применяя вышеуказанный метод, можно не только выяснить трофические связи разных видов, входящих в состав смешанных популяций, но также и проследить изменение трофических связей у одного вида в разных частях его ареала (Правдин и др., 1972).

Метод изучения зобов прямокрылых и их кишечных трактов имеет большие преимущества по сравнению с широко применяющимися наблюдениями в садках. Состояние растений, их выбор и задача поиска их насекомыми в садках весьма далеки от природной ситуации, что подчас приводит к упрощению. Главное преимущество ботанического анализа состоит в том, что собранные после питания в природной среде экскременты дают возможность более точной количественной характеристики естественных спектров питания. По-видимому, садковый метод может быть вспомогательным, сохраняя важное значение для получения дополнительных данных об избирательности питания при определённых сочетаниях растений (Стебаев, Пшеницына, 1984). В условиях принудительного питания могут поедаться растения, порой не свойственные природным кормам, однако эти случаи можно отнести к фактам проявления динамики

пищевых связей и, возможно, к повторению предковой специфики в питании – «принцип Гопкинса» (Алпатов, 1950; Рубцов, 1952)*. Интересно, что в эксперименте при сужении разнообразия пищевых растений саранчовые начинают потреблять виды, родственные основному кормовому. При коренном изменении трофической обстановки пищевые склонности могут существенно модифицироваться, при этом жизнеспособность насекомых снижается (Пшеницына, 1985). К примеру, виды рода *Chorthippus*, *Gomphocerus* и другие, предпочитающие питаться на злаковых, при их отсутствии переходят на осоки, полыни, широколиственные травянистые растения (Столяров, 1975а).

Пищевые частицы, проходя по пищеварительному тракту насекомого в процессе пищеварения, должны претерпевать изменения. У видов саранчовых с широкой пищевой специализацией (сем. *Pamphagidae*, триба *Podismini* из сем. *Acrididae* и др.) пищевые частицы в кишечнике почти не измельчаются, но сильно перфорируются (Казакова, 1993). По данным М.Е. Черняховского (1979), растения из класса однодольных претерпевают в кишечнике саранчовых меньше изменений, нежели растения из класса двудольных; у них чётко сохраняется клеточная структура, жилкование, а также прижизненная окраска растения.

Учитывая это, некоторые зарубежные исследователи (Joern, 1979; Joern, Lawlor, 1980; Joern, Lawlor, 1981) предпочитают изучать содержимое зобов, а не экскрементов. Однако, специально проведённые И.В. Стебаевым и Л.Б. Пшеницыной (1978) исследования показали, что при питании одними и теми же растениями сопоставление у нескольких видов саранчовых содержимого зобов и экскрементов не обнаруживает существенных различий между ними. Использование для анализа экскрементов обеспечивает возможность изучения большего, а следовательно, и статистически более достоверного материала.

* Цит. по: М.Г. Сергеев и др. (1995)

Количество фрагментов каждого конкретного вида растений в экскрементах оценивается в процентах. Для всех конкретных исследуемых видов саранчовых вычисляется средняя встречаемость определённых видов растений в пищевом рационе. По методу ϕ -преобразования Фишера вычисляются границы доверительных интервалов. Понятно, что содержание того или иного растения в экскрементах может зависеть не только от состояния насекомого, но и от степени встречаемости этого растения на трансекте в природе и в экскрементах с учётом границ доверительных интервалов. При этом для растительной ассоциации целесообразно иметь в виду встречаемость не экземпляров растений, а массы их надземных крон, которая может быть выражена через процентное соотношение повидовых площадей проективного покрытия. На картину распределения растений по трансектам налагается картина процентного соотношения фрагментов растений в экскрементах. Из этих величин для каждого вида в данной ассоциации строятся диаграммы спектров пищевой избирательности для данного вида саранчового. Вершины столбцов этой диаграммы могут иметь как положительную (избирание, предпочтение), так и отрицательную (избегание) направленность. Для выявления отношения насекомых к группам растений, на которые их можно разделить для удобства анализа привлекательности, строятся также и диаграммы суммарных значений по каждой группе (Стебаев, Пшеницына, 1978). Такие спектры могут беспрепятственно сравниваться не только для разных видов, но и для разных биотопов. В частности, так выясняется смена избирательности от биотопа к биотопу.

Ещё более точные данные могут быть получены при сопоставлении спектра диеты со спектрами встречаемости растений на индивидуальных траекториях. Кроме того, это позволяет вычленить в пищевой избирательности этологическую составляющую, связанную с выбором насекомыми направления движения внутри биотопа (Стебаев, 1981).

4. Пищевые стратегии саранчовых в связи с другими аспектами их биологии.

Возникшее в ботанике учение о жизненных формах получило широкое распространение и в зоологии, что сделало его термином общебиологическим. Определение жизненной формы у растений, которое дано И.Г. Серебряковым (1962)^{*} и определение жизненной формы у животных, сформулированное в работе Г.Я. Бей-Биенко (1951)^{*}, очень близки и отражают единую общебиологическую закономерность: соответствие облика организма определённой экологической обстановке. В 1951 г. Г.Я. Бей-Биенко приводит систему жизненных форм для саранчовых. М.Е. Черняховский (1970) произвёл сравнение выявленных им жизненных форм саранчовых с аналогичными, установленными ранее Г.Я. Бей-Биенко, и пришёл к выводу, что семь форм полностью совпадают, и за ними целесообразно сохранить те же названия. Это факультативные хортобионты (к ним относятся, например, *Gomphocerus sibiricus caucasicus* Motsh., травоядные хортобионты (например, род *Podisma* Berth.), псаммобионты и герпетобионты. Самостоятельность двух оставшихся жизненных форм установлена впервые, ранее они объединялись в единую группу хортобионтов: настоящие, или злаковые хортобионты. К ним относятся виды, обитающие в травянистом покрове с участием злаков (виды рода *Stenobotrus* Fisch., *Omocestus* I. Bol., *Chorthippus* Fieb. и др.). К осоково-злаковым хортобионтам относятся виды, обитающие в осоковых зарослях по берегам водоёмов.

В пределах основных жизненных форм (например, у настоящих – злаковых хортобионтов) имеются виды, которые, несмотря на свою морфологическую специфику, обладают очень большой физиологической пластичностью, что позволяет им занимать самые различные станции обитания (Черняховский, Газенко, 1974).

^{*} Цит. по: М.Е. Черняховский (1970)

На основании результатов своих исследований М.Е. Черняховский (1970) делает вывод о том, что существует определённая зависимость целого ряда морфологических признаков от характера места обитания вида, то есть общий облик (габитус) тела насекомого согласовывается со средой его обитания. Зная совокупность этих адаптивных признаков разных жизненных форм, можно делать некоторые прогнозы о наличии представителей той или иной жизненной формы в разных растительных формациях.

У изученных видов саранчовых М.Е. Черняховский (1968) выделяет пять видов питания, из которых каждый характеризуется специфическим набором кормовых растений: злаково-осоковый, смешанный, разнотравный, древесно-кустарниковый и полусапрофитный. Анализ полученного материала показывает, что для каждой жизненной формы саранчовых характерен определённый тип питания и соответствующий ему тип строения челюстей.

Итак, существует определённая связь между систематическим положением и особенно жизненной формой саранчовых и типами их трофической избирательности. На основе проанализированного к настоящему времени материала И.В. Стебаев и Л.Б. Пшеницына (1984) намечают общий характер дифференциации спектров пищевой избирательности в зависимости от систематического положения и экологического статуса саранчового. Если обратиться к значению систематического положения, то будет видно, что представители подсем. *Catantopidae* (сем. *Acrididae*) и сем. *Pamphagidae* имеют весьма разнообразные спектры пищевой избирательности. Можно предполагать, что типы питания этих, несомненно, более древних таксонов могут оказаться как бы исходными по отношению к представителям двух других подсемейств семейства *Acrididae*. В спектрах видов подсем. *Oedipodinae* существенна роль кустарников и полукустарничков. Кроме того, эти спектры показывают, что злаки, которые обычно в изобилии встречаются в ассоциациях, где обитают рассматриваемые виды саранчовых, избегаются. Представители подсем. *Acridinae*, наоборот, демонстрируют избегание кустарников и полыней, которые часто весьма многочисленны

в местах обитания исследуемых видов, и неизменно предпочитают злаки. В целом же спектры пищевой избирательности изученных представителей подсем. *Acridinae* значительно более однообразны, что касается и выбора кормовых растений внутри группы злаков. Наряду с этими инвариантными чертами, в каждом подсемействе встречаются и уклоняющиеся виды, что находит своё объяснение в следующем аспекте.

Если рассматривать саранчовых по типам жизненных форм, то обращает на себя внимание тот факт, что спектры пищевой избирательности видов одной жизненной формы, принадлежащих, однако, к разным подсемействам, оказываются более сходными по своей трофической характеристике, чем виды одного подсемейства. Так, например, виды рода *Oedaleus*, уклоняющиеся от остальных исследованных саранчовых подсем. *Oedipodinae* по своим спектрам пищевой избирательности, сходны с фитогеобионтами других подсемейств (Стебаев, Пшеницына, 1984).

В одном биотопе, как правило, одновременно присутствуют виды саранчовых – представителей разных жизненных форм, с различными фенологическими особенностями. Саранчовые одного биотопа отчётливо различаются характером трофической специализации как на уровне групп, так и на уровне видов кормовых растений. За счёт этого снижается острота конкуренции между видами саранчовых и достигается высокая степень использования кормовых ресурсов биотопа (Столяров, 1976; Пшеницына, 1981).

Глава 2

Физико-географическое описание местности

Изучаемые сообщества альпийского пояса располагаются на северо-восточных отрогах хребта Малая Хатипара в Тебердинском государственном заповеднике (Карачаевский район Карачаево-Черкесской Республики), на абсолютной высоте 2750 м.

Климат альпийского пояса хребта М. Хатипара характеризуется низкими температурами (среднегодовая $-1 \dots -2^{\circ}\text{C}$) и большим количеством осадков (за год около 1400 мм), что позволяет отнести его к горному климату умеренной зоны, тип X(VI) по Н. Walter et al. (1975)*.

Для района исследования наиболее характерными являются четыре альпийских фитоценоза, сменяющих друг друга по элементам мезорельефа от гребней к западинам: альпийские лишайниковые пустоши (АЛП), пёстроовсянищевые луга (ПЛ), гераниево-копеечниковые луга (ГКЛ), альпийские ковры (АК).

Указанные сообщества альпийского пояса развиваются в условиях низких температур и краткого периода вегетации, в связи с чем биомасса и годовая продукция сообществ низка, особенно в местах обильного снегонакопления. Глубина снежного покрова увеличивается в ряду АЛП-ПЛ-ГКЛ-АК.

Альпийские лишайниковые пустоши – низкопродуктивные сомкнутые сообщества с доминированием кустистых лишайников (*Cetraria*, *Cladonia*) и низким травостоем (до 10 см высотой), приуроченные к наветренным гребням и склонам гор. Эти сообщества наиболее характерны для бесснежных и мало-снежных местообитаний альпийского пояса.

Пёстроовсянищевые луга – сообщества с доминированием плотнодерновинных злаков (*Festuca varia*, *Nardus stricta*). Они отличаются высоким флори-

* Цит. по: В.Г. Онопченко (1995)

стическим богатством. Мощность снега зимой 0,5-1,5 м, снег сходит в конце мая – июне.

Гераниево-копеечниковые луга – высокопродуктивные разнотравные сообщества с доминированием *Geranium gymnocaulon* и *Hedysarum caucasicum*. Характерны для склонов, ложбин со значительной аккумуляцией снега (2 - 4 м), вегетационный период начинается обычно в конце июня – начале июля.

Альпийские ковры – низкопродуктивные хионофитные сообщества западин и днищ цирков с обильным (более 4 м) снегонакоплением зимой. Это сомкнутые сообщества с доминированием видов шпалерного и розеточного разнотравья (*Sibbaldia procumbens*, *Taraxacum stevenii*). Вегетационный период – около 2 - 2,5 месяцев, снег сходит обычно в июле (Гришина и др., 1985; Онипченко, 1995).

Глава 3

Материал и методика

1. Сбор и определение материала.

Сбор полевого материала проводили в период с 1 июля по 18 сентября 1999 года на участках, относимых к сообществам АЛП, ПЛ, ГКЛ и АК. На стационарных геоботанических площадках, представляющих все эти фитоценозы, отмечено более ста видов сосудистых растений и пять массовых видов саранчовых (определения М.Е. Черняховского). Площадки являются местом многолетних геоботанических исследований.

Определение видов растений проводили самостоятельно и с помощью специалистов – геоботаников, находящихся в районе работы. Образцы вегетативных частей растений ста двадцати двух видов (главным образом, листья) были собраны в полиэтиленовые пробирки с крышками ёмкостью 3,5 мл и зафиксированы в 70%-ном этаноле.

Прямкрылых насекомых (имаго) определяли при помощи Определителя насекомых европейской части СССР (1965). Правильность определения проверена на кафедре В.Ю. Савицким. Им же определены виды, отсутствующие в данном определителе. Нимф саранчовых определяли в поле путём непосредственных наблюдений за их развитием. Был собран небольшой коллекционный материал. В ходе сбора насекомые были заморены хлороформом и помещены на ватные матрасики.

2. Сбор экскрементов для определения содержания растительных остатков в пище.

За основу была взята методика Сингха (Singh, 1961) с некоторыми изменениями. Экскременты саранчовых из трёх основных биотопов с наибольшей длительностью вегетационного периода (АЛП, ПЛ, ГКЛ) собирали следующим образом. В каждом из указанных биотопов были заложены постоянные трансекты площадью 266, 375 и 220 кв. м. соответственно. На каждой трансекте методом линейного пересечения (Миркин и др., 1983) считали проективное покрытие сосудистыми растениями по каждому виду, что облегчалось одноярусностью растительного покрова. Для удобства анализа виды растений были впоследствии объединены в группы

Насекомых каждого вида в количестве 10-20 экземпляров, отловленных в биотопе в период их наибольшей активности в течение дня, помещали отдельно в поллитровые банки, закрытые марлей, где выдерживали без корма 8 часов. Выделенные за этот срок экскременты помещали в пронумерованные пакетики из писчей бумаги, где их подсушивали на воздухе. Для определения содержимого зобов насекомых фиксировали в 70%-ном этаноле. Сборы проводили в период с 27.07.99 по 18.09.99 с интервалами от 7 до 14 дней, в зависимости от погодных условий. Всего за этот период было сделано 14 сборов.

Параллельно ставили опыты по кормлению насекомых в садках. Садки размером 20x20x35 см были изготовлены из стальной проволоки диаметром 1,5 мм и обтянуты марлей. На дно садка помещали поддон из картона и ёмкости с водой, изготовленные из жестяных банок высотой 5 см, куда помещали растения. Садки были размещены в палатке, где создавались условия затенения и относительной сухости. Насекомых, выдержанных без корма 8 часов, помещали в садки, где им был предложен набор из 10-15 видов растений в равных количествах и обеспечен равный доступ к ним. Один вид растений со стабильно высокой поедаемостью присутствовал в каждом наборе (контроль). Насекомых ос-

тавляли в садках на время от 8 часов до двух суток, в зависимости от погоды, после чего проводили глазомерную оценку поедаемости по пятибалльной шкале (0 – непоедаемые виды, 1 – плохо поедаемые (0-2%), 2 – слабо поедаемые (2-5%), 3 – удовлетворительно поедаемые (5-20%), 4 – хорошо поедаемые (20-50%), 5 – предпочитаемые (>50%)).

После этого насекомых выдерживали 8 часов без пищи и проводили сбор экскрементов и смену набора растений.

Всего было предложено 110 видов растений в двух-трёх повторностях и собрано 125 образцов экскрементов от 1024 экземпляров насекомых, а также зобы 112 экземпляров насекомых.

3. Учёты численности.

Учёты численности проводили по методам, описанным Ф.Н. Правдиным и др. (1972). Относительную численность разных видов саранчовых определяли по соотношению насекомых, отловленных за 1 час на постоянных трансектах в трёх основных биотопах (АЛП, ПЛ, ГКЛ) в течение сезона. В каждом из этих биотопов было сделано 4-5 учётов в однократной повторности с интервалом от семи до четырнадцати дней. Насекомых отлавливали вручную и помещали в стеклянные банки ёмкостью 0,5 литра. Продолжительность учёта – от 0,5 до 2ч.

Учёт абсолютной численности на трансектах во всех четырёх биотопах проводили в начале сентября, когда, по многолетним наблюдениям, саранчовые в районе исследований достигают наибольшей численности. Трансекты шириной 2 м и длиной 20 м облавливали в период наибольшей активности саранчовых в данных биотопах. При этом насекомых вспугивали линейкой длиной 1 м и отлавливали вручную. Применение сачка было не оправдано, так как высота растительного покрова невелика. Учёт каждого вида насекомых в каждом биотопе производили в пяти-шести повторностях.

4. Лабораторная обработка материала.

Анализ содержимого зобов и экскрементов для выяснения состава съеденных растений был выполнен по следующей схеме (Isely, Alexander, 1949; Gangwere, 1961; Стебаев, Гукасян, 1963 и др.). Из образцов листьев 122-х видов растений изготавливали препараты эпидермиса. Для этого кусочки листьев размером не более 1x1 см, отмытые от фиксатора, помещали в пробирки ёмкостью 10 мл, заливали 10%-ным водным раствором КОН и нагревали на кипящей водяной бане в течение 0,5-2 минут для мацерации и просветления. После однократной промывки в воде кусочки помещали под микроскоп МБС-1 (увеличение 8x1), где заточенными пинцетами с них были сняты кусочки эпидермиса. Кусочки нижнего и верхнего эпидермиса размером около 0,5 см² после промывки в 40%-ном этаноле и воде окрашивали раствором полихромной синьки в течение пяти минут, затем промывали в нескольких сменах воды и заключали под покровное стекло 18x18 мм в каплю раствора гуммисиропа, приготовленного по следующей схеме: сухой гуммиарабик смешивали с водой и сахаром в соотношении 2:2:1 и нагревали на водяной бане. После просушки в течение недели препарат окантовывали асфальтобитумным лаком.

Для составления каталога видов растений по признакам эпидермиса препараты рассматривали под микроскопом МБИ-3 с бинокулярной насадкой (увеличение 10x20). При этом выполнили рисунки эпидермиса всех семейств растений и многих их видов. Для анализа содержимого зобов и экскрементов мы отобрали образцы экскрементов имаго и личинок старшего возраста из двух биотопов с наибольшей численностью саранчовых: АЛП и ГКЛ.

Сухие образцы экскрементов из каждого пакетика отбирали по методу случайной выборки в количестве 20-40 штук, в зависимости от массы. Массу

выборки определяли на торсионных весах марки ВТ-200 и в дальнейшем учитывали при разведении препарата.

Препараты экскрементов и содержимого зобов изготавливали по вышеприведённой методике для листьев растений, с тем лишь отличием, что заливали 2%-ным раствором КОН, в котором перед варкой оставляли на 2-3 часа для набухания. Вываривали 2-4 минуты.

После окраски и промывки препарат разводили водой из расчёта 1 мл на 1 мг сухого вещества, тщательно взбалтывали и пипеткой отбирали 0,1 мл взвеси, которую помещали на предметное стекло в каплю глицерина, размешивали и накрывали покровным стеклом размером 24x24 мм. Определение и подсчёт растительных остатков проводили под микроскопом МБИ-3 с бинокулярной насадкой при увеличении 10x10. Всего было проанализировано 24 препарата экскрементов и содержимого зобов в четырёх-восьми повторностях.

Для расчёта сухой биомассы насекомых из коллекционного материала в количестве примерно 8-10 экземпляров обоего пола и разных возрастов взвешивали индивидуально на торсионных весах марки ВТ-500, после чего рассчитывали средний вес для всех видов (за исключением *Nocaracris cyanipes*), исходя из равного соотношения полов и практического отсутствия нимф на момент учёта. Для *N. cyanipes* средний вес рассчитывали исходя из реального соотношения имаго и нимф разных возрастов на момент учёта.

Данные по живой биомассе были любезно предоставлены В.Г. Онипченко (личное сообщение).

Глава 4

Результаты и обсуждение

1. Видовой состав и систематическое положение прямокрылых (Orthoptera) района исследований

В четырёх изучаемых биотопах (АЛП, ПЛ, ГКЛ, АК) в течение одного сезона нами были обнаружены виды прямокрылых, относящиеся к следующим таксонам:

сем. Tettigoniidae

подсем. Phaneropterinae (Листовые кузнечики)

Polysarcus zacharovi Stshelk. (Толстотел Захарова)

подсем. Tettigoniinae

Decticus verrucivorus L. (Кузнечик серый, или пёстрый)

сем. Pamphagidae

подсем. Pamphaginae (Каменные кобылки)

Nocaracris cyanipes F.-W. (Нокаракрис синеногий)

сем. Acrididae

подсем. Catantopinae

Podisma teberdina Rmme. (Тебердинская бескрылая кобылка)

подсем. Acridinae

Stenobotrus nigromaculatus H.-Sch. (Чернопятнистая травянка)

Omocestus viridulus L. (Зелёная травянка)

Gomphocerus sibiricus caucasicus Motsh. (Сибирская кобылка, кавказский подвид)

Chorthippus apricarius major Pyln. (Конёк бурый большой)

Chorthippus porphyroptera Voronzovsky (Конёк из группы морфологически трудноразличимых видов *Ch. biguttulus* aggr.)

2. Биотопическое распределение и количественные соотношения прямокрылых в разных ценозах

Во всех изученных биотопах обнаружили семь видов саранчовых (рис.1).

На альпийских лишайниковых пустошах нами были встречены шесть видов саранчовых (рис.1), из которых три вида доминировали* в сборах: *N. cyanipes* (более 2200 экз/га), *S. nigromaculatus* и *G. s. caucasicus* (около 1500 экз/га каждый); два вида были массовыми (*P. teberdina* и *O. viridulus*) и один редкий (*Ch. porphyroptera*). Отсутствовал вид *Ch. a. major*. Живая биомасса каждого из доминантов превышала 0,5 кг/га (рис.2).

По многолетним данным (Гришина и др., 1985; Онопченко, 1995) показатели численности саранчовых в этом биотопе сильно варьировали по годам, в зависимости от погоды, и в большинстве случаев доминирующим видом являлась *P. teberdina*.

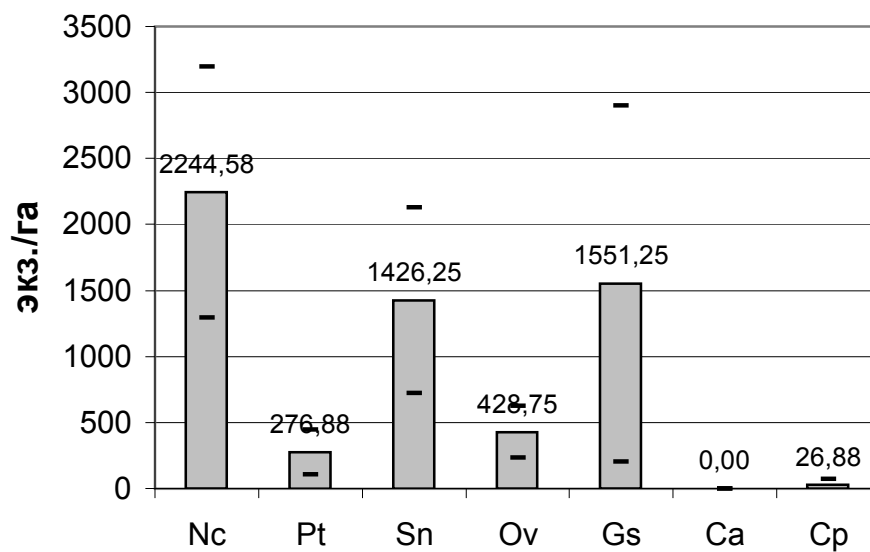
Из пяти видов, встреченных на пёстроовсянниковых лугах (рис.1) к доминантам можно отнести *N. cyanipes*, *O. viridulus* и *G. s. caucasicus*. Численность последнего приближалась к 2000 экз/га, а биомасса превышала 0,6 кг/га (рис.2). *S. nigromaculatus* отмечен как массовый, и редким был *Ch. a. major*. *Ch. porphyroptera* и *P. teberdina* отсутствовали.

Два доминанта обнаружены в биотопе гераниево-копеечниковых лугов: *O. viridulus* (5650 экз/га) *G. s. caucasicus* (13900 экз/га), причём последний вид оказался абсолютным доминантом во всех изучаемых сообществах по численности (рис.1) и биомассе (рис.2) – его вес в этом биотопе достиг почти 4,7 кг/га. Ещё четыре вида были редки, а *Ch. porphyroptera* в сборах отсутствовал.

В биотопе альпийских ковров – картина, сходная с предыдущей. Доминируют три вида: *N. cyanipes*, *O. viridulus* и *G. s. caucasicus* (причём последний –

* Доминирующими считали виды, численность которых превышала 1000 экз/га, массовыми – от 200 до 1000 экз/га, редкими – менее 200 экз/га

Альпийские лишайниковые пустоши



Пёстроовсяницевые луга

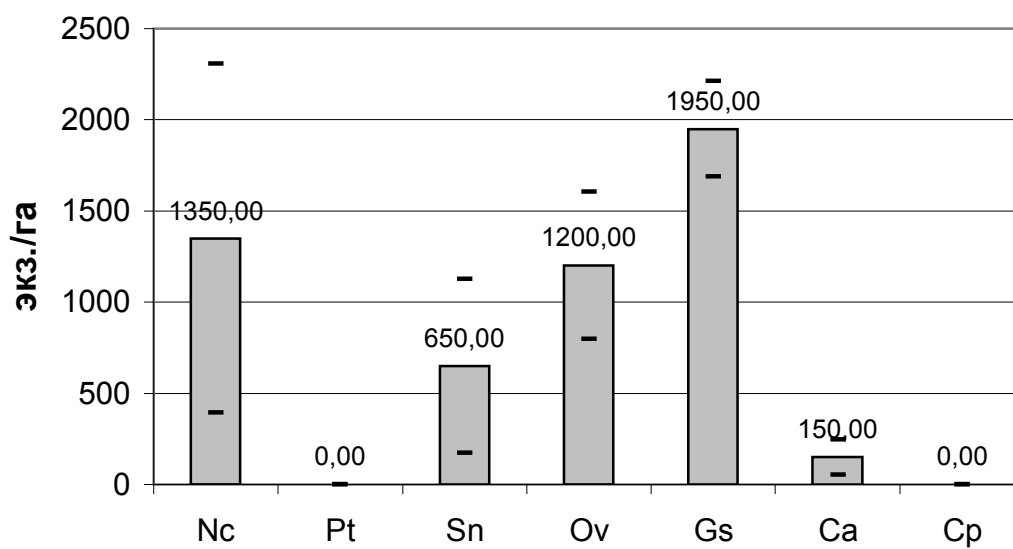


Рис. 1.

Численность саранчовых на трансектах ($M \pm m$).

Nc - *Nocaracris cyanipes*, Pt - *Podisma teberdina*, Sn - *Stenobotrus nigromaculatus*,
Ov - *Omocestus viridulus*, Gs - *Gomphocerus sibiricus caucasicus*, Ca - *Chorthippus*
apricarius major, Cp - *Ch. porphyroptera*

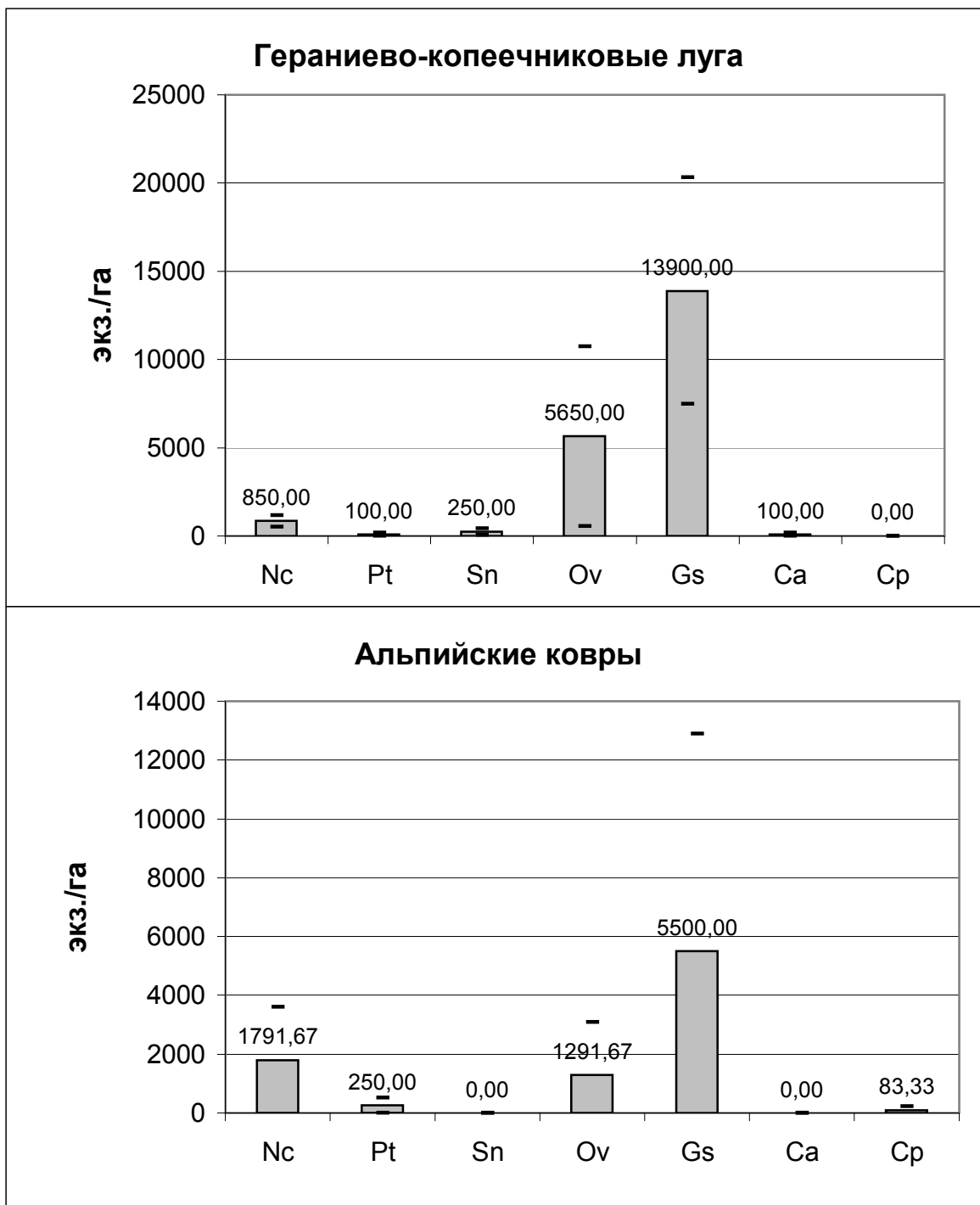


Рис. 1.(Продолжение)

Nc - *Nocaracris cyanipes*, Pt - *Podisma teberdina*, Sn - *Stenobotrus nigromaculatus*,
Ov - *Omocestus viridulus*, Gs - *Gomphocerus sibiricus caucasicus*, Ca - *Chorthippus*
apricarius major, Cp - *Ch. porphyroptera*

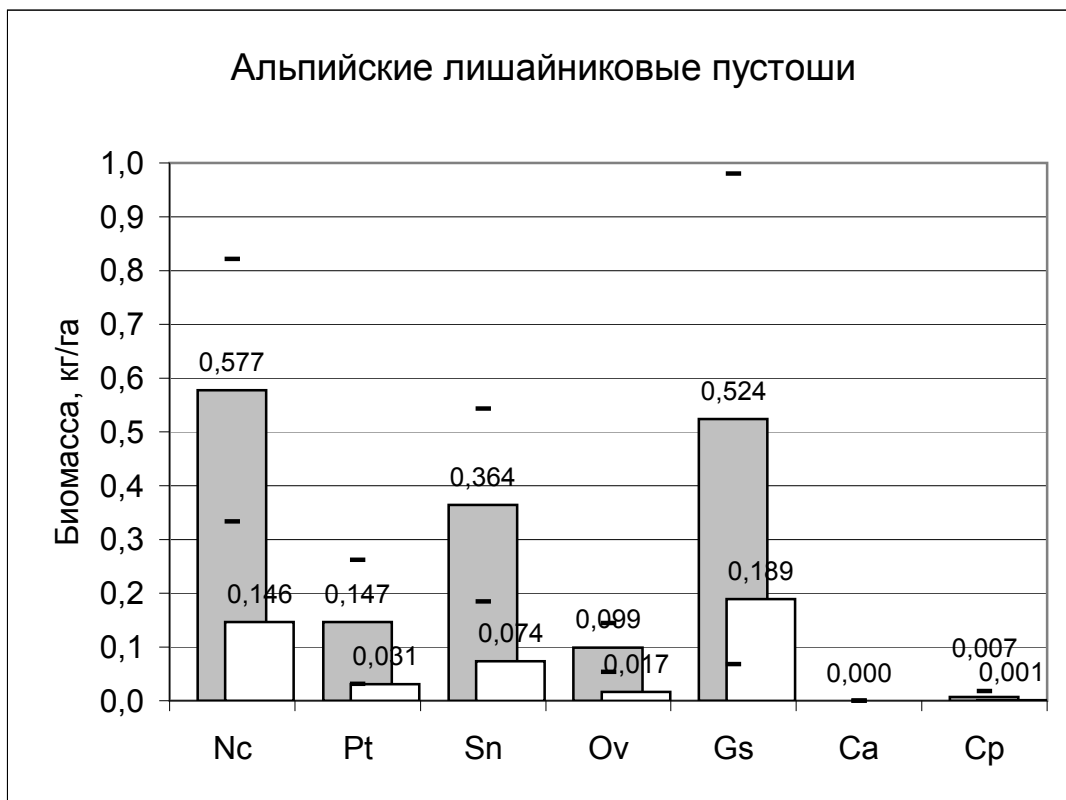


Рис. 2.

Биомасса саранчовых в разных биотопах ($M \pm m$).

Nc - *Nocaracris cyanipes*, Pt - *Podisma teberdina*, Sn - *Stenobotrus nigromaculatus*,
Ov - *Omocestus viridulus*, Gs - *Gomphocerus sibiricus caucasicus*, Ca - *Chorthippus*
apricarius major, Cp - *Ch. porphyroptera*

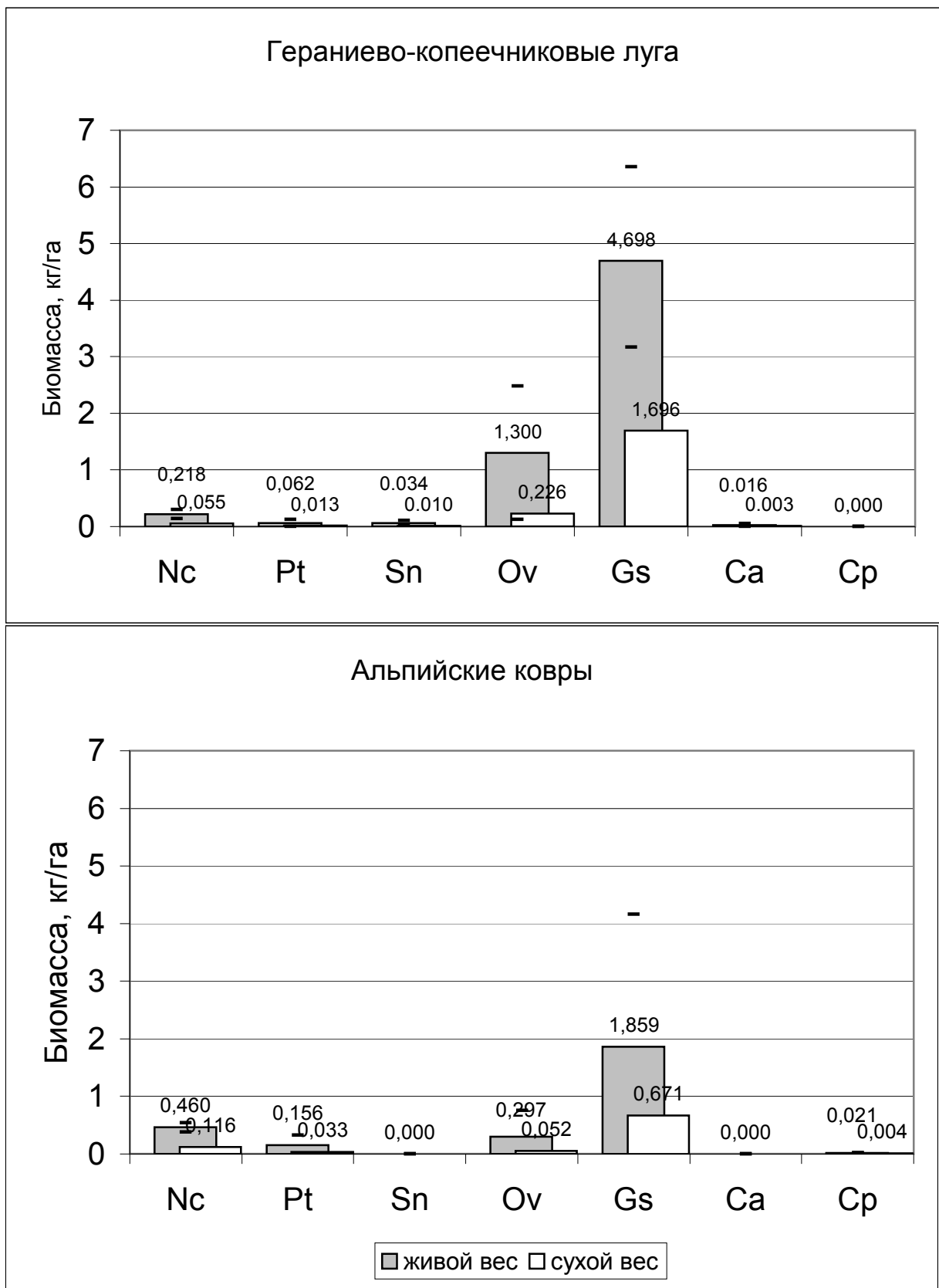


Рис. 2.(продолжение)

Nc - *Nocaracris cyanipes*, Pt - *Podisma teberdina*, Sn - *Stenobotrus nigromaculatus*,
Ov - *Omocestus viridulus*, Gs - *Gomphocerus sibiricus caucasicus*, Ca - *Chorthippus*
apricarius major, Cp - *Ch. porphyroptera*

абсолютно), два вида (*P. teberdina* и *Ch. porphyroptera*) редки, и ещё два вида отсутствуют.

Кузнечики нами встречались в единичных экземплярах, причём *P. zacharovi* – только на ГКЛ, а *D. verrucivorus* – только на ПЛ.

Итак, по результатам учётов во всех перечисленных биотопах среди саранчовых были выявлены четыре доминанта (*N. cyanipes*, *S. nigromaculatus*, *O. viridulus* и *G. s. caucasicus*); один массовый вид (*P. teberdina*) и два редких (*Ch. a. major* и *Ch. porphyroptera*). Интересно, что три вида (*N. cyanipes*, *O. viridulus* и *G. s. caucasicus*) были достаточно обильны во всех биотопах, несмотря на их резкую неоднородность (величина покрытия, высота растительности, её видовой состав, микроклиматические условия и т.п.). Исходя из ширины занимаемой ими ниши можно сделать определённый вывод об их экологической пластичности. Другие виды показали определённую степень стенотопности: характер распределения *S. nigromaculatus* по биотопам показало обратную зависимость от глубины снежного покрова в каждом из биотопов зимой, что наводит на мысль об их приуроченности к местам выплода и относительно низкой миграционной активности. *P. teberdina* и *Ch. porphyroptera* предпочитают станции с более низкорослой растительностью, а *Ch. a. major* – густой травостой.

Наблюдения за динамикой относительной численности видов в течение сезона (рис.3) показали её практическое отсутствие на АЛП и ПЛ. Интересно, что на ГКЛ к концу сезона возросла численность *O. viridulus* и *G. s. caucasicus*, что, по-видимому, можно связать с наличием там подходящих мест для яйцекладки (имеются хорошо прогреваемые участки обнажённой почвы, не занятой лишайниками). Это также даёт основание судить об относительно высокой миграционной активности упомянутых видов.

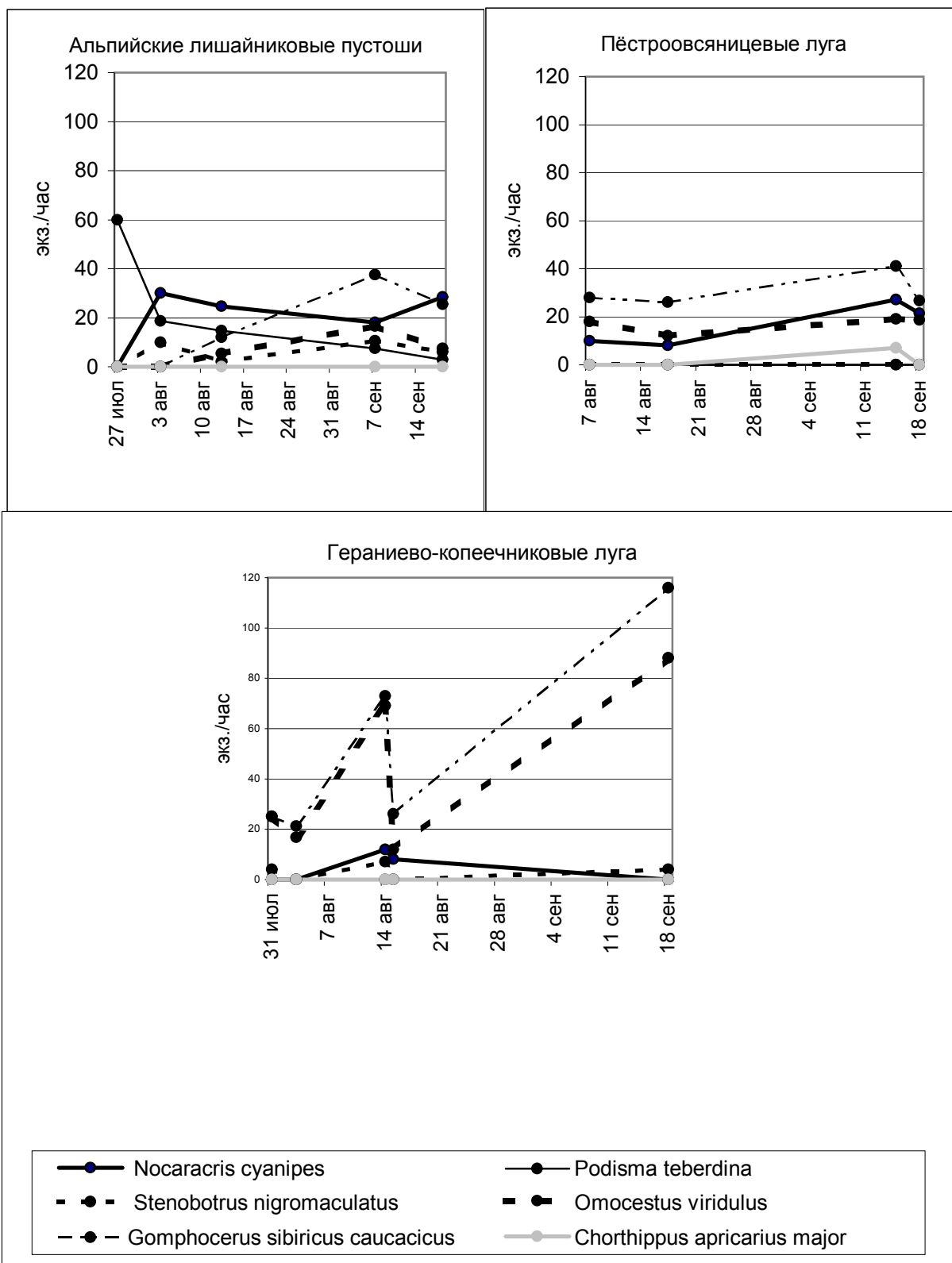


Рис. 3.

Относительная численность саранчовых в основных биотопах в летний сезон 1999 г

3. Особенности питания массовых видов саранчовых (*Acridoidea*) по результатам садковых экспериментов

Данные о потенциально возможных кормовых растениях пяти массовых видов по результатам наблюдений в садках сведены в табл. 1. Оказывается, что все виды растений в той или иной мере поедаются разными видами кобылок, однако для каждого саранчового можно выделить предпочитаемые и отвергаемые виды растений. На основе табл. 1 для сравнительной оценки поедаемости был рассчитан средний балл по семействам растений (табл.2) и по их группам (табл.3). Оказалось, что виды кобылок, даже *N. cyanipes* и *P. teberdina*, считающиеся травоядными, в садках в той или иной мере поедают злаки и прочие однодольные растения (осоки, ожики, лилейные, орхидные). Однако предпочитают эти растения только преимущественные злакостебли: *S. nigromaculatus*, *O. viridulus* и *G. s. caucasicus*. *N. cyanipes* имеет склонность к предпочтению широколистного разнотравья, а *P. teberdina* – кустарничков (брусника, черника) и несколько менее – разнотравья.

Растительный кузнечик *P. zacharovi* в садках поедает *Hieracium* (цветки), *Carum* (плоды), *Leontodon* и *Taraxacum* (листья). По литературным данным (Engel, 1951; Richter, 1951; Detzel, 1991)* кузнечики рода *Polysarcus* могут поедать также *Plantago*, *Trifolium*, *Galium*, *Cirsium*, *Rhinantus*, *Geranium*.

4. Пищевая специализация на уровне групп кормовых растений и их реальные соотношения в спектрах пищевой избирательности саранчовых

Для удобства анализа трофики саранчовых виды растений объединили в следующие группы:

* Цит. по: S. Ingrisch (1992)

Злаки узколистные

Agrostis vinealis Schreb.
Festuca brunnescens

Festuca ovina L.
Festuca varia Haenke

Helictotrichon versicolor
Nardus stricta L.

Злаки широколистные

Anthoxanthum odoratum
Briza marcowiczii
Bromopsis variegata

Calamagrostis arundinacea
Catabrosella variegata
Deschampsia flexuosa

Hyalopoa pontica
Phleum alpinum L.
Trisetum flavescens

Прочие однодольные

Carex atrata L.
Carex oreophila C.A.Mey.
Carex pyrenaica Wahlenb.

Carex sempervirens Vill.
Carex umbrosa Host
Luzula multiflora
Luzula spicata (L.)

Fritillaria lutea Mill.
Lloydia serotina (L.)
Coeloglossum viride
Gymnadenia conopsea

Разнотравье широколистное

Polygonum bistorta L.
Rumex alpestris Jacq.
Veronica gentianoides
Plantago atrata Hoppe
Cruciata laevipes Opiz
Galium verum L.
Valeriana alpestris Stev.
Scabiosa caucasica Bieb.
Campanula collina Bieb.
Campanula tridentata
Aetheopappus caucasicus
Antennaria dioica (L.)
Anthemis cretica L.
Anthemis marschalliana
Aster alpinus L.
Centaurea cheiranthifolia
Erigeron caucasicus Stev.
Erigeron alpinus L.
Gnaphalium supinum L.
Leontodon hispidus L.
Matricaria caucasica
Scorzonera cana
Senecio kolenatianus

Silene saxatilis Sims
Aconitum nasutum Fisch.
Anemone speciosa
Pulsatilla albana
Pulsatilla aurea
Ranunculus oreophilus
Corydalis conorhiza
Draba hispida Willd.
Draba scabra C.A.Mey.
Sedum tenellum Bieb.
Sempervivum caucasicum
Alchemilla caucasica
Alchemilla vulgaris L.
Potentilla crantzii
Potentilla gelida C.A.Mey.
Sibbaldia procumbens L.
Anthyllis vulneraria L.
Hedysarum caucasicum
Oxytropis kubanensis
Trifolium polyphyllum
Geranium gymnocaulon
Senecio taraxacifolius
Solidago virgaurea L.
Cerastium purpurascens

Hypericum linarioides Bosse
Viola altaica Ker-Gawl.
Chamerion angustifolium
Carum caucasicum
Carum meifolium (Bieb.)
Chaerophyllum roseum
Chamaesciadium acaule
Seseli alpinum Bieb.
Primula algida Adam
Primula ruprechtii Kusn.
Gentiana biebersteinii
Gentiana pyrenaica L.
Gentiana septemfida Pall.
Gentiana verna L.
Ajuga orientalis L.
Betonica macrantha
Thymus nummularius
Eritrichium caucasicum
Hieracium macrolepis
Hieracium umbellatum L.
Kemulariella caucasica
Taraxacum confusum
Taraxacum stevenii DC.
Myosotis alpestris

Гвоздичные мелколистные

Arenaria lychnidea Bieb.
Minuartia aizoides

Minuartia circassica
Minuartia recurva

**Норичниковые
мелколистные**

Euphrasia ossica Juz
Pedicularis comosa L.

Pedicularis condensata
Pedicularis nordmanniana

Кустарнички

Vaccinium myrtillus L.

Vaccinium vitis-idaea L.

Кустарники

Juniperus communis L.
Empetrum nigrum L.

Rhododendron caucasicum

Таблица 1

**Оценка поедаемости растений в садках массовыми видами саранчовых
(по пятибалльной шкале).**

	Nocaracris cyanipes F.-W.	Podisma teberdina Rmme.	Stenobotrus nigromacu- latus H.-Sch.	Omocestus viridulus L.	Gompho- cerus sibiricus caucasicus Motsh.
1. Cupressaceae					
Juniperus communis L.	0	2	0	0	0
2. Gramineae					
Agrostis vinealis Schreb.	4	4	5	5	5
Anthoxanthum odoratum	1	3	3	4	3
Briza marcowiczii	4	1	1	3	5
Bromopsis variegata	2	2	5	5	4
Calamagrostis arundinacea	4	5	4	5	5
Catabrosella variegata	5	4	5	4	5
Deschampsia flexuosa	2	3	4	4	4
Festuca brunnescens	2	0	5	5	5
Festuca ovina L.	1	0	4	3	1
Festuca varia Haenke	4	3	5	5	5
Helictotrichon versicolor	1	0	5	5	3
Hyalopoa pontica	5	3	5	5	5
Nardus stricta L.	0	2	4	3	3
Phleum alpinum L.	5	5	5	5	5
Trisetum flavescens	5	4	5	5	5
3. Cyperaceae					
Carex atrata L.	3	4	5	5	4
Carex oreophila C.A.Mey.	1	0	4	4	4
Carex pyrenaica Wahlenb.	3	3	3	4	5
Carex sempervirens Vill.	3	2	5	4	5
Carex umbrosa Host	1	0	3	3	3
4. Juncaceae					
Luzula multiflora	5	3	5	3	4
Luzula spicata (L.)	0	1	1	4	1
5. Liliaceae					
Fritillaria lutea Mill.	1	-	-	-	-
Lloydia serotina (L.)	4	1	0	0	1
6. Orchidaceae					
Coeloglossum viride	5	5	1	3	2
Gymnadenia conopsea	5	4	1	0	1
7. Polygonaceae					
Polygonum bistorta L.	2	4	1	1	4
Rumex alpestris Jacq.	5	5	0	0	1
8. Caryophyllaceae					
Arenaria lychnidea Bieb.	3	1	0	2	0
Cerastium purpurascens	4	5	0	4	2
Minuartia aizoides	2	2	0	0	1
Minuartia circassica	3	1	0	1	1
Minuartia recurva	3	5	0	1	3
Silene saxatilis Sims	4	4	2	3	4
9. Ranunculaceae					
Aconitum nasutum Fisch.	4	1	0	2	2
Anemone speciosa	3	2	0	0	0

<i>Pulsatilla albana</i>	2	2	0	0	1
<i>Pulsatilla aurea</i>	4	1	0	0	0
<i>Ranunculus oreophilus</i>	4	1	0	1	0
10. Fumariaceae					
<i>Corydalis conorhiza</i>	5	1	0	0	1
11. Cruciferae					
<i>Draba hispida</i> Willd.	1	4	0	0	0
<i>Draba scabra</i> C.A.Mey.	3	0	2	2	5
12. Crassulaceae					
<i>Sedum tenellum</i> Bieb.	1	2	0	0	1
<i>Sempervivum caucasicum</i>	4	2	0	2	1
13. Rosaceae					
<i>Alchemilla caucasica</i>	4	4	0	0	0
<i>Alchemilla vulgaris</i> L.	5	5	0	0	2
<i>Potentilla crantzii</i>	4	1	2	1	1
<i>Potentilla gelida</i> C.A.Mey.	3	4	1	0	0
<i>Sibbaldia procumbens</i> L.	4	4	0	0	2
14. Fabaceae					
<i>Anthyllis vulneraria</i> L.	3	2	2	0	1
<i>Hedysarum caucasicum</i>	4	4	1	1	3
<i>Oxytropis kubanensis</i>	4	4	3	1	5
<i>Trifolium polyphyllum</i>	3	2	3	1	2
15. Geraniaceae					
<i>Geranium gymnocalon</i>	5	3	0	0	0
16. Empetraceae					
<i>Empetrum nigrum</i> L.	1	0	0	0	0
17. Hypericaceae					
<i>Hypericum linarioides</i> Bosse	2	1	0	0	0
18. Violaceae					
<i>Viola altaica</i> Ker-Gawl.	2	0	0	0	0
19. Onagraceae					
<i>Chamerion angustifolium</i>	2	1	0	0	1
20. Umbelliferae					
<i>Carum caucasicum</i>	5	2	0	0	4
<i>Carum meifolium</i> (Bieb.)	5	5	0	1	1
<i>Chaerophyllum roseum</i>	3	2	0	0	3
<i>Chamaesciadium acaule</i>	5	5	0	0	0
<i>Seseli alpinum</i> Bieb.	0	4	0	0	0
21. Ericaceae					
<i>Rhododendron caucasicum</i>	1	1	0	0	0
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	2	4	0	1	0
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	1	3	1	1	0
22. Primulaceae					
<i>Primula algida</i> Adam	1	0	1	0	0
<i>Primula ruprechtii</i> Kusn.	1	2	0	1	1
23. Gentianaceae					
<i>Gentiana biebersteinii</i>	5	0	0	1	0
<i>Gentiana pyrenaica</i> L.	3	2	0	0	1
<i>Gentiana septemfida</i> Pall.	5	3	3	0	0
<i>Gentiana verna</i> L.	4	1	-	-	1
24. Labiatae					
<i>Ajuga orientalis</i> L.	5	1	0	1	1
<i>Betonica macrantha</i>	4	0	0	0	2
<i>Thymus nummularius</i>	1	3	0	0	0
25. Scrophulariaceae					
<i>Eritrichium caucasicum</i>	0	2	-	-	-
<i>Euphrasia ossica</i> Juz.	3	0	0	0	0

Myosotis alpestris	5	3	0	2	0
Pedicularis comosa L.	3	0	1	0	2
Pedicularis condensata	5	3	0	0	2
Pedicularis nordmanniana	1	2	0	0	1
Veronica gentianoides	4	1	0	0	0
26. Plantaginaceae					
Plantago atrata Hoppe	5	4	1	1	2
27. Rubiaceae					
Cruciata laevipes Opiz	3	5	0	0	0
Galium verum L.	3	5	0	0	0
28. Valerianaceae					
Valeriana alpestris Stev.	5	0	1	1	2
29. Dipsacaceae					
Scabiosa caucasica Bieb.	5	5	0	0	1
30. Campanulaceae					
Campanula collina Bieb.	4	0	0	0	4
Campanula tridentata	5	4	0	0	3
31. Compositae					
Aetheopappus caucasicus	5	3	2	2	3
Antennaria dioica (L.)	2	4	0	0	3
Anthemis cretica L.	3	3	0	1	0
Anthemis marschalliana	5	3	1	1	2
Aster alpinus L.	3	4	1	0	2
Centaurea cheiranthifolia	5	4	3	3	4
Erigeron caucasicus Stev.	5	3	0	0	0
Erigeron alpinus L.	1	1	0	2	3
Gnaphalium supinum L.	1	1	0	0	2
Hieracium macrolepis	5	5	0	2	4
Hieracium umbellatum L.	4	1	0	0	0
Kemulariella caucasica	4	3	0	1	1
Leontodon hispidus L.	4	0	4	0	5
Matricaria caucasica	3	3	0	1	1
Scorzonera cana	5	5	1	4	5
Senecio kolenatianus	5	5	0	2	4
Senecio taraxacifolius	5	5	0	0	1
Solidago virgaurea L.	2	5	1	1	3
Taraxacum confusum	5	5	0	4	5
Taraxacum stevenii DC.	5	4	0	0	0

Примечание: Порядок нумерации семейств растений соответствует приведенному в Определителе сосудистых растений (Губанов и др., 1995).

Баллы означают степень поедаемости растений:

0 - непоедаемые виды

1 - плохо поедаемые (0 - 2%)

2 - слабо поедаемые (2 - 5%)

3 - удовлетворительно поедаемые (5 - 20%)

4 - хорошо поедаемые (20 - 50%)

5 - предпочитаемые (> 50%)

Прочерк означает отсутствие данных.

Таблица 2.

**Оценка поедаемости растений в садках массовыми видами саранчовых
(по пятибалльной шкале).
Усредненный балл для семейств растений.**

	Nocaracris cyanipes F.-W.	Podisma teberdina Rmme.	Stenobotrus nigromacu- latus H.-Sch.	Omocestus viridulus L.	Gompho- cerus sibiricus caucasicus Motsh.
1. Cupressaceae	0	2	0	0	0
2. Gramineae	3	2,6	4,3	4,4	4,2
3. Cyperaceae	2,2	1,8	4	4	4,2
4. Juncaceae	2,5	2	3	3,5	2,5
5. Liliaceae	2,5	1	0	0	1
6. Orchidaceae	5	4,5	1	1,5	1,5
7. Polygonaceae	3,5	4,5	0,5	0,5	2,5
8. Caryophyllaceae	3,2	3	0,3	1,8	1,8
9. Ranunculaceae	3,4	1,4	0	0,6	0,6
10. Fumariaceae	5	1	0	0	1
11. Cruciferae	2	2	1	1	2,5
12. Crassulaceae	2,5	2	0	1	1
13. Rosaceae	4	3,5	0,6	0,2	1
14. Fabaceae	3,5	3	2,3	0,75	2,75
15. Geraniaceae	5	3	0	0	0
16. Empetraceae	1	0	0	0	0
17. Hypericaceae	2	1	0	0	0
18. Violaceae	2	0	0	0	0
19. Onagraceae	2	1	0	0	1
20. Umbelliferae	3,6	3,6	0	0,2	1,6
21. Ericaceae	1,3	2,7	0,33	0,67	0
22. Primulaceae	1	1	0,5	0,5	0,5
23. Gentianaceae	4,25	1,5	1	0,33	0,5
24. Labiatae	3,33	1,33	0	0,33	1
25. Scrophulariaceae	3	1,6	0,17	0,33	0,83
26. Plantaginaceae	5	4	1	1	2
27. Rubiaceae	3	5	0	0	0
28. Valerianaceae	5	0	1	1	2
29. Dipsacaceae	5	5	0	0	1
30. Campanulaceae	4,5	2	0	0	3,5
31Compositae	3,85	3,6	0,65	1,2	2,4

Примечание: значения баллов см. табл. 1

Таблица 3.

**Оценка поедаемости растений в садках массовыми видами саранчовых
(по пятибалльной шкале).**

Усредненный балл для групп растений.

	<i>Nocaracris cyanipes</i> F.-W.	<i>Podisma teberdina</i> Rmme.	<i>Stenobotrus nigromacu- latus</i> H.-Sch.	<i>Omocestus viridulus</i> L.	<i>Gompho- cerus sibiricus caucasicus</i> Motsh.
Злаки узколистные	2	1,5	4,67	4,33	3,67
Злаки широколистные	3,67	2,28	4,11	4,44	4,56
Прочие однодольные	2,82	2,5	2,8	3	3
Разнотравье широколистное	3,57	2,74	0,52	0,74	1,6
Гвоздичные мелколистные	2,75	2,25	0	1	1,25
Норичниковые мелколистные	3	1,25	0,25	0	1,25
Кустарнички	1,5	3,5	0,5	1	0
Кустарники	0,67	1	0	0	0

Примечание: значения баллов см. табл. 1.

Усреднённые баллы для групп растений приведены в табл. 3. Проектное покрытие растениями этих групп в двух биотопах (АЛП и ГКЛ) представлено на рис. 4. Спектры питания (рис.5) были проанализированы только для видов, достигающих в этих биотопах наибольшей численности: в АЛП это *N. cyanipes*, *P. teberdina* и *S. nigromaculatus*, а в ГКЛ это *O. viridulus* и *G. s. caucasicus* (рис.5).

Прежде всего можно заметить, что в спектре питания каждого из видов саранчовых неизменно присутствуют злаки и осоки, а также широколистное разнотравье. Мелколистное разнотравье (минуарции, песчанка, мытники, очанка) и кустарнички (брусника) в природе поедаются не всеми саранчовыми.

С другой стороны, реальное соотношение растений в спектрах питания отдельных видов саранчовых демонстрируют отчётливые различия. В пище *N. cyanipes* абсолютно доминирует широколистное разнотравье. Доля мелколистных гвоздичных (минуарции, песчанка) также велика и достигает почти 20%;

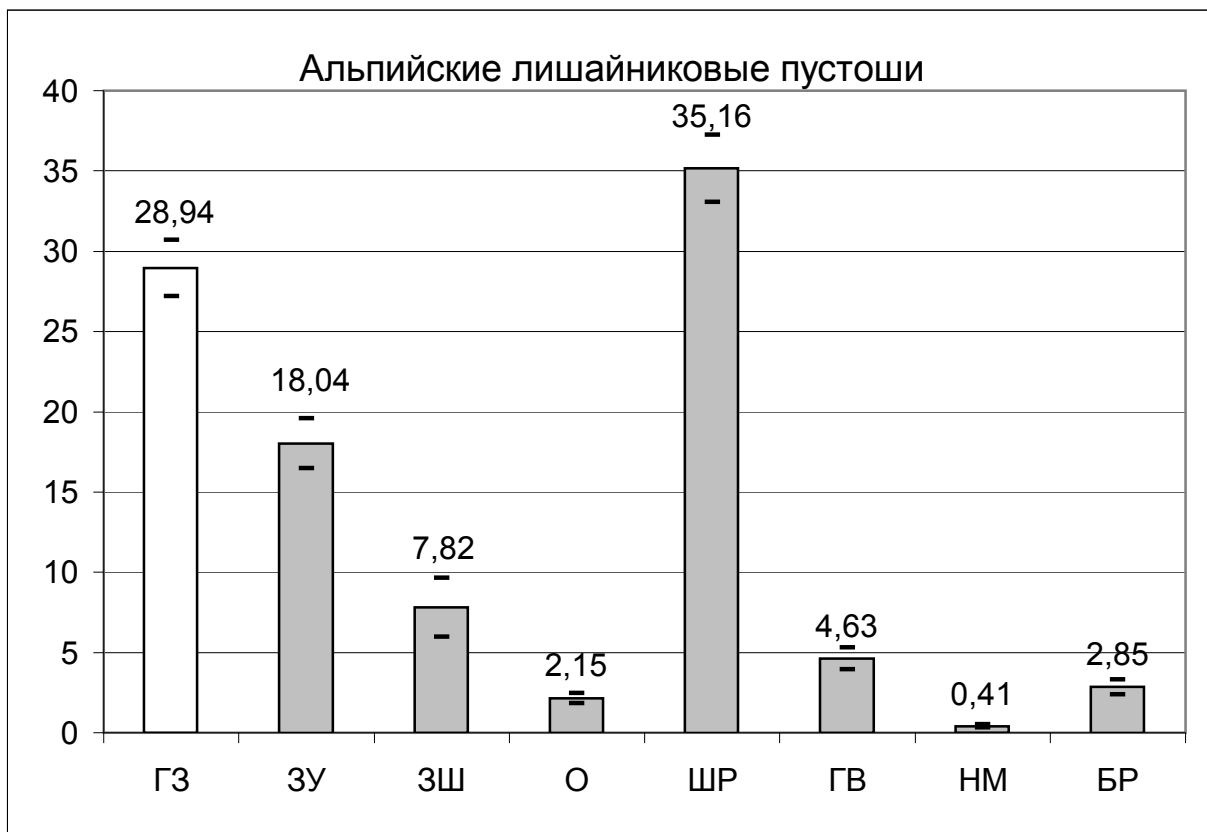


Рис. 4.

Проективное покрытие (%) основными группами сосудистых растений ($M \pm m$).

ЗУ - злаки узколистные, ЗШ - злаки широколистные, О - прочие однодольные,
 ШР - разнотравье широколистное, ГВ - гвоздичные мелколистные (минуарции, песчанка),
 НМ - норичниковые мелколистные (мытники, очанка), БР - кустарнички (брусника),
 ГЗ - обнажённая почва и лишайники

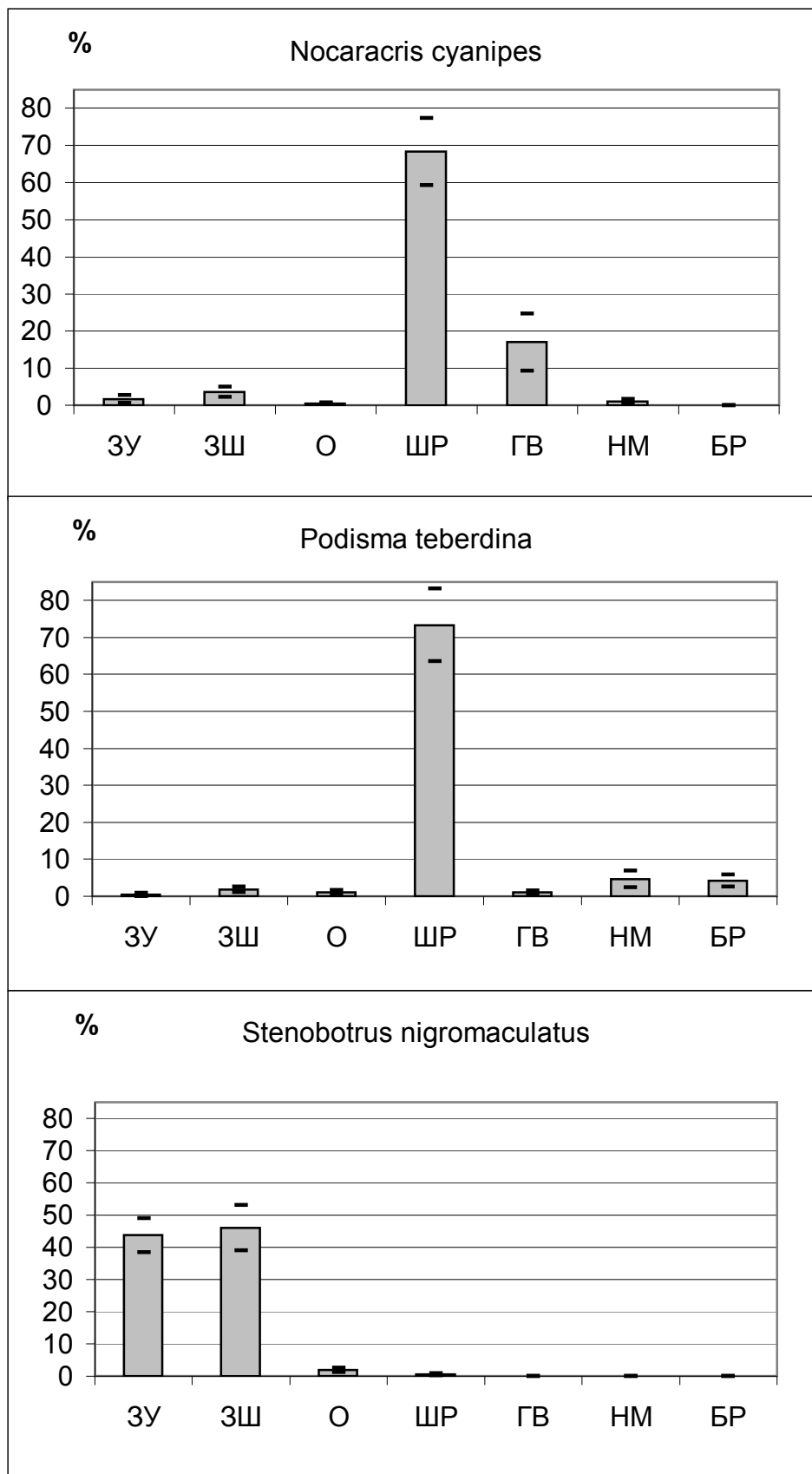


Рис. 5.
Спектры реального питания массовых видов саранчовых в природе

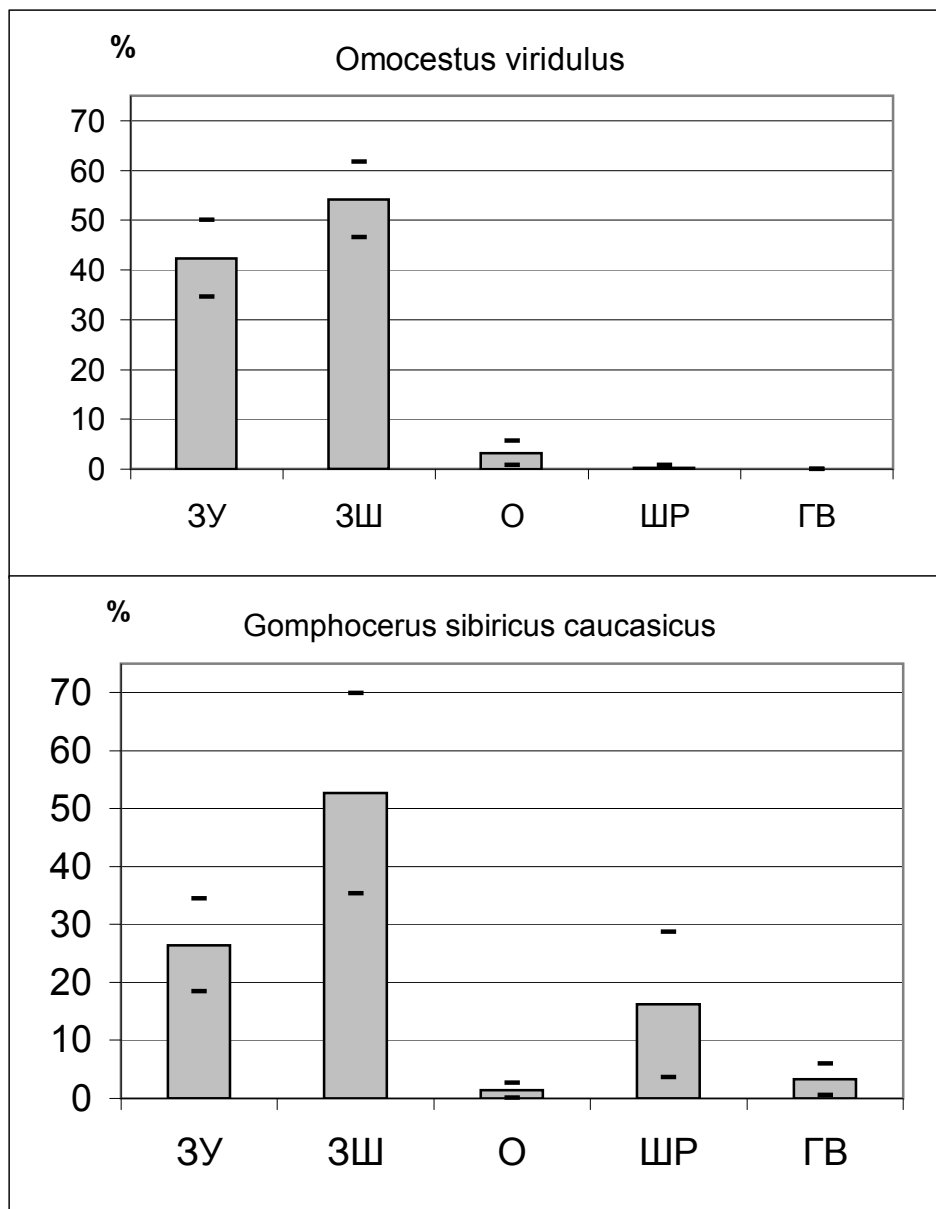


Рис. 5. (Продолжение)

3У - злаки узколистные, 3Ш - злаки широколистные, О - прочие однодольные, ШР - разнотравье широколистное, ГВ - гвоздичные мелколистные (минуарции, песчанка), НМ - норичниковые мелколистные (мытники, очанка), БР - кустарнички (брусника),

все однодольные (в основном злаки и осоки) в сумме не превышают 10%, а брусника совершенно не поедается.

Спектр питания *P. teberdina* в общем сходен, однако мелколистные гвоздичные в нём почти не представлены (рис.5), зато доля мелколистных норичниковых (мытники, очанка) и брусники составляет по 5%.

В пище видов *S. nigromaculatus* и *O. viridulus* явно преобладают злаки; осоки представлены слабо (менее 5%), а разнотравье имеет совсем незначительную долю (рис.5).

У *G. s. caucasicus* наблюдается почти такая же картина, однако доля широколистного разнотравья в пище превышает 15% (а в нём, по нашим наблюдениям значительная доля составляет *Leontodon hispidus*), и поедаемость мелколистных гвоздичных приближается к 5% (рис.5).

Итак, в спектрах реального питания каждого вида преобладают лишь одна-две группы кормовых растений.

Однако эти спектры не дают ответа на вопрос о предпочтениях в питании того или иного вида: преобладание какой-либо группы в пище кобылки может быть связано с преобладанием этой группы в биотопе, и насекомое просто вынуждено её поедать.

Спектры пищевой избирательности с учётом обилия групп растений в каждом биотопе даны на рис. 6, который построен на основе рисунков 4 и 5 путём вычитания среднего значения проективного покрытия (%) из значений поедаемых растений (%) в данном биотопе. Анализ спектров трофической избирательности даст возможность понять, какие растения предпочитают, а какие избегаются. Отношение кобылок к растениям может быть также нейтральным.

Несмотря на то, что в спектре питания *N. cyanipes* были хорошо представлены однодольные, оказывается, что их поедание в значительной степени вынуждено, так как они обильно представлены в биотопе. *N. cyanipes* предпочитает следующие группы растений (в порядке убывания): широколистное разнотравье – мелколистные гвоздичные – мелколистные норичниковые (рис.6).

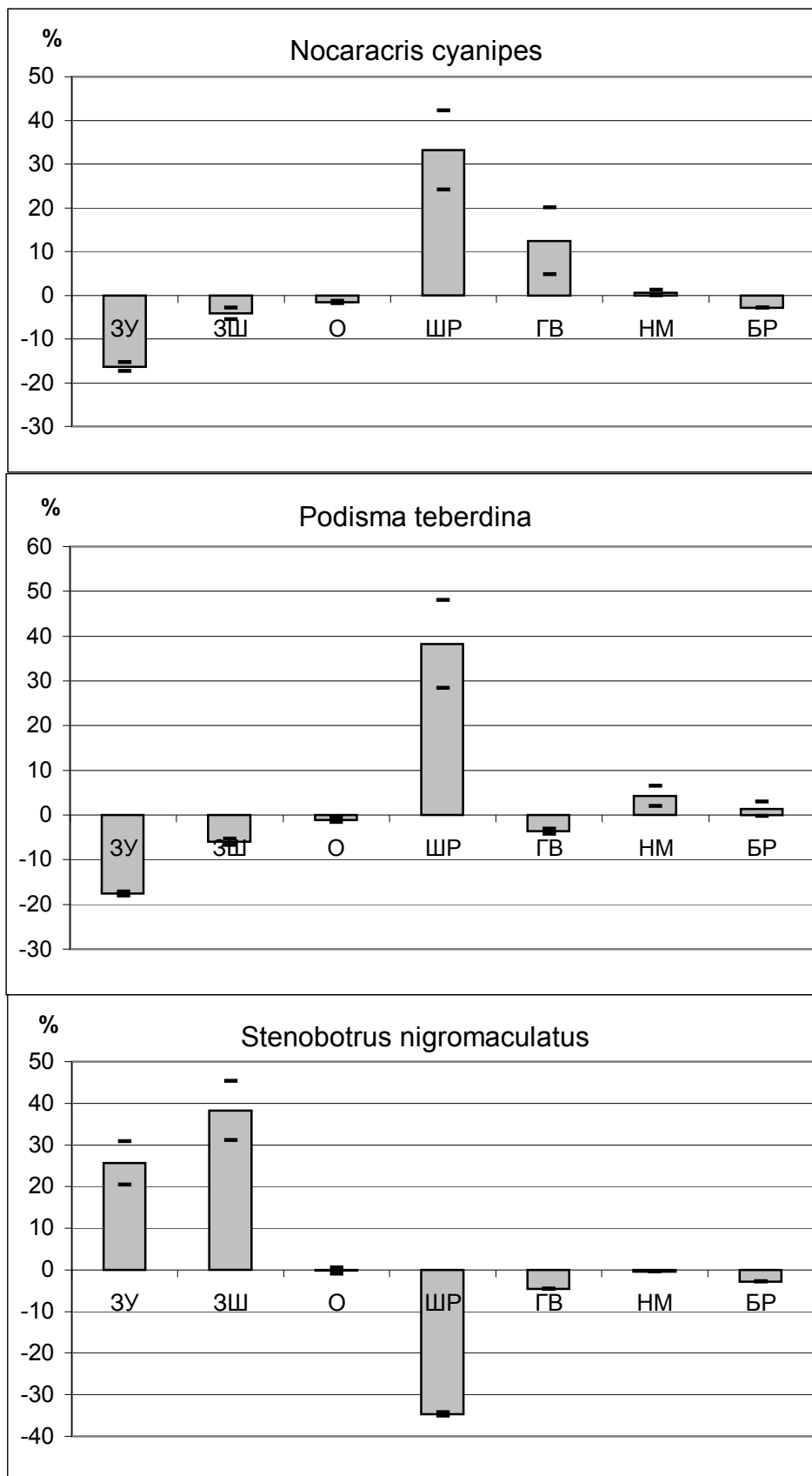


Рис. 6.
Спектры пищевой избирательности массовых видов саранчовых

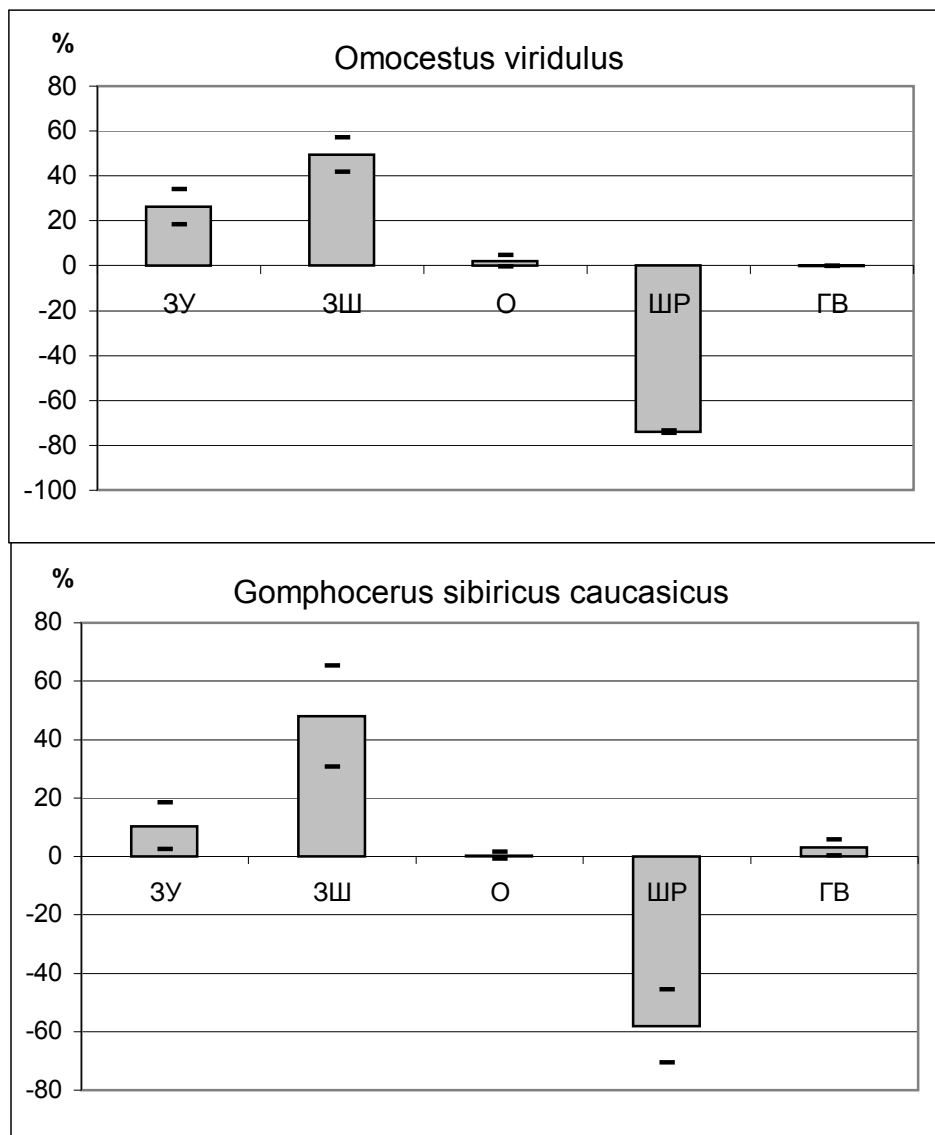


Рис. 6. (Продолжение)

ЗУ - злаки узколистные, ЗШ - злаки широколистные, О - прочие однодольные, ШР - разнотравье широколистное, ГВ - гвоздичные мелколистные (минуарции, песчанка), НМ - норичниковые мелколистные (мытники, очанка), БР - кустарнички (брусника),

P. teberdina предпочитает (аналогично) широколистное разнотравье – мелколистные норичниковые – мелколистные гвоздичные (рис.6) (как показывают наблюдения, в содержимом экскрементов *N. cyanipes* и *P. teberdina* зачастую обнаруживаются неидентифицируемые остатки, имеющие клеточное строение и разнообразные выросты, что позволяет предположить их питание и лишайниками).

S. nigromaculatus показывает предпочтение злаков, нейтральное отношение к осокам и явное избегание всех двудольных растений (рис. 6).

O. viridulus наряду со злаками избирает и осоки, двудольные растения также избегает (рис. 6).

G. s. caucasicus предпочитает злаки, нейтрально относится к осокам, а среди двудольных избирает только мелколистные гвоздичные. Интересно, что все три преимущественно злакоядных вида среди злаков отдают предпочтение широколистным злакам с их мягкой листовой пластинкой (рис. 6).

Как правило, виды растений с наибольшей поедаемостью (рис. 5) и избираются (рис. 6) в качестве пищевых объектов.

Пищевая избирательность данных видов саранчовых альпийских лугов вполне согласуется с их жизненными формами и положением в системе.

Если сравнивать между собой питание кобылок по результатам садковых экспериментов (рис. 7, построенный на основе таблицы 3) и анализа поедаемости растений в биотопах (рис. 5 и 6), видно, что спектр реального питания в природе для всех видов оказывается значительно уже. В рационе злакоядных видов значительно большую долю составляют злаки, а у травоядных – разнотравье.

При сравнении результатов анализа содержимого зобов и экскрементов (рис.8, 9) наблюдаются некоторые различия в процентном содержании видов растений. Оказывается, что в экскрементах, по сравнению с зобами, содержится несколько меньше остатков широколистных злаков, прочих однодольных, ши

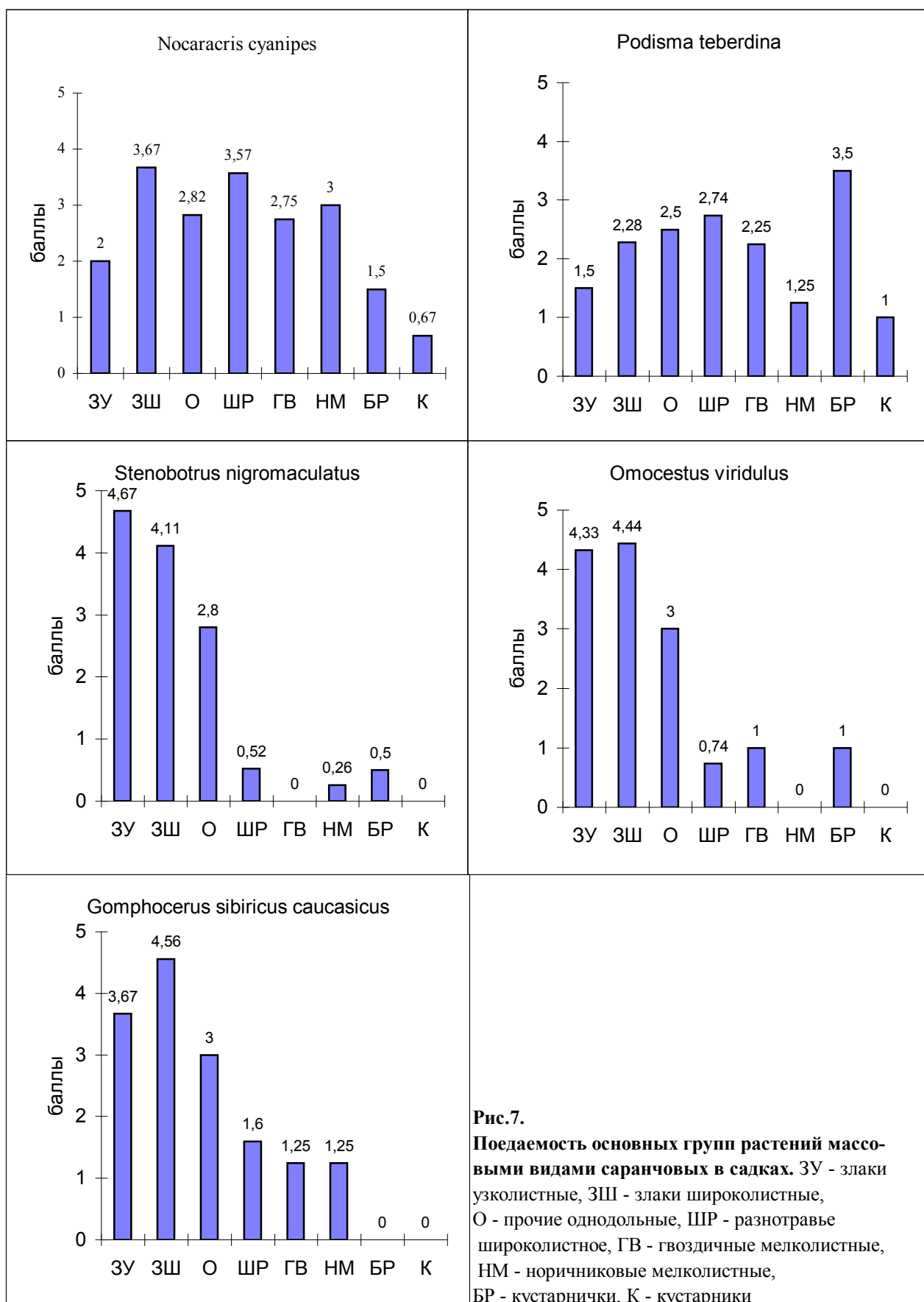


Рис.7.

Поедаемость основных групп растений массовыми видами саранчовых в садках. ЗУ - злаки узколистные, ЗШ - злаки широколистные, О - прочие однодольные, ШР - разнотравье широколистное, ГВ - гвоздичные мелколистные, НМ - норичниковые мелколистные, БР - кустарнички, К - кустарники

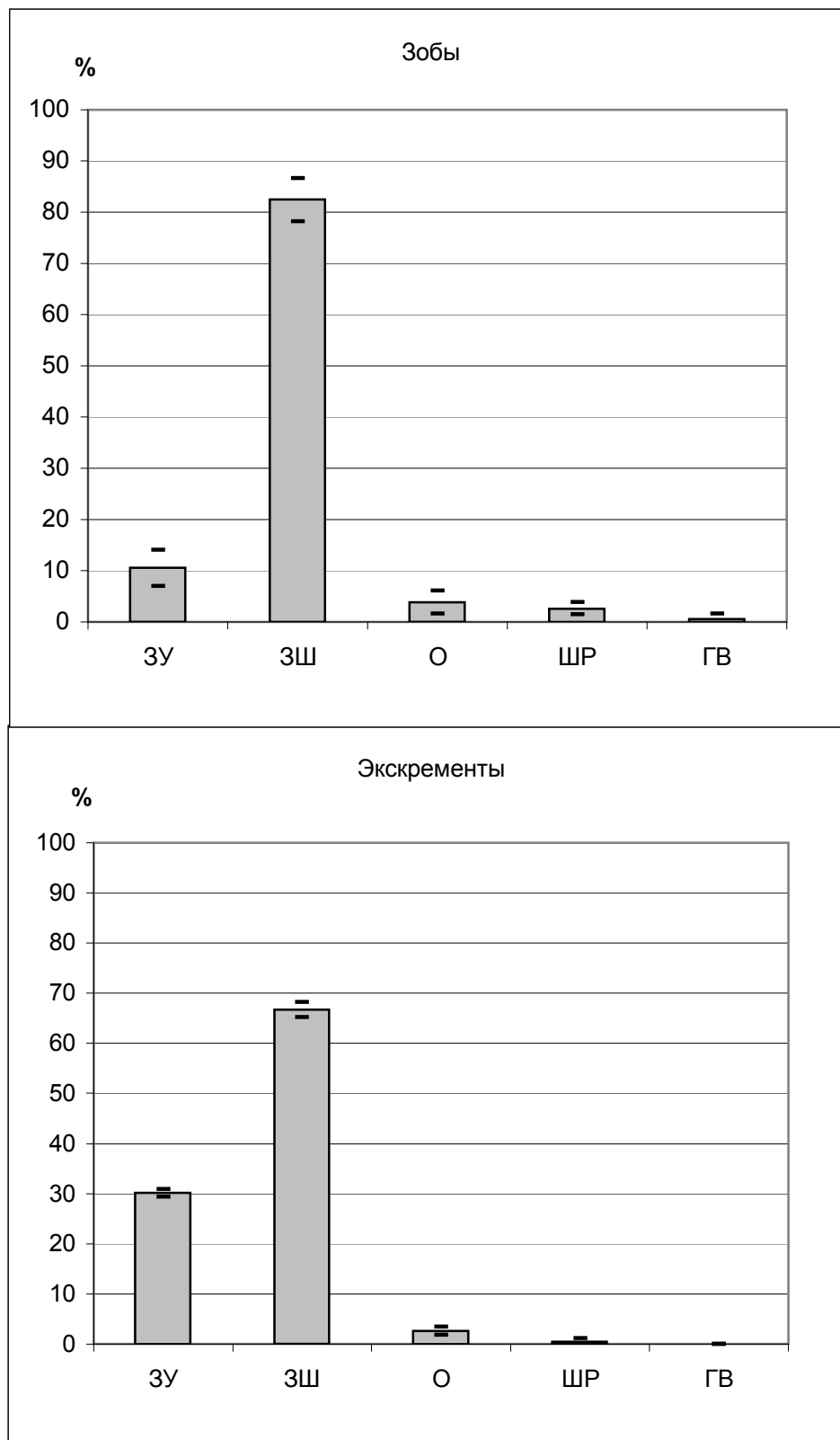


Рис. 8.

Сравнение анализа содержимого зобов и экскрементов у *Omocestus viridulus*.

ЗУ - злаки узколистные, ЗШ - злаки широколистные, О - прочие однодольные, ШР - разнотравье широколистное, ГВ - гвоздичные мелколистные (минуарции, песчанка)

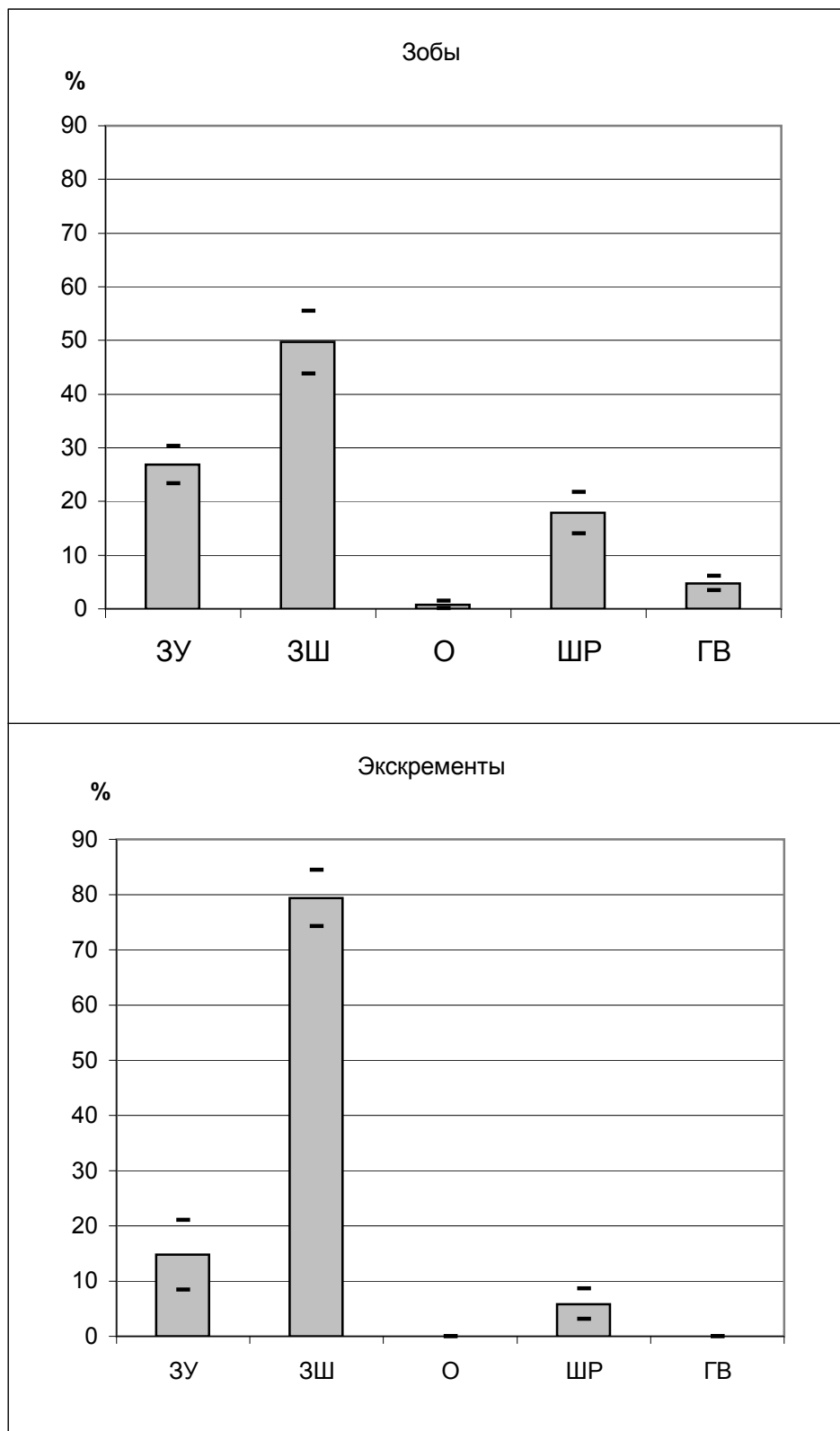


Рис. 9.

Анализ содержимого зобов и экскрементов у *Gomphocerus sibiricus caucasicus*.

ЗУ - злаки узколистные, ЗШ - злаки широколистные, О - прочие однодольные, ШР - разнотравье широколистное, ГВ - гвоздичные мелколистные (минуарции, песчанка)

роколиственного разнотравья и мелколистных гвоздичных. Отличия, видимо, связаны с лучшей перевариваемостью этих групп растений.

На примере *P. teberdina* проследили изменение спектра питания кобылок в течение сезона наблюдений (рис. 10). При этом оказалось, что четких различий в процентном содержании отдельных групп растений не выявлено, наблюдается лишь незначительная тенденция к уменьшению содержания в рационе остатков мелколистных норичниковых и брусники.

Как показывают проведенные нами исследования спектров питания и размещения разных видов кобылок в биотопах альпийской зоны Тебердинского заповедника, в каждом биотопе имеются саранчовые с различными пищевыми предпочтениями, что должно способствовать избежанию между ними трофической конкуренции.

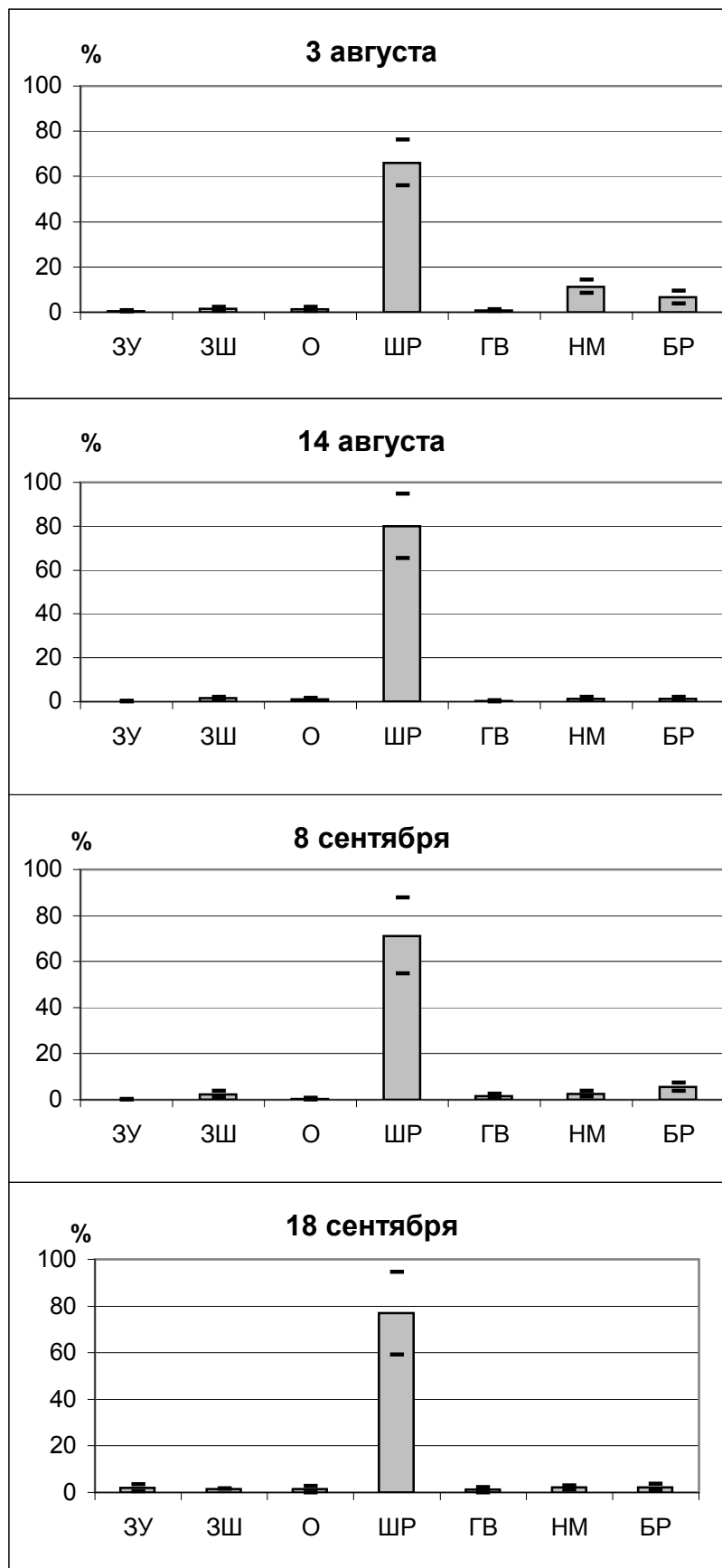


Рис. 10.
Изменение спектра питания *Podisma teberdina* в течение сезона 1999 г

Выводы

1. На исследованных участках альпийского пояса Тебердинского заповедника обнаружены семь видов саранчовых, из которых пять массовых, и два вида кузнечиковых, выяснены их биотопические предпочтения.

2. Анализ потенциальных трофических связей массовых видов саранчовых в садках показал, что все 110 видов растений, произрастающих на участках в той или иной мере могут потребляться саранчовыми.

3. Спектры реального питания массовых видов саранчовых в природных биотопах, полученные методом ботанического анализа состава экскрементов, выявили особенности питания, соответствующие их жизненным формам и систематическому положению.

4. Анализ спектров трофической избирательности показал дифференцированное отношение кобылок к разным видам кормовых растений в биотопе. Вместе с тем процентное содержание кормового растения в пище зависит от его обилия в биотопе.

5. В природе саранчовые проявляют высокую избирательность и питаются довольно узким кругом растений.

Сравнение содержимого зобов и экскрементов [*Omocestus viridulus* и *Gomphoceris sibiricus caucasicus*] выявило незначительные, но вполне определённые различия.

Список литературы

Бей-Биенко Г.Я., Мищенко Л.Л., 1951. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран // Определители по фауне СССР. т. 38. ч. 1 Изд-во АН СССР. М.-Л. с. 5-82

Бей-Биенко Г.Я., 1964. Надсемейство Acridoidea – саранчовые // Определитель насекомых европейской части СССР. т. 1. Наука. М.-Л. с. 241-284

Гришина Л.А. и др., 1985. Итоги биогеоценотических исследований альпийских пустошей в Тебердинском заповеднике // Экологические исследования на Северо-Западном Кавказе. М. с. 25-43

Заика В.В., Стебаев И.В., Резникова Ж.И., 1977. Опыт изучения поведения насекомых в связи с ярусной структурой биогеоценоза (Odonata, Acridoidea, Formicidae) // Экология насекомых и клещей. Томск. с. 18-26.

Казакова И.Г., 1993. Морфофункциональные особенности стомодеума прямокрылых насекомых // Успехи энтомологии в СССР. Экология и фаунистика, небольшие отряды насекомых. С.-Пб. С. 82-84.

Кожанчиков И.В., 1961. Методы исследования влияния пищи и химического состава среды на развитие насекомых // Методы исследования экологии насекомых. Высшая школа. М. С. 227-255.

Литвинова Н.Ф., 1971. Изменение пищевой специализации у саранчовых (Orthoptera, Acrididae) в связи со сменой их местообитания // Биол. науки. №4. С. 23-27.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г., 1989. Метод линейного пересечения // Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М. Наука. С. 100.

Онипченко В.Г., 1995. Структурно-функциональная организация альпийских фитоценозов Северо-Западного Кавказа. Дисс... д. б. н. МГУ. 308 с.

Онипченко В.Г., 1995. Структурно-функциональная организация альпийских фитоценозов Северо-Западного Кавказа. Автореф. дисс... д. б. н. МГУ. 27с.

Правдин Ф.Н., Гусева В.С., Крицкая И.Г., Черняховский М.Е., 1972. Некоторые принципы и приемы исследования смешанных популяций нестадных саранчовых в разных ландшафтных условиях // Фауна и экология животных. Сборник статей. С. 3-51.

Пшеницина Л.Б., 1981 Трофическая специализация саранчовых одного биотопа и распределение их нагрузки на растительность // Вопросы экологии. Новосибирск. Изд-во Новосиб. ун-та. с. 66-84.

Пшеницина Л.Б., 1985. Трофическая избирательность саранчовых при снижении разнообразия кормовых растений // Антропогенные воздействия на сообщества насекомых. Сборник статей. АН СССР. Сиб. Отделение. Биол. ин-т. Новосибирск. Наука. с.121-122.

Сергеев М.Г., Копанева Л.М., Рубцов И.А. и др., 1995. Сибирская кобылка (*Aeropus sibiricus* L.). Новосибирск. Наука. Сибирская издательская фирма РАН. 176 с.

Сиразитдинова Ф.С., 1935. К вопросу об определении количества поедаемой кобылками пищи // Известия Западно-Сибирской краевой станции защиты растений. Выпуск саранчовый. Новосибирск. С.137-140.

Стебаев И.В., Гукасян А.Б., 1963. Прямокрылые насекомые (*Tettigonioidea* и *Acrididae*) как стимуляторы микробиологических процессов распада и минерализации растительной массы в луговых степях Западной Сибири // Зоол. журн. т. 42. №2. С. 216-221.

Стебаев И.В., 1967. Функциональная оценка сообществ прямокрылых в вертикальных ландшафтах Юго-Восточного Алтая // Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши (Материалы совещания 23-24 февраля 1967 г.). М. с. 74-76

Стебаев И.В., 1968. Характеристика надпочвенного и напочвенного зоо-микробиологических комплексов степных ландшафтов Западной и Средней Сибири // Зоол. журн. т. 47. №5. с. 661-675.

Стебаев И.В., Пшеницина Л.Б., 1978. Избирательность питания доминантных видов саранчовых прииртышских степей и пойменных лугов, определяемая методом диагностики ботанического состава экскрементов // Вопросы экологии. Вид, популяция, сообщество. Новосибирск. С. 18-128.

Стебаев И.В., 1981. Опыт сопряженного изучения экологии и поведения насекомых в природе и лаборатории. I // Энтومол. обозрение. Т. 60 №1. с. 77-91

Стебаев И.В., Пшеницина Л.Б., 1984. Возможности изучения трофической специализации саранчовых (Orthoptera, Acrididea) на основе анализа экскрементов // Энтомологическое обозрение. т. 63. №3. с. 434-446.

Стебаев И.В., Пшеницина Л.Б., Шиляева О.Н., 1985. Напочвенные фитофаги как участники биотической деструкции растительных остатков в степных биогеоценозах // Разложение растительных остатков в почве. М. с. 37-49.

Столяров М.В., 1975. Роль прямокрылых насекомых (Orthoptera) как консументов в биоценозах высокогорий Ладогехского заповедника // Изв. АН ГССР. Сер. биол. т. 1. №1. с. 51-55.

Столяров М.В., 1975а. Опыт применения энергетического принципа для определения количества поедаемой прямокрылыми растительности на высокогорных пастбищах Восточной Грузии // Экология. №1. с. 5-9.

Столяров М.В., 1976. Особенности структуры и динамики группировок прямокрылых, определяющие их роль как консументов в биогеоценозах // Зоол. журн. т. 55. №11. с. 1640-1646.

Столяров М.В., 1979. Динамика потребления фитомассы группировками прямокрылых (Orthoptera) Иорского плоскогорья в Закавказье // Энтومол. обозр. Т. 58. №1. с. 42-52.

Черняховский М.Е., 1968. Типы питания и структура мандибул у различных жизненных форм саранчовых (Acridoidea) // Зоол. журн. т. 47. №2. с. 238-248.

Черняховский М.Е., 1970. Морфо-функциональные особенности жизненных форм саранчовых // Ученые записки МГПИ им. В.И. Ленина. т.394. с.47-63.

Черняховский М.Е., Газенко Г.В., 1974. Заметки по экологическому распределению и жизненным формам саранчовых на разнотравных лугах Северного Кавказа // Фауна и экология животных. М. С. 52-61.

Черняховский М.Е., 1979. Изучение питания саранчовых методом анализа их экскрементов // Фауна и экология беспозвоночных. Сборник научных трудов. М. С. 76-116.

Andrzejewska L., Wojcik Z., 1970. The Influence of Acridoidea on primary production of a meadow (Field experiment) // Ecologia Polska. vol. 18. №5. p. 89-109

Gangwere S.K., 1961. A monograph on food selection in Orthoptera // Trans. Amer. ent. Soc. vol. 87. p. 67-203.

Ingrisch S., Kohler G., 1998. Nahrung // Die Heuschrecken Mitteleuropas. Magdeburg. Westarp-Wiss. p. 148-186/

Isely F.B., Alexander G., 1949. Analysis of insect food habits bu crop analysis // Science. vol. 109. №2. p. 115-116.

Joern A., 1979. Feeding Patterns in Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): Factors Influencing Diet Specialization // Oecologia (Berl.). vol. 38. p. 325-347.

Joern A., Lawlor L.R., 1980. Food and microhabitat utilization bu grasshoppers from arid grasslands: comparison with neutral models // Ecology. vol. 61. №3. p. 591-599.

Joern A., Lawlor L.R., 1981. Guild structure in grasshoppers assemblages based on food and microhabitat resoures // Oikos. Copenhagen. vol. 37. p. 93-104.

Shuichi Y., Naota o., 1993. The phenology and intrinsic quality of wild crucifers that determine the community structure of their herbivorous insect // Res. Popul. Entomol. vol. 35. №2. p. 151-170.

Singh A., 1961. The food preference of *Chrotogonus brachypterus* (Blanchard) (Orthoptera: Acridoidea: Pyrgomorphidae) // Proc. Roy. Entomol. Soc. Lond. vol. 36A. №1-3. p. 1-4.

Sword G.A., Dopman E.B., 1999. Developmental specialization and geographic structure of host plant use in a polyphagous grasshopper, *Schistocerca emarginata* (= *lineata*) (Orthoptera: Acridoidea) // Oecologia. vol. 120. №3. p. 437-445.