

## Фауна, особенности дифференциации экологических ниш и репродуктивной изоляции саранчовых (Orthoptera: Acridoidea) на юге Астраханской области (Россия) в окрестностях станции Досанг

### Fauna, features of separation of ecological niches and reproductive isolation of grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea) in the southern part of Astrakhan Region (Russia) in environs of the Dosang station

В.Ю. Савицкий<sup>1</sup>, А.С. Просви́ров<sup>1</sup>, А.А. Гусаков<sup>2</sup>  
V.Yu. Savitsky<sup>1</sup>, A.S. Prosvirov<sup>1</sup>, A.A. Gusakov<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, биологический факультет, кафедра энтомологии, Ленинские горы, дом 1, корпус 12, Москва 119992 Россия

<sup>2</sup>Зоологический музей Московского государственного университета, ул. Большая Никитская, 6, Москва 125009 Россия

<sup>1</sup>Moscow State University, Biology Faculty, Department of entomology, Leninskie hills, 1/12, Moscow 119992 Russia. E-mail: alophus@gmail.com

<sup>2</sup>Zoological Museum of Moscow State University, Bolshaya Nikitskaya str., 6, Moscow 125009 Russia

**Ключевые слова:** Orthoptera, Acridoidea, песчаная пустыня, экологические ниши, акустические сигналы, репродуктивная изоляция.

**Key words:** Orthoptera, Acridoidea, sand desert, ecological niches, acoustic signals, reproductive isolation.

**Резюме.** В окрестностях станции Досанг (Астраханская область) выявлено 38 видов саранчовых; 22 вида встречаются в песчаной пустыне, 29 видов – в долине рек Волга и Ахтуба. Изучены особенности их фенологии, биотопической приуроченности и акустического поведения. Проанализированы особенности дифференциации экологических ниш саранчовых и факторы, обеспечивающие их репродуктивную изоляцию. Показано, что виды, населяющие один биотоп, могут иметь значительно перекрывающиеся трофические и топические составляющие экологической ниши, но занимают разные акустические ниши. В некоторых случаях межвидовая конкуренция за акустическое пространство биотопа является важным фактором, лимитирующим биотопическое распределение саранчовых. При этом во всех изученных биотопах саранчовые занимают только часть потенциальных акустических ниш, поэтому акустическое пространство местообитаний является незаполненным. Репродуктивную изоляцию саранчовых, имеющих сходные или перекрывающиеся акустические ниши, обеспечивают различия в фенологии и биотопической приуроченности видов.

**Abstract.** Thirty-eight grasshopper species were showed for environs of the Dosang station (Astrakhan Region, Russia), 22 species inhabit sand desert, 29 species inhabit the valley of Volga and Akhtuba Rivers. Features of their phenology, habitat preference and acoustic communication were investigated. Features of separation of ecological niches and factors determining reproductive isolation of grasshoppers were analyzed. It is shown that

species inhabiting the same biotope could have overlap of food and microhabitat niches, but they have different acoustic niches. In some cases, interspecific competition for the acoustic dimension of the biotope is an important factor limiting biotopical distribution of grasshoppers. At the same time grasshoppers occupy part of potential acoustic niches only in all of the studied biotopes. Thus the acoustic dimension of the biotope is unfilled. It is shown that the phenology and habitat preferences play an important role in the reproductive isolation of grasshoppers having the same or overlapping acoustic niches.

### Введение

Станция Досанг находится на юге Астраханской области на левобережье реки Ахтуба немного севернее дельты реки Волга. Окрестности Досанга представляют большой интерес как модельный район для изучения экосистем пустынной зоны Нижнего Поволжья, так как здесь хорошо представлены разные типы растительных сообществ как пустынных, так и интразональных ландшафтов. Восточнее станции простирается песчаная пустыня: почти сплошной массив бугристых песков с отдельными барханами на возвышениях и солончаками и сорами в понижениях. Западнее Досанга лежит Волго-Ахтубинская долина с богатой интразональной растительностью.

Наиболее полные и достоверные сведения о фауне саранчовых пустынной зоны Нижнего Поволжья приводит Предтеченский [1928], который для всей

территории песчаной пустыни и южной части Волго-Ахтубинской долины указывает 37 видов. Этот автор включил Досанг в список пунктов, где он проводил сборы материалов. Однако конкретные данные о составе фауны и сообществах саранчовых этого района в его работе отсутствуют. Небольшие списки саранчовых для окрестностей Астрахани и дельты Волги содержат работы Уварова [1913] и Бабенковой [1950]. Другие публикации, посвященные изучению саранчовых пустынной зоны Нижнего Поволжья, нам не известны. Таким образом, до начала наших исследований сведения о фауне саранчовых окрестностей станции Досанг в литературе отсутствовали.

В рамках изучения закономерностей организации сообществ саранчовых Нижнего Поволжья нами уже опубликованы данные о структуре сообществ и особенностях дифференциации экологических ниш этих прямокрылых в суглинистой и песчано-суглинистой полупустыне [Савицкий, 2009, 2011]. Цель настоящей публикации – дать обзор фауны Acridoidea песчаной пустыни и Волго-Ахтубинской долины в окрестностях станции Досанг, а также, с учетом данных об акустическом поведении изученных видов, проанализировать особенности дифференциации экологических ниш и факторы, обеспечивающие репродуктивную изоляцию саранчовых.

## Материал и методы

Основным материалом для настоящей работы послужили сборы и наблюдения авторов, проведенные в окрестностях станции Досанг в следующие периоды времени: 8–21.07.1996, 22–29.06.1999, 22–25.04.2008, 21–23.05.2010, 5–6.07.2010, 28.04–2.05.2011 и 15–17.05.2012. В 1996 и 1999 годах были обследованы ближайшие окрестности станции в радиусе около 5 км, в том числе различные биотопы в Волго-Ахтубинской долине и в прилегающей к ней песчаной пустыне. В 2008, 2010, 2011 и 2012 годах исследования были проведены главным образом в 15 км северо-восточнее станции Досанг на бархане Тувак и в его окрестностях в радиусе около 2 км. В 1996 году в сборе материала принимал участие А.Ю. Лекарев. Всего было собрано 1075 имаго саранчовых и зарегистрированы акустические сигналы большинства видов подсемейства Gomphocerinae.

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

## Характеристика района исследования

Район исследования расположен в пустынной зоне Прикаспийской низменности, характеризующейся засушливым резко континентальным климатом. По степени засушливости он лишь немного уступает климату среднеазиатских полупустынь и пустынь. Близость Каспийского моря почти не ослабляет его континентальность [Агроклиматические ресурсы..., 1974]. Среднегодовое количество осадков составляет около 180 мм. Каждые 6–7 засушливых лет сменяются 1–2, реже 3 относительно влажными годами. Средняя

температура июля 25 °С, января –8 °С. Годовая амплитуда экстремальных температур достигает 75–85°. Лето жаркое и сухое. Температура воздуха в тени днем равна в среднем 28–30 °С, а ночью опускается до 13–15 °С, иногда до 6–8 °С. Максимальная дневная температура воздуха может достигать 40–45 °С, а поверхность почвы нагревается до 60–70 °С. Днем с повышением температуры относительная влажность воздуха уменьшается до 30–35%, иногда до 15–25%, ночью она увеличивается примерно вдвое. Заморозки возможны с конца сентября, обычно с середины октября. Зима холодная и малоснежная. Устойчивый снежный покров часто отсутствует. Для всех сезонов года характерна ветреная погода.

Летом термический режим и относительная влажность воздуха в Волго-Ахтубинской долине значительно отличаются от условий прилегающей песчаной пустыни. В ночные часы здесь теплее, а в дневные – прохладнее, влажность воздуха в долине на 7–10% выше, чем в пустыне. Разность максимальной температуры на поверхности почвы между поймой и полупустыней составляет около 15 °С. С увеличением глубины и высоты над поверхностью почвы эти различия сглаживаются.

В песчаной пустыне развиты эоловые формы рельефа [Мильков, 1977]. При этом для закрепленных песков характерны грядовый и бугристый рельеф, а для развеваемых песков – одиночные барханы, например бархан Тувак. В Волго-Ахтубинской долине преобладают мелкогрядистые урочища и прирусловые валы высотой до 5 м над уровнем реки. Абсолютные высоты в районе исследований лежат ниже уровня моря.

В пустыне поверхностный сток очень мал и поэтому не формирует микросеть местного стока. Крупные замкнутые понижения занимают солы (мелководные соленые озера с топким дном, многие из которых пересыхают летом) или, реже, постоянные соленые озера. Грунтовые воды в Волго-Ахтубинской пойме залегают на глубине 1–3 м, а в прилегающей песчаной пустыне значительно ниже: от 5 до 30 м и глубже [Агроклиматические ресурсы..., 1974].

В песчаной пустыне преобладают бурые и песчаные пустынные почвы, в Волго-Ахтубинской долине – аллювиальные пустынно-луговые почвы, а на участках, подверженных длительному затоплению – аллювиальные лугово-болотные почвы полупустынь и пустынь [Афанасьева и др., 1979]. Берега соленых водоемов, глинистые и суглинистые депрессии рельефа занимают солончаки.

В целом для почвенного покрова характерна комплексность: разные типы почв неоднократно сменяют друг друга на коротких расстояниях, что обусловлено неровностями рельефа, особенностями залегания и качеством грунтовых вод, различиями в составе материнских пород и пятнистостью растительного покрова. Комплексности почвенного покрова соответствует мозаичность растительного покрова. При этом смена разных типов растительных сообществ идет как по градиентам увлажнения и засоленности почвы, так и в зависимости от ее механического состава.

Нам не известны работы, содержащие описание растительности окрестностей станции Досанг. Поэтому, характеризуя растительный покров, мы опираемся на общие сведения о растительности пустынь Прикаспия, содержащиеся в сводках «Юго-Восток Европейской части СССР» [1971] и «Растительность европейской части СССР» [1980], данные Предтеченского [1928], а также на результаты собственных наблюдений.

В песчаной пустыне господствуют сообщества песчаной полыни (*Artemisia arenaria*), развивающиеся на бугристых песках, часто в сочетании с зарослями псаммофитных кустарников – тамарикса (*Tamarix gamosissima*) и джугуна (*Calligonum aphyllum*). Край барханов занимают ассоциации псаммофитных злаков: селина (*Stipagrostis pennata*), колосняка гигантского (*Leymus ramosus*), местами эркека (*Agropyron fragile*) и др. В межбарханных понижениях преобладают ассоциации песчаной полыни, местами хорошо развиты заросли верблюжьей колючки (*Alhagi pseudalhagi*) с участием прутняка (*Kochia prostrata*), курая (*Salsola tragus*), гармалы (*Peganum harmala*) и др., реже ассоциации терескена (*Krascheninnikovia ceratoides*). Сообщества белой полыни (*Artemisia lerchiana*) приурочены к супесчаным почвам и часто занимают значительные площади в крупных блюдцевидных межбарханных понижениях, окружая сообщества сарсазана (*Halocnemum strobilaceum*). На участках, подверженных сильному скотобою, в массе разрастается эбелек (*Ceratocarpus arenarius*) и местами, особенно вблизи населенных пунктов, гармала.

На солончаках и по краям соров в песчаной пустыне доминирует сарсазан, а на примыкающих к солончакам участках с солонцеватыми почвами – итсегек (*Anabasis aphylla*). По берегам постоянных и, реже, временных водоемов иногда развиты влажные солончаковые луга, образованные галофитными злаками, солеросом (*Salicornia perennans*), петросимонией (*Petrosimonia* spp.) и др. Местами по краям солончаков и на солонцеватых почвах разрастается селитрянка (*Nitraria schoberi*).

Растительность Волго-Ахтубинской долины в значительной степени интразональна: здесь широко распространены гигро- и мезофитные травянистые сообщества и древесно-кустарниковая растительность.

Центральные части обширных понижений долины занимают травянистые болота с участием рогоза (*Typha angustifolia*), ежеголовника (*Sparganium erectum*), стрелолиста (*Sagittaria sagittifolia*), сусака (*Vallisneria spiralis*), разных видов осок, тростника (*Phragmites australis*) и других гигрофитных злаков. На повышенных участках они сменяются заболоченными лугами из осоки острой (*Carex acuta*), а затем заливными пырейными, осоково-пырейными, разнотравно-осоково-пырейными и разнотравно-пырейными лугами с доминированием пырея (*Elytrigia repens*). Галофитные варианты этих лугов характеризуются появлением кермека (*Limonium gmelinii*), полыни сантонинной (*Artemisia santonica*) и др. Вейник (*Calamagrostis epigeios*) образует луга на редко заливаемых участках. Повышенные участки поймы занимают заросли солодки голой (*Glycyrrhiza glabra*), верблюжьей колючки и мезофитная злаково-разнотравная растительность.

На участках, подверженных чрезмерному скотобою, разрастаются сухие солянки: курай, марь белая (*Chenopodium album*), бассия (*Bassia hyssopifolia*), – и другие рудеральные виды. Местами встречаются густые заросли сведы высокой (*Suaeda altissima*). Совершенно не затопляемые участки долины занимают ассоциации белой полыни с участием дерновинных злаков и иногда сообщества песчаной полыни.

Тростник в Волго-Ахтубинской долине образует по берегам водоемов заросли небольшой площади. По мере удаления от берега они сменяются осоковыми, а затем пырейными, вейниковыми и разнотравными заливными лугами. Участки с наиболее засоленными почвами по берегам водоемов занимают сообщества однолетних солянок с доминированием солероса и астры солончаковой (*Aster tripolium*). На менее засоленных почвах их сменяют ассоциации петросимонии и лебеды бородавчатой (*Atriplex verrucifera*) и луга с доминированием прибрежницы береговой (*Aeluropus litoralis*), а на слабых солончаках – сообщества полыни сантонинной с участием кермека и разных видов солянок на суглинистых почвах или осоково-злаковые луга с разреженным травостоем, приуроченные к супесчаным и песчаным участкам.

Древесно-кустарниковую растительность образуют ивняки, ветловые и осокоревые леса. Тамарикс обычен в разреженных осокоревых и ветловых лесах, а также формирует самостоятельные сообщества по берегам водоемов и на засоленных участках поймы. На границе Волго-Ахтубинской поймы и песчаной пустыни тамарикс образует характерные сообщества с участием полыней (*A. lerchiana* и *A. arenaria*) и ксерофитных злаков.

## Аннотированный список саранчовых окрестностей станции Досанг

Аннотированный список содержит краткие экологические характеристики видов, включающие сведения о биотопической приуроченности и фенологии имаго саранчовых в окрестностях станции Досанг. Данные о фенологии имаго приведены с учетом наших наблюдений в других районах Нижнего Поволжья [Савицкий, 2002а, 2009, 2011] и данных Предтеченского [1928]. Сведения о жизненной форме вида, степени и типе его пищевой специализации отражены в таблице 1 на основе опубликованных ранее данных [Савицкий, 2010]. При перечислении изученного материала отдельные сборы обычно объединены подекадно. Во всех случаях указано число изученных имаго. Для мест сбора саранчовых приняты следующие условные сокращения: ВАД – Волго-Ахтубинская долина, ПП – песчаная пустыня в ближайших окрестностях станции Досанг, ТВК – бархан Тувак и его окрестности.

### Семейство Pyrgomorphidae Подсемейство Pyrgomorphinae *Pyrgomorpha bispinosa* Walker, 1870

Встречается на влажных солончаковых лугах, по краям барханов, на закрепленных песках в ассоциациях песчаной полыни и в сообществах тамарикса и джугуна, а также на граничащих с этими биотопами участках

рудеральной растительности. Имаго обычны в мае и июне, в июле встречаются единично. 22–25.04.2008 и 29.04.2011 в окрестностях бархана Тувак нами были встречены только личинки среднего и старшего возрастов. Согласно данным Токгаева [1973] и Правдина [1978] в Туркмении зимуют личинки или имаго.

**Материал.** ВАД, 22–28.06.1999, 6♂, 4♀; ПП, 19.07.1996, 1♂; там же, 22–28.06.1999, 10♂, 3♀; ТВК, 4.05.2012, 1♂; там же, 16.05.2012, 1♀.

**Семейство Pamphagidae**  
**Подсемейство Thrinchinae**  
*Asiotmethis muricatus* (Pallas, 1771)

Населяет исключительно ксерофитные биотопы, при этом наиболее обычен в сообществах белой полыни, также встречается в ассоциациях песчаной полыни и итсегека. Предпочитает участки с сильно разреженной растительностью на глинистых или суглинистых почвах. Имаго с начала июня, в августе единично встречаются только самки.

**Материал.** ПП, 21.07.1996, 1♀; там же, 22–28.06.1999, 5♂, 7♀.

**Семейство Catantopidae**  
**Подсемейство Calliptaminae**  
*Calliptamus italicus* (Linnaeus, 1758)

В Волго-Ахтубинской долине обычен в умеренно ксерофитных негалофитных биотопах с доминированием белой и сантонинной полыней, а также в зарослях верблюжьей колючки и на участках с хорошо развитым мезофитным разнотравьем. В песчаной пустыне во флористически сходных, но более ксерофитных местообитаниях нами не обнаружен. Имаго с конца июня до конца октября.

**Материал.** ВАД, 18–21.07.1996, 8♂, 5♀.

*Calliptamus barbarus* (Costa, 1836)

В отличие от *C. italicus* предпочитает более ксерофитные местообитания и обычен в песчаной пустыне. Населяет биотопы с доминированием сантонинной, белой и песчаной полыней, заросли верблюжьей колючки и сухих солянок, сообщества тамарикса и джугзуна с участием полыней; иногда встречается на солончаках. Имаго с конца июня или начала июля до октября.

**Материал.** ВАД, 11–21.07.1996, 4♂, 1♀; ПП, 19.07.1996, 6♂, 5♀; ТВК, 6.07.2010, 2♂.

**Подсемейство Eupreopnemiidae**  
*Heteracris pterosticha* (Fischer-Waldheim, 1833)

Наиболее обычен в чистых зарослях солодки голой, на солодково-вейниковых лугах и в других сообществах с участием солодки, реже встречается в зарослях верблюжьей колючки. Имаго с середины июля до октября.

**Материал.** ВАД, 18–21.07.1996, 18♂, 4♀.

*Heteracris adspersa* (Redtenbacher, 1889)

Найден нами только в зарослях сведы высокой. Имаго с середины июля до октября.

**Материал.** ВАД, 18–21.07.1996, 15♂, 11♀.

**Семейство Acrididae**  
**Подсемейство Acridinae**  
*Acrida oxyccephala* (Pallas, 1771)

Встречается на солончаковых лугах, участках злаково-разнотравной растительности, а также в ассоциациях сантонинной полыни; по берегам Ахтубы обычен на песчаной

почве с разреженной злаково-осоковой растительностью. Имаго со второй половины июля до поздней осени.

**Материал.** ВАД, 16–21.07.1996, 17♂, 9♀.

*Duroniella carinata* Mistshenko, 1951

Найден нами только у берега Ахтубы на слабом солончаке с разреженной злаково-осоковой растительностью. Имаго с начала мая до середины июля. Согласно данным Предтеченского [1928] в Нижнем Поволжье личинки нового поколения появляются в августе, а зимуют личинки старших возрастов.

**Материал.** ВАД, 21.07.1996, 1♂.

**Подсемейство Oedipodinae**  
*Stethophyma grossum* (Linnaeus, 1758)

Найден нами только на травянистых болотах Волго-Ахтубинской долины среди зарослей осок, ежеголовника, сукака и рогоза. Имаго с середины июля до поздней осени.

**Материал.** ВАД, 18–21.07.1996, 22♂, 9♀.

*Mecostethus alliaceus* (Germar, 1817)

Найден нами только на сильно увлажненном злаково-осоковом высокотравном заливном лугу. Имаго с начала июня до конца сентября.

**Материал.** ВАД, 27.07.1996, 1♀.

*Epacromius pulverulentus* (Fischer-Waldheim, 1846)

Встречается на слабых солончаках с гигро-мезофитной осоково-злаковой и злаково-разнотравной растительностью, реже на вейниковых лугах. Имаго с середины июля до сентября.

**Материал.** ВАД, 18–21.07.1996, 4♂, 3♀.

*Epacromius tergestinus* (Charpentier, 1825)

По сравнению с *E. pulverulentus* предпочитает участки с более разреженной луговой растительностью, населяет не только слабые, но и сильные хорошо увлажненные солончаки по берегам водоемов. Ночью прилетает на свет. Имаго с начала июня до начала ноября.

**Материал.** ВАД, 11–21.07.1996, 13♂, 8♀; там же, 22–28.06.1999, 5♂, 8♀; ПП, 8.07.1996, 7♂, 15♀.

*Aiolopus thalassinus* (Fabricius, 1781)

Населяет почти все типы галофитных и мезофитных биотопов. Ночью прилетает на свет. Имаго с начала или середины июля до конца октября.

**Материал.** ВАД, 11–21.07.1996, 22♂, 17♀; ПП, 8.07.1996, 1♂, 4♀; ТВК, 5.07.2010, 1♂.

*Locusta migratoria* Linnaeus, 1758

Населяет заросли тростника и граничащие с ними участки травянистых болот и пойменных лугов, откуда регулярно залетает и в близлежащие биотопы. В песчаной пустыне держится на солончаковых лугах и среди псаммофитных злаков. Ночью прилетает на свет. Имаго с середины июня до начала октября.

**Материал.** ВАД, 16–18.07.1996, 7♂, 6♀; ТВК, 6.07.2010, 2♂, 1♀.

*Oedaleus decorus* (Germar, 1817)

Предпочитает биотопы с преобладанием дерновинных



и мезофитных злаков. В песчаной пустыне встречается на участках с наименее ксерофитной растительностью. Имаго с конца июня до октября.

**Материал.** ВАД, 18–21.07.1996, 5♂, 4♀; там же, 28.06.1999, 1♂, 1♀; ТВК, 6.07.2010, 2♂, 1♀.

#### *Pyrgoderma armata* Fischer-Waldheim, 1846

Единственный экземпляр пойман нами на глинистом участке с редкой рудеральной растительностью. Имаго с начала июня до конца июля.

**Материал.** ВАД, 22.06.1999, 1♀.

#### *Mioscirtus wagneri* (Kittary, 1849)

Населяет исключительно галофитные биотопы, при этом предпочитает более мезофитные или гигрофитные местообитания, на сухих солончаках и солонцах, например в сообществах итсегека, встречается реже. Ночью прилетает на свет. Имаго с конца июня до поздней осени.

**Материал.** ВАД, 11–21.07.1996, 28♂, 18♀; ПП, 8.07.1996, 3♀; там же, 19.07.1996, 1♂, 1♀; ТВК, 6.07.2010, 2♂, 1♀.

#### *Oedipoda caerulea* (Linnaeus, 1758)

Населяет более или менее мезофитные, в том числе и рудеральные, биотопы с разреженным травостоем, редко встречается на слабых солончаках и в пойменных лугах. Имаго с конца июня до середины октября.

**Материал.** ВАД, 11–21.07.1996, 9♂, 3♀.

#### *Oedipoda miniata* (Pallas, 1771)

Вместе с *O. caerulea* встречается в умеренно-мезофитных биотопах, но предпочитает ксерофитные местообитания с разреженной растительностью. В песчаной пустыне обычен в сообществах песчаной полыни, джугуна, белой полыни и итсегека. Имаго с середины июня до середины октября.

**Материал.** ВАД, 11–21.07.1996, 7♂, 3♀; там же, 28.06.1999, 1♀; ПП, 19.07.1996, 1♂, 1♀; там же, 22–28.06.1999, 1♂, 5♀; ТВК, 6.07.2010, 1♂, 1♀.

#### *Acrotylus insubricus* (Scopoli, 1786)

Встречается на слабых сухих солончаках, песчаных и супесчаных участках с сильно разреженной растительностью, а также на практически лишенных растительности песчаных холмах и косах у берегов водоемов. Имаго с середины мая до середины августа. Согласно данным Предтеченского [1928] в Нижнем Поволжье личинки нового поколения начинают появляться в середине июля, а зимуют личинки старших возрастов.

**Материал.** ВАД, 11–21.07.1996, 26♂, 11♀; там же, 22–28.06.1999, 4♂, 3♀.

#### *Sphingonotus halocnemi* Uvarov, 1925

Населяет исключительно сообщества сарсазана. Имаго, по-видимому, с середины июня и, вероятно, до августа.

**Материал.** ПП, 19.07.1996, 1♀; ТВК, 6.07.2010, 9♂, 4♀.

#### *Sphingonotus coerulipes* Uvarov, 1922

Предпочитает биотопы с сильно разреженной растительностью на песчаных и супесчаных почвах. Обычен на незакрепленных песках и на песчаных дорогах, но не встречается на барханных песках. Ночью прилетает на свет. Имаго с конца июня до октября.

**Материал.** ПП, 8.07.1996, 2♂, 2♀; там же, 19.07.1996, 7♂, 7♀; ТВК, 6.07.2010, 2♀.

#### *Sphingonotus rubescens* (Walker, 1870)

Населяет биотопы с сильно разреженной растительностью на уплотненных супесчаных или глинистых почвах. Наиболее обычен в сообществах сарсазана и итсегека, реже встречается в белополынниках и на участках с рудеральной растительностью. Ночью прилетает на свет. Имаго с конца июня до сентября.

**Материал.** ПП, 8.07.1996, 1♀; там же, 19.07.1996, 1♂, 6♀; ТВК, 6.07.2010, 12♂, 11♀.

#### *Sphingonotus salinus* (Pallas, 1773)

Встречается на солончаках и солонцах, совсем или почти лишенных растительности, в том числе в сообществах итсегека и сарсазана. Имаго с середины июня и, вероятно, до сентября.

**Материал.** ТВК, 6.07.2010, 1♀.

#### *Sphingoderus carinatus* (Saussure, 1888)

Как и *S. coerulipes*, предпочитает биотопы с сильно разреженной растительностью на песчаных и супесчаных почвах. В песчаной пустыне наиболее обычен в сообществах белой полыни. Часто встречается на незакрепленных песках и на песчаных холмах и косах у берегов водоемов, очень редко – на барханных песках. Ночью прилетает на свет. Имаго с конца июня до октября.

**Материал.** ВАД, 11–21.07.1996, 19♂, 19♀; ПП, 8.07.1996, 3♂, 13♀; там же, 19.07.1996, 13♂, 9♀; там же, 22–28.06.1999, 1♂; ТВК, 5.07.2010, 1♂.

#### *Hyalorrhapis clausi* (Kittary, 1849)

В песчаной пустыне держится почти исключительно на барханах, а также на их склонах в сообществах псаммофитных злаков. В долине Ахтубы обычен на песчаных холмах и косах у речных берегов. Имаго с середины июня до сентября.

**Материал.** ВАД, 21.07.1996, 1♂, 2♀; ПП, 13–21.07.1996, 48♂, 26♀; там же, 22–28.06.1999, 4♂, 3♀; ТВК, 6.07.2010, 5♂.

#### *Leptopternis gracilis* (Eversmann, 1848)

Населяет бугристые пески, склоны барханов, а также межбарханные понижения, где обычен в сообществах белой полыни. Ночью прилетает на свет. Имаго с начала июля до сентября.

**Материал.** ПП, 8–19.07.1996, 4♂, 5♀; ТВК, 6.07.2010, 1♂.

#### Подсемейство Gomphocerinae

##### *Ochrilidia hebetata* (Uvarov, 1927)

Живет только на барханных песках, где держится в дерновинах селина, иногда встречается среди других псаммофитных злаков. Имаго со второй половины мая до августа. Отметим, что на бархане Тувак 22–25.04.2008 нами были отмечены только личинки среднего возраста, а 22.05.2010 – личинки среднего и старшего возрастов.

**Материал.** ПП, 13–21.07.1996, 8♂, 5♀; там же, 22–28.06.1999, 12♂, 3♀; ТВК, 6.07.2010, 1♂, 2♀; там же, 16.05.2012, 3♂, 2♀.

##### *Ramburiella turcomana* (Fischer-Waldheim, 1833)

Обычен в ассоциациях псаммофитных злаков, также встречается на участках с преобладанием злаков в зарослях

джузгуна и тамарикса и по краям солончаков. Имаго со второй декады июня до конца августа.

**Материал.** ПП, 19.07.1996, 4♂, 2♀; там же, 21.07.1996, 1♂; там же, 22–28.06.1999, 3♂, 3♀; ТВК, 6.07.2010, 1♂, 1♀.

#### *Dociostaurus brevicollis* (Eversmann, 1848)

Населяет мезофитные биотопы и белополынные с хорошо развитым злаковым травостоем, редко встречается на слабых солончаковых лугах. Имаго со второй декады июня до сентября.

**Материал.** ВАД, 11–21.07.1996, 20♂, 13♀; там же, 28.06.1999, 1♂, 1♀.

#### *Dociostaurus tartarus* (Stschelkanovzev, 1909)

По сравнению с *D. brevicollis* предпочитает более ксерофитные биотопы на супесчаных и песчаных почвах. В песчаной пустыне наиболее обычен в сообществах белой полыни и в зарослях тамарикса. Имаго с начала июля до октября.

**Материал.** ВАД, 21.07.1996, 5♂, 2♀; ПП, 19.07.1996, 1♂; ТВК, 6.07.2010, 1♂, 2♀.

#### *Eremippus simplex* (Eversmann, 1859)

Найден нами только в сообществах белой полыни и итсегека. Имаго с начала июля и, вероятно, до сентября.

**Материал.** ПП, 19.07.1996, 2♂; ТВК, 6.07.2010, 1♂.

#### *Glyptobothrus maritimus* (Mistchenko, 1951)

В Волго-Ахтубинской долине населяет почти все мезофитные биотопы с участием злаков, реже встречается в сообществах белой полыни, тамарикса и по краям солончаков. В песчаной пустыне найден только на участках с наименее ксерофитной растительностью. Имаго со второй половины мая до поздней осени.

**Материал.** ВАД, 11–21.07.1996, 7♂; ПП, 11–16.07.1996, 1♂, 1♀; там же, 28.06.1999, 1♀; там же, 16.05.2012, 2♂, 1♀; ТВК, 6.07.2010, 1♂.

**Замечание.** В Астраханской области встречаются два вида группы *G. biguttulus*: *G. maritimus* и *G. mollis* (Charpentier, 1825), которые надежно различаются только амплитудно-временными параметрами призывных сигналов [подробнее см.: Савицкий, 2002а, 2009, 2011; Савицкий, Лекарев, 2007]. Однако это позволяет легко различать эти виды в полевых условиях, благодаря чему нами и установлено, что окрестности станции Досанг населяет только *G. maritimus*.

#### *Glyptobothrus macrocerus* (Fischer-Waldheim, 1846)

Населяет мезофитные, в том числе и слабогалофитные, биотопы, в растительном покрове которых преобладают или принимают значительное участие злаки. Наиболее обычен в злаковниках у границ и под пологом древесно-кустарниковых сообществ. Имаго с середины июня до сентября.

**Материал.** ВАД, 11–21.07.1996, 9♂, 9♀; там же, 28.06.1999, 1♀.

#### *Glyptobothrus parallelus* (Zetterstedt, 1821)

Обычен, часто в массе, на пойменных злаковых и злаково-осоковых лугах и на болотах в долине Волги и Ахтубы, реже встречается на слабогалофитных лугах. Имаго с первой декады июля до октября.

**Материал.** ВАД, 11–21.07.1996, 60♂, 34♀.

#### *Chorthippus karelini* (Uvarov, 1910)

Населяет гигрофитные и мезофитные, в том числе и слабогалофитные, сообщества злаково-лугового типа с участием пырея ползучего. Предпочитает пырейные луга, где достигает высокой численности и доминирует среди других саранчовых. Имаго со второй декады июня до октября.

**Материал.** ВАД, 11–21.07.1996, 43♂, 33♀; там же, 28.06.1999, 3♂, 2♀.

#### *Chorthippus dichrous* (Eversmann, 1859)

По сравнению с *Ch. karelini* населяет более широкий спектр местообитаний, в том числе различные сообщества злаково-лугового типа (как с участием пырея ползучего, так и без него) и более ксерофитные биотопы с участием злаков, например ассоциации полыни сантонинной. Доминирует среди саранчовых на вейниковых и солодково-вейниковых лугах. Имаго со второй декады июня до конца октября.

**Материал.** ВАД, 11–21.07.1996, 35♂, 34♀; там же, 28.06.1999, 3♂.

#### *Euchorthippus pulvinatus* (Fischer-Waldheim, 1846)

Населяет сообщества с участием дерновинных злаков, также обычен на участках мезофитной злаково-луговой растительности. Имаго с конца июня до сентября.

**Материал.** ВАД, 18.07.1996, 1♂, 3♀; ПП, 19.07.1996, 1♂.

Таким образом, в окрестностях станции Досанг нами обнаружено 38 видов саранчовых. Из них 22 вида встречаются в песчаной пустыне и 29 видов – в Волго-Ахтубинской долине (табл. 1). По-видимому, этот список близок к исчерпывающему. Вместе с тем здесь вполне вероятно обнаружение широко распространенного *Dericorys tibialis* (Pallas, 1773), который был найден восточнее в окрестностях поселка Ганюшкино у границы казахстанской части дельты Волги [Струбинский, 1979] и северо-западнее в окрестностях озера Баскунчак [Савицкий, 2011]. Не исключено также нахождение в окрестностях Досанга *Egnatius apicalis* Stal, 1876, *Pararcyptera microptera* (Fischer-Waldheim, 1833), *Dociostaurus kraussi* (Ingenitsky, 1897), *D. albicornis* (Eversmann, 1848), *Eremippus miramae* Tarbinsky, 1927 и *Omocestus petraeus* (Brunner-Wattenwyl, 1882), которые указаны Предтеченским [1928] для песчаной пустыни Нижнего Поволжья без приведения точных местонахождений.

### Особенности фенологии саранчовых в окрестностях станции Досанг

По особенностям фенологии имаго среди саранчовых, населяющих окрестности станции Досанг, можно выделить четыре группы видов: осенне-весенние, весенне-раннелетние, летние и позднелетние (табл. 2).

Осенне-весенние виды зимуют в состоянии личинок или имаго [Токгаев, 1973; Правдин, 1978]. В окрестностях Досанга к этой группе принадлежат *D. carinata*, *A. insubricus* и, возможно, *P. bispinosa*. В Нижнем Поволжье *D. carinata* и *A. insubricus* зимуют на стадии личинок старших возрастов, которые начинают окрыляться в начале – середине мая [Предтеченский,

Таблица 1. Состав фауны саранчовых в окрестностях станции Досанг и краткие экологические характеристики видов.  
Table 1. Fauna of grasshoppers of environs of the station Dosang and brief ecological characteristics of species.

Вид Species	Места сбора саранчовых Localities of the collecting of grasshoppers			Экологическая характеристика вида Ecological features of species		
	Волго-Ахтубинская долина Valley of Volga and Akhtuba rivers	Песчаная пустыня в окрестностях станции Досанг Sand desert in environs of the Dosang station	Песчаная пустыня в окрестностях бархана Тувак Sand desert in environs of the Barchan Tuwayak	Жизненная форма Life-form	Степень пищевой специализации Degree of food specialization	Тип пищевой специализации Types of food specialization
<i>Pyrgomorpha bispinosa</i>	+	+	+	ФХБ	ПЛФ	РТ
<i>Asiotmethis muricatus</i>		+		ОГФ	шОЛФ	ЗЛПА
<i>Calliptamus italicus</i>	+			ФХБ	ПЛФ	РТ
<i>Calliptamus barbarus</i>	+	+	+	ФХБ	ПЛФ	РТ
<i>Heteracris pterosticha</i>	+			ТБ	?ПЛФ	?РТ
<i>Heteracris adpersa</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	ЗАРТ
<i>Locusta migratoria</i>	+		+	ЗХБ	шОЛФ	ЗЛОС
<i>Oedaleus decorus</i>	+		+	ПГФ	уОЛФ	ОБЗЛ
<i>Pyrgodera armata</i>	+			ОГФ	?уОЛФ	?ОБЗЛ
<i>Mioscirtus wagneri</i>	+	+	+	ОГФ	?уОЛФ	СЛ
<i>Oedipoda caerulescens</i>	+			ОГФ	ПЛФ	РТЗЛ
<i>Oedipoda miniata</i>	+	+	+	ОГФ	ПЛФ	РТЗЛ
<i>Acrotylus insubricus</i>	+			ОГФ	шОЛФ	ЗАРТ
<i>Sphingonotus halocnemi</i>		+	+	?МТБ	уОЛФ	СЛ
<i>Sphingonotus coerulipes</i>		+	+	ОГФ	?ПЛФ	?РТЗЛ
<i>Sphingonotus rubescens</i>		+	+	ОГФ	ПЛФ	РТЗЛ
<i>Sphingonotus salinus</i>			+	ОГФ	шОЛФ	ПАСЛ
<i>Sphingoderus carinatus</i>	+	+	+	ОГФ	ПЛФ	РТ
<i>Hyalorhipis clausi</i>	+	+	+	ПСБ	уОЛФ	ЗАРТ
<i>Leptopternis gracilis</i>		+	+	ПСБ	?уОЛФ	?СЛ
<i>Ochrilidia hebetata</i>		+	+	ЗХБ	МНФ	КСЗЛ
<i>Ramburiella turcomana</i>		+	+	ЗХБ	уОЛФ	ОБЗЛ
<i>Dociostaurus brevicollis</i>	+			ФХБ	шОЛФ	ЗЛПА
<i>Dociostaurus tartarus</i>	+	+	+	ФХБ	ПЛФ	ЗЛПА

<i>Eremippus simplex</i>		+	+	МТБ	уОЛФ	ПАСА
<i>Glyptobothrus maritimus</i>	+	+	+	ЗХБ	шОЛФ	ЗАРТ
<i>Glyptobothrus macrocerus</i>	+			ЗХБ	шОЛФ	ЗАРТ
<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
Всего видов Total number of species	29	19	19	38		
		22				

**Примечание.** Типы жизненных форм: ТБ – тамнобионт; МТБ – микротамнобионт; ЗХБ – злаковый хортобионт; ОЗХБ – осоково-злаковый хортобионт; ФХБ – факультативный хортобионт; ОГФ – открытый геофил; ПГФ – подпокровный геофил; ПСБ – псаммобионт. Степень пищевой специализации: МНФ – монофаг; уОЛФ – узкий олигофаг; шОЛФ – широкий олигофаг; ПАФ – полифаг. Типы пищевой специализации: ОСЗЛ – осоково-злаковый; ЗЛОС – злаково-осоковый; ГМЗЛ – гигромезофитно-злаковый; ОБЗЛ – общезлаковый; КСЗЛ – ксерофитно-злаковый; ЗАРТ – злаково-разнотравный; ЗАПА – злаково-полюнный; ПАСА – полюнно-солянковый; СА – солянковый; РТЗЛ – разнотравно-злаковый (злакоядные полифаги); РТ – разнотравный (незлакоядные полифаги).

**Note.** Types of life-forms: ТБ – thamnobiont; МТБ – microthamnobiont; ЗХБ – gramineous hortobiont; ОЗХБ – sedge-gramineous hortobiont; ФХБ – facultative hortobiont; ОГФ – open geobiont; ПГФ – underherbage geobiont; ПСБ – psammobiont. Degree of food specialization: МНФ – monophagous; уОЛФ – systematic oligophagous; шОЛФ – wide oligophagous; ПАФ – polyphagous. Types of food specialization: ОСЗЛ – sedge-graminivorous; ЗЛОС – graminivorous; ГМЗЛ – hygromesophytic-graminivorous; ОБЗЛ – general graminivorous; КСЗЛ – xerophytic-graminivorous; ЗАРТ – graminivorous; ЗАПА – graminivorous; ПАСА – sagebrush-saltwortvorous; СА – saltwortvorous; РТЗЛ – forby-graminivorous (graminivorous polyphagous); РТ – forbyvorous (nongraminivorous polyphagous).

1928]. Точные данные о зимующей стадии *P. bispinosa* в Нижнем Поволжье отсутствуют. Имаго *D. carinata* и *P. bispinosa* исчезают в июле, а половозрелые особи *A. insubricus* встречаются до середины августа.

Все остальные виды саранчовых в окрестностях станции Досанг зимуют в эмбриональном состоянии.

Имаго весенне-раннелетних видов появляются в конце мая или в начале июня, достигают наибольшей численности в первой половине лета и обычно встречаются до конца июля или начала августа. Эта группа включает *A. muricatus*, *P. armata*, *O. hebetata* и *G. maritimus*. Сюда же следует отнести *P. bispinosa*, если выяснится, что в Нижнем Поволжье этот вид зимует в эмбриональном состоянии.

Имаго позднелетних видов в массе окрыляются во второй половине июля и обычно встречаются до поздней осени. К этой группе принадлежат *H. pterosticha*, *H. adspersa*, *A. oxycephala*, *S. grossum*, *A. thalassinus*, *E. pulverulentus*, *E. simplex* и *G. parallelus*.

Большинство саранчовых в окрестностях Досанга, как и в других районах Нижнего Поволжья [Савицкий, 2002а, 2009, 2011], является летними видами, имаго которых становятся обычными во второй половине июня или в начале июля и встречаются до сентября или октября, редко до поздней осени.

Наибольшее видовое разнообразие имаго саранчовых наблюдается во второй половине июля и в первой половине августа, когда к летним видам добавляются позднелетние (табл. 2). К этому времени осенне-весенние и 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 песчаной пустыни и Волго-Ахтубинской долины, а в сообществах этих насекомых, как правило, имеет место последовательная смена сезонных аспектов,

каждый из которых характеризуется появлением имаго определенных видов. Подобные сезонные аспекты характерны для сообществ саранчовых в разных ландшафтных зонах [Быкасова, 1972; Столяров, 1976; Правдин, 1978]. В окрестностях станции Досанг можно выделить четыре таких сезонных аспекта – весенний, раннелетний, летний и позднелетний.

### Биотопическая приуроченность и трофические связи саранчовых в окрестностях станции Досанг

Особенности биотопической приуроченности саранчовых были установлены нами в результате маршрутных экскурсий. Полученный результат иллюстрируют таблицы 3 и 4. Порядок перечисления биотопов в таблицах 3 и 4 по возможности соответствует изменению в их ряду условий увлажнения и степени засоленности почвы. Порядок перечисления видов по возможности соответствует изменению их биотопической приуроченности.

В целом характер биотопического распределения саранчовых в окрестностях станции Досанг отражает уже отмеченные нами ранее особенности биотопического распределения саранчовых в окрестностях Джаныбекского стационара и озера Баскунчак [Савицкий, 2009, 2011]. Как видно из таблиц 3 и 4, нет ни одного вида, который был бы отмечен нами во всех исследованных биотопах. Напротив, большинство саранчовых встречается менее чем в пяти биотопах. Только *G. maritimus* в Волго-Ахтубинской долине встречается почти во всех типах местообитаний, за исключением наиболее гидрофитных и галофитных. Спектры биотопической приуроченности многих видов хорошо различаются и часто совершенно не перекрываются. Вместе с тем



Таблица 2. Фенология имаго саранчовых в окрестностях станции Досанг.  
Table 2. Phenology of imagous of grasshoppers in environs of the station Dosang.

Вид Species	Месяц и декада / Month and ten-day period												Фенологическая группа Phenological group
	май / May			июнь / June			июль / July			август / August			
	1	2	3	1	2	3	I	2	3	1	2	3	
<i>Pyrgomorpha bispinosa</i>	+	++	++	++	++	+	+	с					I или II
<i>Duroniella carinata</i>	+	++	++	++	++	+	+	с					I
<i>Acrotylus insubricus</i>		+	+	++	++	++	++	++	++	+	+		I
<i>Ochrilidia hebetata</i>			+	+	++	++	++	++	++	++	+		II
<i>Glyptothrus maritimus</i>			+	++	++	++	++	++	++	++	++	++	II
<i>Pyrgodera armata</i>				+	++	++	++	+	+				II
<i>Asiotmethis muricatus</i>				+	++	++	++	+	+	с	с		II
<i>Epacromius tergestinus</i>				+	++	++	++	++	++	++	++	++	III
<i>Mecostethus alliaceus</i>				+	+	++	++	++	++	++	++	++	III
<i>Sphingonotus halocnemi</i>					+	++	++	++	++	+	+	?	III
<i>Sphingonotus salinus</i>					+	++	++	++	++	+	+	?	III
<i>Ramburiella turcomana</i>					+	++	++	++	++	++	+	+	III
<i>Sphingoderus carinatus</i>					+	++	++	++	++	++	++	++	III
<i>Hyalorrhhipis clausi</i>					+	++	++	++	++	++	++	++	III
<i>Locusta migratoria</i>					+	++	++	++	++	++	++	++	III
<i>Oedaleus decorus</i>					+	++	++	++	++	++	++	++	III
<i>Oedipoda miniata</i>					+	++	++	++	++	++	++	++	III
<i>Doclostaurus brevicollis</i>					+	++	++	++	++	++	++	++	III
<i>Glyptothrus macrocerus</i>					+	+	++	++	++	++	++	++	III
<i>Chorthippus karelini</i>					+	+	++	++	++	++	++	++	III
<i>Chorthippus dichrous</i>					+	+	++	++	++	++	++	++	III
<i>Calliptamus italicus</i>						+	++	++	++	++	++	++	III
<i>Oedipoda caerulescens</i>						+	++	++	++	++	++	++	III
<i>Mioscirtus wagneri</i>						+	++	++	++	++	++	++	III
<i>Sphingonotus coeruleipes</i>						+	++	++	++	++	++	++	III
<i>Sphingonotus rubescens</i>						+	++	++	++	++	++	++	III
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>						+	++	++	++	++	++	++	III
<i>Calliptamus barbarus</i>						+	+	++	++	++	++	++	III
<i>Doclostaurus tartarus</i>						+	+	++	++	++	++	++	III
<i>Leptopternis gracilis</i>							+	++	++	++	++	+	III
<i>Aiolopus thalassinus</i>							+	++	++	++	++	++	IV
<i>Eremippus simplex</i>							+	++	++	++	++	++	IV
<i>Glyptothrus parallelus</i>							+	++	++	++	++	++	IV
<i>Heteracris pterosticha</i>								+	++	++	++	++	IV
<i>Heteracris adpersa</i>								+	++	++	++	++	IV
<i>Acrida oxycephala</i>								+	++	++	++	++	IV
<i>Stethophyma grossum</i>								+	++	++	++	++	IV
<i>Epacromius pulverulentus</i>								+	++	++	++	++	IV

**Примечание.** + – имаго встречаются единично на протяжении декады; ++ – имаго обычны на протяжении декады; с – на протяжении декады встречаются только самки; I – осенне-весенний вид; II – весенне-раннелетний вид; III – летний вид; IV – позднелетний вид.

**Note.** + – rare species during ten-day period; ++ – common species during ten-day period; с – females only occur during ten-day period; I – autumn-spring species; II – spring – early summer species; III – summer species; IV – late summer species.

можно выделить по крайней мере четыре группы саранчовых, имеющих сходные спектры населяемых ими местообитаний, а именно виды, связанные с галофитными биотопами, ассоциациями лугового типа, сообществами дерновинных злаков и полей.

Комплекс галофильных саранчовых в окрестностях Досанга образуют по крайней мере восемь видов. *S. halocnemi* держится исключительно в сарсазанниках. *M. wagneri* обычен на всех типах солончаков. *E. tergestinus* предпочитает сильные солончаки с солянково-злаково-разнотравной растительностью. *S. salinus* населяет солончаки и солонцы с сильно

разреженной растительностью. *H. adpersa* держится в зарослях сведы высокой. Галофильно-мезофильные виды *D. carinata*, *A. thalassinus* и *E. pulverulentus* предпочитают сильно или умеренно увлажненные галофитные биотопы с участием или доминированием в растительном покрове гигро- и мезофитных злаков.

К галофитным местообитаниям тяготеют также *P. bispinosa*, *H. pterosticha* и *A. oxycephala*. Первый из них обычен в ассоциациях как галосерий, так и псаммосерий. *H. pterosticha* связан преимущественно с зарослями солодки, растущей на умеренно и слабо засоленных почвах, а *A. oxycephala* населяет как

Таблица 3. Биотопическое распределение саранчовых в песчаной пустыне в окрестностях станции Досанг.  
Table 3. Biotopic distribution of grasshoppers in sand desert in environs of the station Dosang.

Вид Species	Биотопы Biotores								
	Влажные солончаквые луга по краям временных водоемов Wet salt meadows near vernal-autumnal ponds	Сообщества сарсазана Halocneum communities	Сообщества итсетека Anabasis communities	Сообщества белой полыни, местами с пятнами эбелека Artemisia lerchiana communities, in places with Ceratocarpus arenarius	Сообщества песчаной полыни Artemisia arenaria communities	Заросли верблюжьей колючки, кохии, курая, гармалы и др. Overgrowthes of Alhagi pseudalhagi, Peganum harmala and dry saltworts	Сообщества ажугуна и тамарикса с участием полыней и злаков Calligonum and Tamarix communities, in places with wormwoods and grasses	Сообщества псаммофитных злаков Psammophytic grasses communities	Барханные пески Barchan dunes
<i>Epacromius tergestinus</i>	+								
<i>Aiolopus thalassinus</i>	+								
<i>Locusta migratoria</i>	+							+	
<i>Mioscirtus wagneri</i>	+	+	+						
<i>Sphingonotus halocnemi</i>		+							
<i>Sphingonotus salinus</i>		+	+						
<i>Sphingonotus rubescens</i>		+	+	+					
<i>Eremippus simplex</i>			+	+					
<i>Asiotmethis muricatus</i>			+	+	+				
<i>Sphingoderus carinatus</i>			+	+	+	+			
<i>Oedipoda miniata</i>			+	+	+	+	+		
<i>Sphingonotus coerulipes</i>				+	+	+			
<i>Leptopternis gracilis</i>				+	+				
<i>Calliptamus barbarus</i>				+	+	+	+		
<i>Pyrgomorpha bispinosa</i>	+				+	+	+		
<i>Docostaurus tartarus</i>				+			+	+	
<i>Oedaleus decorus</i>							+	+	
<i>Ramburiella turcomana</i>							+	+	
<i>Gl. maritimus</i>							+	+	
<i>Eu. pulvinatus</i>							+	+	
<i>Ochrlidia hebetata</i>								+	
<i>Hyalorrhhipis clausi</i>								+	+

галофитные, так и негалофитные биотопы с участием злаков.

Почти исключительно или преимущественно на участках луговой растительности с доминированием мезофитных или гигрофитных злаков встречаются *Ch. karelini*, *Ch. dichrous*, *G. parallelus*, *M. alliaceus* и *S. grossum*. К этой же группе видов следует отнести и *L. migratoria*, населяющий главным образом заросли тростника. Необходимо отметить, что в районе исследований большинство биотопов лугового типа имеют в той или иной степени засоленные почвы. Поэтому в таких местообитаниях на фоне явного преобладания *Ch. karelini*, *Ch. dichrous* или *G. parallelus* иногда довольно обычны и галофильные саранчовые (*D. carinata*, *M. wagneri*, *E. pulverulentus*, *E. tergestinus* и *A. thalassinus*), которые держатся здесь на участках с наиболее разреженным травостоем и наибольшим засолением.

*R. turcomana*, *E. pulvinatus*, *O. hebetata* и *Oe. decorus* предпочитают местообитания с доминированием в

растительном покрове ксерофитных, преимущественно дерновинных, злаков, а *A. muricatus*, *S. coerulipes*, *L. gracilis*, *E. simplex* и *D. tartarus* – биотопы пустынного типа с преобладанием или участием в растительном покрове полыней. *Oe. decorus*, *R. turcomana*, *E. pulvinatus* и *D. tartarus* обычны также в сообществах тамарикса, где часто хорошо выражен травянистый ярус из ксерофитных злаков и, местами, полыней.

Особенности биотопической приуроченности указанных видов хорошо соответствуют характеру их пищевой специализации (табл. 1). Так, основу пищевого рациона *M. wagneri*, *H. adspersa*, *S. halocnemi* и *S. salinus* составляют маревые, доминирующие в местообитаниях этих видов, *E. tergestinus* и *E. pulverulentus* – злакоядные полифаги, а *A. thalassinus* – широкий олигофагосозлаково-разнотравным типом питания. Соответственно составу растительного покрова саранчовые, предпочитающие ассоциации лугового типа, питаются исключительно или преимущественно гигро- и мезофитными злаками. Основу пищевого рациона *R. turcomana*, *E. pulvinatus*,

Таблица 4. Биотопическое распределение саранчовых в Волго-Ахтубинской долине в окрестностях станции Досанг.  
Table 4. Biotopic distribution of grasshoppers in the valley of Volga and Akhtuba Rivers in environs of the station Dosang.

Вид Species	Биотопы Biotores									
	Травянистые болота Grassy fens	Заливные луга с доминированием пырея Water meadow with dominance of Elytrigia repens	Соляноквые солончаковые луга Saltwort meadows	Осоково-злаковые луга на слабых солончаках Sedge-grass salt meadows	Участки мезофитной злаково-разногравной растительности Stations with mesophytic grass-forb vegetation	Сообщества польни сантонинной Artemisia santonica communities	Заросли верблюжьей колючки и сухих солянок Overgrowthes of Alhagi pseudalhagi and dry saltworts	Белопольно-дерновинно-злаковые ассоциации Artemisia lerschiana - tussock-forming grasses communities	Сообщества тамарикса с участием полевой Tamarix communities, in places with wormwoods	Прибрежные песчаные холмы и косы Sands near riversides
<i>Stethophyma grossum</i>	+									
<i>Locusta migratoria</i>	+			+	+					
<i>Chorthippus karelini</i>	+	+		+						
<i>Glyptobothrus parallelus</i>	+	+		+						
<i>Chorthippus dichrous</i>	+	+		+	+	+				
<i>Mecostethus alliaceus</i>		+								
<i>Epacromius tergestinus</i>			+	+						
<i>Aiolopus thalassinus</i>			+	+	+	+				
<i>Mioscirtus wagneri</i>			+	+		+	+			
<i>Duroniella carinata</i>				+						
<i>Epacromius pulverulentus</i>				+	+					
<i>Acrida oxycephala</i>			+	+	+	+				
<i>Glyptobothrus macrocerus</i>				+	+	+				
<i>Glyptobothrus maritimus</i>		+		+	+	+	+	+	+	
<i>Oedipoda caerulea</i>					+		+	+	+	
<i>Docostaurus brevicollis</i>					+	+		+		
<i>Calliptamus italicus</i>					+	+	+	+		
<i>Calliptamus barbarus</i>						+	+	+	+	
<i>Oedipoda miniata</i>						+	+	+	+	
<i>Docostaurus tartarus</i>						+	+	+	+	
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>					+			+		
<i>Oedaleus decorus</i>					+			+		
<i>Pyrgomorpha bispinosa</i>			+						+	
<i>Sphingoderus carinatus</i>							+	+		+
<i>Acrotylus insubricus</i>				+						+
<i>Hyalorrhhipis clausi</i>										+
<i>Heteracris pterosticha</i>	заросли солодки голой, реже верблюжьей колючки overgrowthes of Glycyrrhiza glabra and Alhagi pseudalhagi									
<i>Heteracris adspersa</i>	заросли сведы высокой overgrowthes of Suaeda altissima									
<i>Pyrgodera armata</i>	глинистый участок с редкой рудеральной растительностью place with clay soil and sparse ruderal vegetation									

*O. hebetata* и *Oe. decorus* составляют ксерофитные злаки. Виды, приуроченные к местообитаниям пустынного типа, питаются преимущественно или исключительно полыньями (*A. muricatus*, *E. simplex*, *D. tartarus*) либо включают их в состав своего пищевого рациона наряду с другими кормовыми группами растений (*S. coerulipes*).

Более эвритопные виды саранчовых населяют более широкий спектр биотопов или обычны в нескольких местообитаниях разных типов. *G. maritimus*, *Oe. caerulea*, *D. brevicollis* и *C. italicus* в Волго-Ахтубинской долине населяют биотопы с доминированием как мезофитных, так и ксерофитных злаков или полыней, в том числе и слабогалофитные местообитания. *C. barbarus*, *Oe. miniata* и *S. carinatus* обычны как в сообществах полыней, часто с участием ксерофитных злаков, так и в галофитных биотопах. Как правило, эвритопные саранчовые характеризуются и более широким спектром трофических связей. Так, *C. italicus*, *C. barbarus* и *S. carinatus* характеризуются разнотравным типом питания, *Oe. caerulea*, *D. brevicollis*, *Oe. miniata* – разнотравно-злаковым, а *G. maritimus* – злаково-разнотравным.

Таким образом, анализ особенностей трофической специализации и биотопической приуроченности видов позволяет нам выделить в окрестностях станции Досанг, как и ранее для районов Джаныбекского стационара и озера Баскунчак [Савицкий, 2009, 2011], четыре комплекса саранчовых, которые топически и трофически связаны с определенными ассоциациями разных экогенетических рядов, а именно: 1) с биотопами лугового типа (судя по всему, в большинстве случаев представляющими собой разные стадии гидросерий); 2) с галофитными биотопами (т.е. разными стадиями галосерий); 3) с биотопами, где доминируют полыни (т.е.

ранними стадиями ксерогосерий); 4) с биотопами, где доминируют дерновинные злаки (т.е. более поздними стадиями ксерогосерий). Однако комплексы видов, связанных с ксерогосериями, в песчаной пустыне обеднены по сравнению с таковыми в полупустыне. Вместе с тем в окрестностях Досанга хорошо выражен пятый комплекс видов, связанных с ассоциациями псаммосерий, включающий как облигатных (*H. clausi*, *O. hebetata* и *L. gracilis*), так и факультативных (*A. insubricus*, *S. coerulipes* и *S. carinatus*) псаммофилов.

Сопоставление спектров биотопической приуроченности (табл. 3, 4) и фенологии имаго разных саранчовых (табл. 2) свидетельствует о существовании полной или частичной пространственно-временной, а значит, и репродуктивной изоляции популяций многих видов. Однако параметры топической и трофической составляющих экологических ниш целого ряда видов саранчовых значительно, а нередко и почти полностью перекрываются. В результате один биотоп часто населяют виды с сходными пищевыми предпочтениями. Сходство трофических ниш саранчовых в различных биотопах иллюстрирует таблица 5. Как видно, почти во всех местообитаниях от двух до четырех видов имеют одинаковый тип пищевой специализации. При этом во всех сообществах с доминированием злаков более половины видов составляют саранчовые, питающиеся преимущественно злаками.

### Акустические ниши саранчовых в окрестностях станции Досанг

На примере сообществ саранчовых луговых, степных и полупустынных ландшафтов показано,

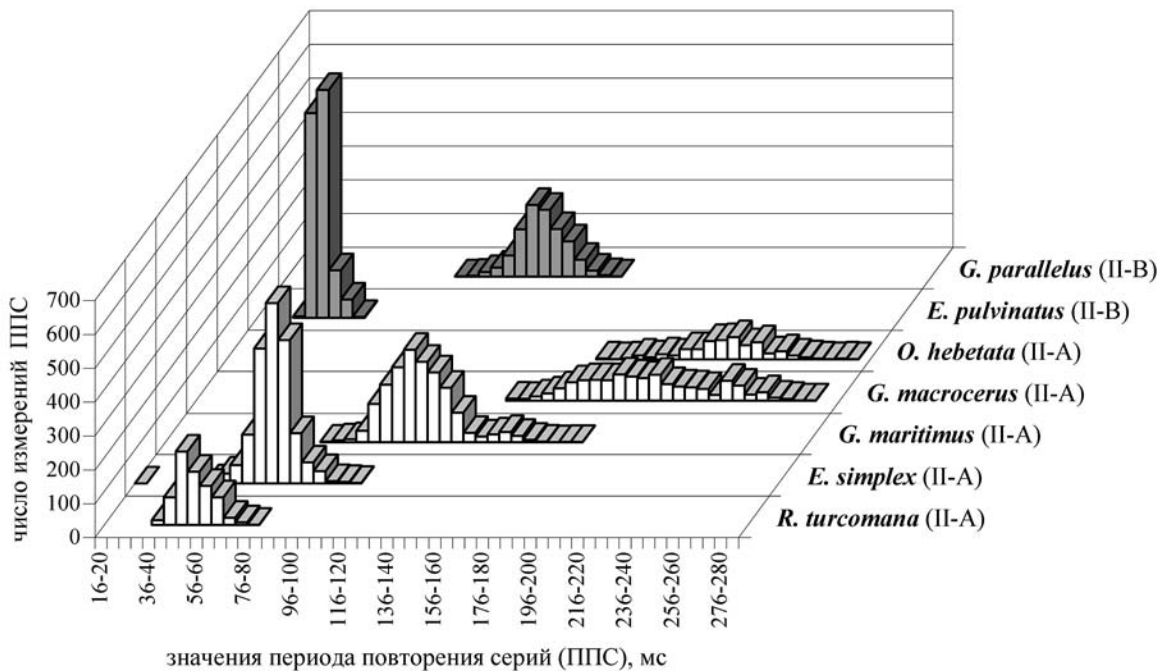


Рис. 1. Распределение значений периода повторения серий в призывных сигналах II типа у саранчовых, населяющих окрестности станции Досанг.

Fig. 1. Histograms of distribution of echeme repetition period in calling songs of II type of grasshoppers inhabiting environs of the station Dosang.



Таблица 5. Пищевая специализация саранчовых в изученных биотопах.  
Table 5. Food specialization of grasshoppers in studied biotopes.

Степень и тип пищевой специализации Degree and type of food specialization	Биотопы / Biotopes															
	Песчаная пустыня Sand desert							Волго-Ахтубинская долина Valley of Volga and Akhtuba rivers								
	Влажные солончаковые луга по краям временных водоемов Wet salt meadows near vernal-autumnal ponds	Сообщества сарсазана Halosteleum communities	Сообщества итсерека Anabasis communities	Заросли верблюжьей колючки, кохии, кураи, гармады и др. Overgrowths of Alhagi pseudalhagi, Peganum harmala and dry saltworts	Сообщества белой полыни, местами с пятнами эбелека Artemisia lerchiana communities, in places with Ceratocarpus arenarius	Сообщества песчаной полыни Artemisia arenaria communities	Сообщества лжугуна и тамарикса с участием полевой и злаков Calligonum and Tamarix communities, in places with wormwoods and grasses	Сообщества псаммофитных злаков Psammophytic grasses communities	Травянистые болота Grassy fens	Заливные луга с доминированием пырея Water meadow with dominance of Elytrigia repens	Солянокковые солончаковые луга Saltwort meadows	Осоково-злаковые луга на слабых солончаках Sedge-grass salt meadows	Участки мезофитной злаково-разнотравной растительности Stations with mesophytic grass-forb vegetation	Сообщества полевой сантонинной Artemisia santonica communities	Заросли верблюжьей колючки и сухих солоняков Overgrowths of Alhagi pseudalhagi and dry saltworts	Белополынно-дерновинно-злаковые ассоциации Artemisia lerchiana - tussock-forming grasses communities
Осоково-злаковый Sedge-graminivorous	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Злаково-осоковый Gramini-sedgevorous	1	-	-	-	-	-	-	1	3	2	-	3	2	1	-	-
Гигромезофитно-злаковый Hygromesophytic-graminivorous	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	2	-	-	-	-	-
Общезлаковый General graminivorous	-	-	-	-	-	-	3	3	-	-	1	1	3	1	-	2
Ксерофитно-злаковый Xerophytic-graminivorous	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Злаково-разнотравный Gramini-forbyvorous	1	-	-	-	-	-	1	2	-	1	1	4	3	3	1	1
Злаково-полевой Gramini-sagebrushvorous	-	-	1	-	2	1	1	1	-	-	-	-	1	2	1	2
Полевинно-солянковый Sagebrush-saltwortvorous	-	1	2	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Солянковый Saltwortvorous	1	2	1	-	1	1	-	-	-	-	1	1	-	1	1	-
Разнотравно-злаковый (злакоядные полифаги) Forby-graminivorous (graminivorous polyphagous)	1	1	2	2	3	2	1	-	-	-	1	2	2	1	2	2
Разнотравный (незлакоядные полифаги) Forbyvorous (nongraminivorous polyphagous)	1	-	1	3	2	3	2	-	-	-	1	-	1	2	3	3
Общее число видов Total number of species	5	4	7	5	9	7	8	8	5	5	5	13	12	11	8	10
Число видов, поедающих преимущественно злаки Number of species with pre-valence of grasses in the diet	2	-	-	-	-	-	4	7	4	5	2	10	8	5	1	3

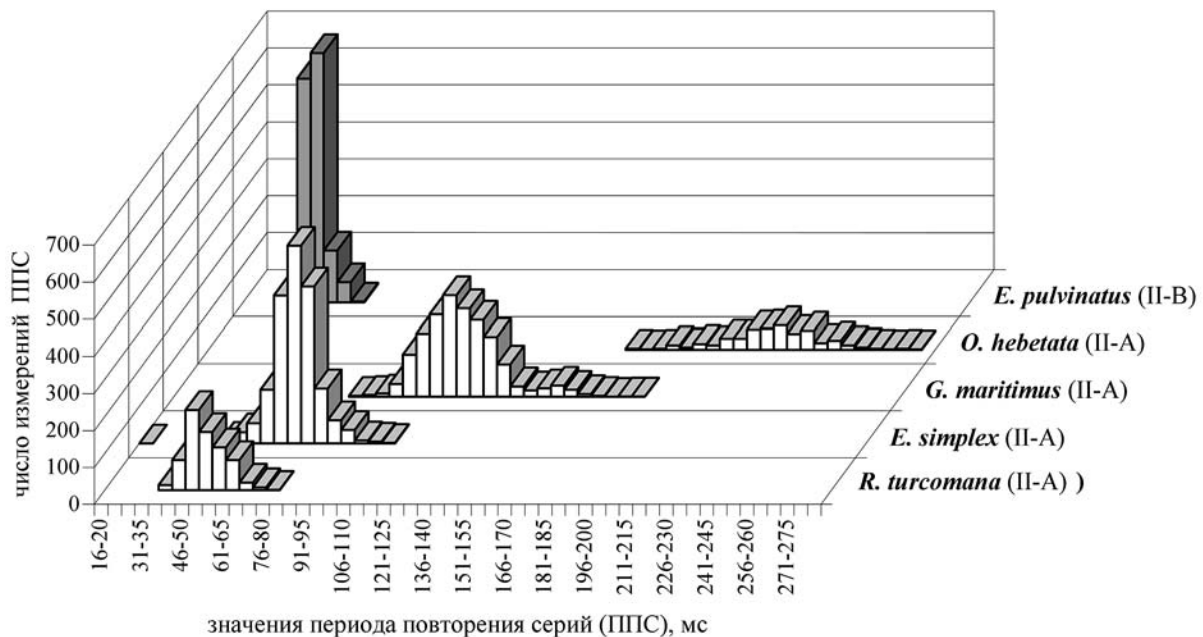


Рис. 2. Распределение значений периода повторения серий в призывных сигналах II типа у саранчовых, населяющих песчаную пустыню в окрестностях станции Досанг.

Fig. 2. Histograms of distribution of echeme repetition period in calling songs of II type of grasshoppers inhabiting sand desert in environs of the station Dosang.

что виды подсемейства Gomphocerinae, населяющие один биотоп, занимают разные акустические ниши [Бухвалова, Жантеев, 1993; Bukhvalova, 2005; Tishechkin, Bukhvalova, 2010; Савицкий, 2009, 2011]. Дифференциацию таких ниш обеспечивают устойчивые различия амплитудно-временных параметров призывных сигналов разных видов, в том числе тип сигнала, особенности внутренней структуры серий и значения периода повторения серий. Аналогичные результаты были получены Отти [Otte, 1970] при изучении акустической коммуникации саранчовых подсемейства Oedipodinae. Согласно данным этого автора, временные параметры звуковых сигналов, издаваемых в полете, всегда хорошо различаются у разных видов Oedipodinae, населяющих один биотоп. В своей работе Д. Отти не использовал термин «акустическая ниша», но отметил, что симпатрические виды этого подсемейства, имеющие сходную частоту повторения пульсов в звуковых сигналах, населяют разные биотопы.

Как показано нами ранее, высшему уровню дифференциации акустических ниш в сообществах саранчовых полупустыни соответствуют разные типы стратегий полового поведения [Савицкий, 2011]. Следующий уровень их дифференциации характеризуют амплитудно-временные параметры призывных сигналов. При этом для определения границ акустических ниш необходимо: 1) выделить типы призывных сигналов; 2) выявить параметры, определяющие расхождение ниш разных видов в пределах каждого типа сигналов.

Мы выделяем три основных типа стратегий полового поведения саранчовых [Савицкий, 2007а; 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 подисмоидную стратегию 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 станции Досанг гомфоцероидную стратегию полового поведения имеют 12 видов: все представители подсемейства Gomphocerinae и *S. grossum*, *A. muricatus*, *A. oxycephala* и большинство видов подсемейства Oedipodinae имеют эдиподиоидную стратегию полового поведения. Акустическое и половое поведение *P. bispinosa*, видов родов *Calliptamus* Serville, 1831 и *Heteracris* Walker, 1870, *D. carinata*, а также ряда Oedipodinae изучено недостаточно, поэтому пока сложно сделать определенные выводы о собственных этим видам репродуктивных стратегиях: можно лишь утверждать, что она не является гомфоцероидной.

Амплитудно-временные параметры акустических сигналов саранчовых, населяющих окрестности станции Досанг, детально описаны и проиллюстрированы нами ранее [Савицкий, 2000, 2002б, 2007б, 2009; Савицкий, Лекарев, 2007]. Отметим, что в сигналах саранчовых разным ритмическим уровням соответствуют пульсы, серии и фразы. Пульсы возникают при однократном

Таблица 6. Временные параметры призывных сигналов саранчовых, имеющих гомфoceroidный тип стратегии полового поведения.  
Table 6. Temporal parameters of calling songs of grasshoppers with gomphoceroid type of strategy of sexual behavior.

Тип призывного сигнала Type of calling song	Вид Species	Продолжительность фразы, с Duration of verse, s	Количество серий во фразе Number of schemes in a verse	Количество фраз в сигнале Number of verses in a signal	Продолжительность интервала между фразами, с Duration of interval between verses, s	Период повторения серий 1-го типа, мс Period of type 1 schemes, ms	Период повторения серий 2-го типа, мс Period of type 2 schemes, ms
II-A	<i>R. turcomana</i>	0.6–1.9	10–35	1, редко 2	–	39–70	–
	<i>E. simplex</i>	1.1–3.6	17–52	1, реже 2	0.9–6	40–105	–
	<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	–
	<i>O. hebetata</i>	11–25	48–110	1	–	175–290	–
II-B	<i>E. pulvinatus</i>	0.13–0.62	4–11	5–50 и более	0.3–0.9	33–57	–
	<i>G. parallelus</i>	1–1.7	9–19	3–60 и более	3.3–6.3	95–145	–
III	<i>S. grossum</i>	0.006–0.008	1	5–7	0.8–3	–	–
	<i>D. brevicollis</i>	0.025–0.115	1	6–38	0.3–1.5	–	–
	<i>D. tartarus</i>	0.08–0.225	1	6–42	0.3–2.5	–	–
	<i>Ch. karelini</i>	0.26–0.54	1	2–6, редко 1	1.5–5	–	–
IV	<i>Ch. dichrous</i>	0.38–0.98	7–16	2–10	1.0–2.2	60–105	45–75

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.

Разные типы призывных сигналов саранчовых с гомфoceroidной стратегией полового поведения и характеризующие их параметры детально рассмотрены нами ранее [Савицкий, 2009, 2011]. Поэтому здесь мы отметим лишь следующее: 1) выделяя типы призывных сигналов, мы учитывали состав фразы (простая или сложная; сколько типов серий включает), периодичность повторения фраз и особенности структуры серий; 2) в пределах сигналов II-A и II-B типа разделение акустических ниш видов возможно главным образом по значениям ППС, а в пределах сигналов III типа – по продолжительности серий и их амплитудно-временному рисунку.

Данные о временных параметрах призывных сигналов, обеспечивающих дифференциацию акустических ниш Gomphocerinae и *S. grossum* в окрестностях Досанга, обобщены в таблице 6. Как видно, виды с призывными сигналами I и II-C типа здесь отсутствуют. Сигналы IV типа в окрестностях Досанга

имеет только *Ch. dichrous* и тем самым занимает особую акустическую нишу, не перекрывающуюся с таковыми других саранчовых.

Призывные сигналы III типа, состоящие из простых фраз, имеют 4 вида (табл. 6). Серии в составе сигналов каждого из них имеют характерный видоспецифический амплитудно-временной рисунок [Савицкий, 2000, 2009; Савицкий, Лекарев, 2007], а продолжительность фраз в сигналах *Ch. karelini*, *S. grossum* и видов рода *Dociostaurus* Fieber, 1853 не перекрывается. В сигналах *D. tartarus* и *D. brevicollis* продолжительность фраз частично перекрывается в области 80–115 мс. Однако из 630 изученных нами фраз *D. brevicollis* лишь 27 (менее 4.3%) имели продолжительность более 80 мс, а в сигналах *D. tartarus* лишь около 3% фраз имели продолжительность менее 115 мс. Таким образом, можно заключить, что каждый из рассматриваемых видов занимает особую акустическую нишу.

Частичное совпадение продолжительности фраз в сигналах, а также наличие гетероспецифических акустических взаимодействий между самцами *D. tartarus* и *D. brevicollis* [Савицкий, 2000] свидетельствуют о том, что, возможно, акустические ниши этих видов отчасти перекрываются. Вместе с тем *D. brevicollis* по сравнению с *D. tartarus* предпочитает более мезофитные биотопы, а также окрывается и

Таблица 7. Биотопическое распределение саранчовых, имеющих гофцероидный тип стратегии полового поведения, в окрестностях станции Досанг.

Table 7. Biotopic distribution of grasshoppers with gomphoceroid type of strategy of sexual behavior in environs of the station Dosang.

Тип призывного сигнала Type of calling song	Вид Species	Биотопы Biotores										
		Волго-Ахтубинская долина Valley of Volga and Akhtuba rivers								Песчаная пустыня Sand desert		
		Травянистые болота Grassy fens	Заливные луга с доминированием пырея Water meadow with dominance of Elytrigia repens	Осоково-злаковые луга на слабых солончаках Sedge-grass salt meadows	Участки мезофитной злаково-разнотравной растительности Stations with mesophytic grass-forb vegetation	Сообщества полей сантонинной Artemisia santonica communities	Заросли верблюжьей колючки и сухих солянок Overgrowths of Alhagi pseudalhagi and dry saltworts	Белополюнно-дерновинно-злаковые ассоциации Artemisia lerchiana - tussock-forming grasses communities	Сообщества тамарикса с участием полевой Tamarix communities, in places with wormwoods	Сообщества белой полыни, местами с пятнами эбелека Artemisia lerchiana s communities, in places with Ceratocarpus arenarius	Сообщества ажузуна и тамарикса с участием полевой и злаков Calligonum and Tamarix communities, in places with wormwoods and grasses	Сообщества псаммофитных злаков Psammophytic grasses communities
I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
II-A	<i>R. turcomana</i>	-	-	-	-	-	-	-	×	×	+	+
	<i>E. simplex</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	×	×
	<i>G. maritimus</i>	×	+	+	+	+	+	+	+	×	+	+
	<i>G. macrocerus</i>	-	×	+	+	+	×	×	×	-	-	-
	<i>O. hebetata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	×	+
II-B	<i>E. pulvinatus</i>	-	-	×	+	×	×	+	×	×	+	+
	<i>G. parallelus</i>	+	+	+	×	×	×	×	-	-	-	-
II-C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
III	<i>Ch. karelini</i>	+	+	+	×	×	×	×	-	-	-	-
	<i>D. brevicollis</i>	-	×	×	+	+	×	+	×	-	-	-
	<i>D. tartarus</i>	-	×	×	×	+	+	+	+	+	+	+
	<i>S. grossum</i>	+	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-
IV	<i>Ch. dichrous</i>	+	+	+	+	+	×	×	×	-	-	-
Число видов с сигналами II-A типа Number of species with songs of type II-A		-	1	2	2	2	1	1	1	1	2	3
Число видов с сигналами II-B типа Number of species with songs of type II-B		1	1	1	1	-	-	1	-	-	1	1
Число видов с сигналами III типа Number of species with songs of type III		2	1	1	1	2	1	2	1	1	1	1



Число видов с сигналами IV типа Number of species with songs of type IV	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
Общее число видов, отмеченных в биотопе Total number of species collected in the biotope	4	4	5	5	5	2	4	2	2	4	5
Общее число видов, отмеченных в данном биотопе и в граничащих с ним биотопах Total number of species collected in the biotope and in all neighbouring biotopes	5	8	8	8	8	8	8	7	5	6	6

**Примечание.** + – виды, встречающиеся в данном биотопе; × – виды, встречающиеся в соседних биотопах.  
**Note.** + – species inhabiting biotope; × – species inhabiting environs biotopes.

начинает акустическую активность на 1–2 декады раньше. Благодаря этому имеет место частичная пространственная и временная изоляция популяций этих видов, что существенно снижает вероятность возможных гетероспецифических контактов.

Призывные сигналы II-A типа, представляющие собой, как правило, однократно издаваемые сложные фразы, имеют *R. turcomana*, *E. simplex*, *G. maritimus*, *G. macrocerus* и *O. hebetata*, а сигналы II-B типа, последовательности из сложных периодически повторяющихся фраз, имеют *E. pulvinatus* и *G. parallelus* (табл. 6). Распределение значений ППС в сигналах указанных видов иллюстрирует рис. 1. Как видно, у *R. turcomana* и *E. simplex*, *G. macrocerus* и *O. hebetata* соответственно диапазоны значений ППС почти полностью перекрываются. Амплитудно-временной рисунок серий в сигналах этих видов хорошо различается [Савицкий, 2002б, 2007б; Савицкий, Лекарев, 2007]. Тем не менее не исключено, что акустические ниши у этих пар видов значительно перекрываются.

В целом сравнение параметров призывных сигналов саранчовых с гомфоцероидной стратегией полового поведения показывает, что в окрестностях Досанга большинство таких видов имеет особые или слабо перекрывающиеся акустические ниши. Лишь у *R. turcomana* и *E. simplex*, *G. macrocerus* и *O. hebetata* соответственно они, возможно, значительно перекрываются. В соответствии с принципом конкурентного исключения акустические ниши таких симпатрических видов должны быть в достаточной степени изолированы, чтобы обеспечить надежную репродуктивную изоляцию их популяций. Нетрудно убедиться, что в окрестностях Досанга необходимое разобщение акустических ниш таких видов обеспечивают различия в их биотопической и ландшафтной приуроченности. Так, *O. hebetata* живет только в песчаной пустыне, а *G. macrocerus* – только в Волго-Ахтубинской долине (табл. 3, 4; рис. 2, 3). *R. turcomana* и *E. simplex* найдены нами только в песчаной пустыне, но населяют здесь разные типы биотопов (табл. 3; рис. 2).

Следует отметить, что в окрестностях Досанга

видов с гомфоцероидной стратегией полового поведения гораздо меньше, чем в окрестностях Джаныбека и Баскунчака (20 и 23 вида соответственно), а саранчовые с призывными сигналами I и II-C типа здесь вообще отсутствуют. В одном биотопе в окрестностях Досанга одновременно встречаются лишь до 5 видов с гомфоцероидным типом полового поведения. Если учесть все такие виды, населяющие определенный биотоп, и все биотопы, с которыми он граничит, то их окажется не более 8 (табл. 7). Аналогичные показатели составляют до 9 и 20 видов в окрестностях Джаныбека и до 12 и 22 видов в окрестностях Баскунчака.

Согласно нашим данным [Савицкий, 2009, 2011], в полупустыне в одном местообитании вполне возможно сосуществование всех видов с сигналами I (*G. mollis* и *O. petraeus*), II-C (*Myrmeleotettix antennatus* (Fieber, 1853)) и IV (*Ch. dichrous* и *E. miramae*) типов, до 3 видов с сигналами II-A типа, 2 видов с сигналами II-B типа и до 6 или более видов с сигналами III типа. На основании этого можно заключить, что в акустическом пространстве любого биотопа Нижнего Поволжья существуют не менее 16 потенциальных акустических ниш саранчовых с гомфоцероидной стратегией полового поведения. Однако, как мы видим, число занятых акустических ниш таких видов в одном биотопе всегда меньше и не превышает 12 в полупустыне и 5 в песчаной пустыне и Волго-Ахтубинской долине.

Таким образом, акустическое пространство всех исследованных нами местообитаний оказалось ненасыщенным. При этом саранчовые занимают в большинстве биотопов полупустыни не более половины, а в окрестностях Досанга менее трети потенциальных акустических ниш. Вместе с тем, если учитывать как виды, населяющие данный биотоп, так и все виды, встречающиеся в граничащих с ним биотопах, то в полупустыне во многих случаях они вместе занимают почти все, а иногда и все выделенные нами потенциальные акустические ниши.

Как правило, среди саранчовых с гомфоцероидной стратегией полового поведения в биотопе преобладают виды, имеющие призывные сигналы II или III типов. При этом большинство видов с сигналами I и II типов

Таблица 8. Варианты опознавательной окраски саранчовых, населяющих окрестности станции Досанг.  
Table 8. Variants of episematic coloration of grasshoppers inhabiting of the station Dosang.

Окраска крыла Coloration of hind wing	Окраска внутренней стороны заднего бедра Coloration of inner side of hind femur			
	светлая без пятен и поперечных перевязей pale, without spots and transverse bands	светлая с двумя черными перевязями pale, with two black bands	темная с двумя светлыми перевязями dark, with two pale bands	черная с одной светлой перевязью black, with only one pale band
Бесцветное (иногда зеленовато-желтоватое или голубоватое) без перевязи Colourless (sometimes with basal area greenish-yellowish or bluish), without fascia	<i>P. bispinosa</i> <i>H. pterosticha</i> <i>M. alliaceus</i> <i>H. clausi</i> <i>L. gracilis</i> <i>A. oxycephala</i> <i>D. carinata</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. coerulipes</i>
С красновато-розовым основанием без перевязи With basal area redish-rosy, without fascia	<i>P. bispinosa</i> (часть самок) (some females)	<i>C. italicus</i>		<i>C. barbarus</i>
С желтовато-зеленоватым основанием и темной перевязью With basal area yellowish-greenish and dark fascia		<i>O. decorus</i> (очень редко) (very rarely)	<i>O. decorus</i>	<i>A. muricatus</i>
С красно-розовым основанием и темной перевязью With basal area redish-rosy and dark fascia			<i>A. insubricus</i>	
С красным основанием, темными перевязью и пятном у вершины With basal area redish, dark fascia and dark apical spot				<i>S. salinus</i>
С желтым основанием, темными перевязью и радиальным лучом With basal area yellow, dark fascia and dark radial stripe from fascia towards wing base		<i>M. wagneri</i>	<i>M. wagneri</i>	
С красным или розовым основанием, темными перевязью и радиальным лучом With basal area red or rosy, dark fascia and dark radial stripe from fascia towards wing base	<i>P. armata</i>	<i>M. wagneri</i> (часть самок) (some females)	<i>M. wagneri</i> (часть самок) (some females)	<i>O. miniata</i> <i>O. caerulecens</i> (очень редко) (very rarely)
С голубым основанием, темными перевязью и радиальным лучом With basal area blue, dark fascia and dark radial stripe from fascia towards wing base				<i>O. caerulecens</i>

являются знаковыми хортобионтами и предпочитают местообитания с доминированием знаков и большей густотой травостоя. Половина видов с сигналами III типа является факультативными хортобионтами и предпочитает биотопы с разреженным растительным покровом, где обычно доминируют полны. Эти особенности биотопической приуроченности видов с разными типами призывных сигналов отчасти объясняют, почему в акустическом пространстве местообитаний многие ниши остаются незаполненными.

Акустическое поведение палеарктических саранчовых с эдиподиоидной стратегией полового поведения изучено пока еще недостаточно. Поэтому детальный анализ дифференциации акустических ниш таких видов в настоящий момент невозможен, но уже

имеющиеся данные заслуживают обсуждения.

*A. muricatus* и *H. clausi* 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. Поэтому есть все основания полагать, что указанные виды занимают разные акустические ниши. Отметим также, что сигналы *A. oxycephala*, *Oe. decorus*, *P. armata* и *L. gracilis*, издаваемые в полете, на слух сходны между собой, но сильно отличаются от сигналов *A. muricatus* и *H. clausi* [Савицкий, Лекарев, 2007].

Самцы и самки рассматриваемых саранчовых находят друг друга благодаря сочетанию акустического и демонстрационного поведения, поэтому в половом

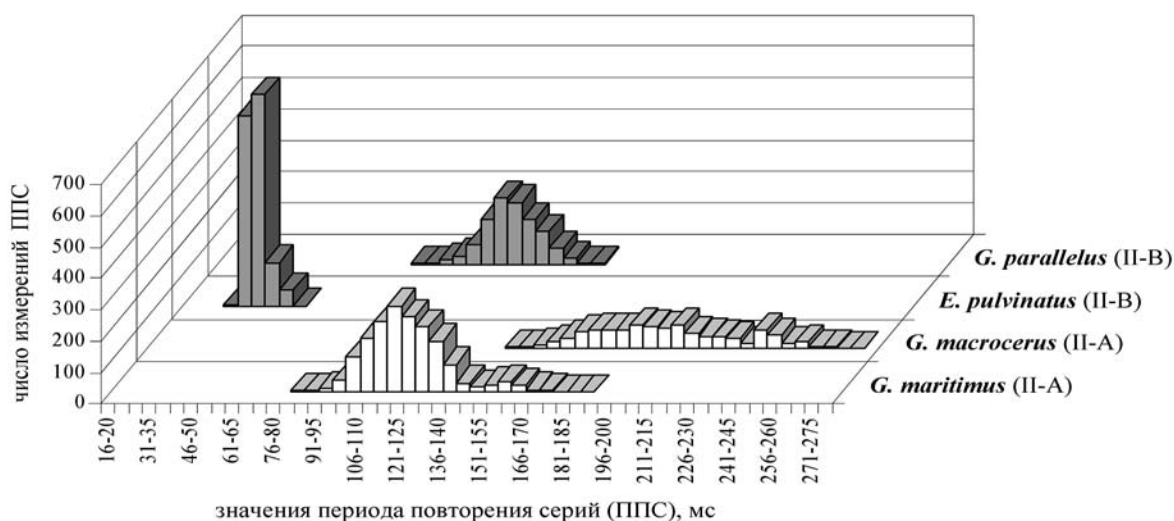


Рис. 3. Распределение значений периода повторения серий в призывных сигналах II типа у саранчовых, населяющих Волго-Ахтубинскую долину в окрестностях станции Досанг.

Fig. 3. Histograms of distribution of echeme repetition period in calling songs of II type of grasshoppers inhabiting the valley of Volga and Akhtuba Rivers in environs of the station Dosang.

поведении таких видов большое значение играет опознавательная сигнальная окраска. Соответственно, в одном биотопе не должны сосуществовать виды с одинаковой сигнальной окраской. Проверим справедливость этого утверждения.

Для опознавания конспецифических особей саранчовые могут использовать следующие признаки: тип окраски крыла, тип окраски внутренней стороны заднего бедра, характер затемнения коленной части задней ноги, цвет голени и ряд других, в том числе и размеры тела. Результаты сравнения сигнальной окраски разных видов, населяющих окрестности станции Досанг, представлены в таблице 8. Помимо саранчовых, безусловно имеющих эдиподиоидный тип полового поведения, здесь рассмотрены и виды, половое поведение которых пока еще изучено недостаточно. Как видно, использование сочетания всего двух признаков: окраска крыла и тип рисунка внутренней стороны заднего бедра позволяет различить на всех саранчовых, имеющих окрашенные крылья. В это число входят 11 видов, многие из которых сосуществуют в некоторых биотопах (табл. 3, 4). Саранчовые, имеющие бесцветные крылья без перевязей, образуют четыре группы видов в зависимости от типа окраски внутренней стороны заднего бедра. Нетрудно убедиться, что в каждой из этих групп объединены виды либо предпочитающие разные местообитания, либо относящиеся к разным размерным классам.

Таким образом, сосуществующие в одном биотопе саранчовые с эдиподиоидной стратегией 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 определенные акустические ниши, как и виды с гомфоцероидной стратегией полового поведения.

Отметим также, что специфика эдиподиоидной стратегии полового поведения хорошо отражает тот факт, что акустическая ниша саранчовых является лишь одной из составляющих репродуктивной ниши, границы которой определяют все параметры среды, обеспечивающие репродуктивную изоляцию и реализацию репродуктивного потенциала вида.

### Факторы, обеспечивающие репродуктивную изоляцию саранчовых в Нижнем Поволжье

Экологическая ниша является по существу многомерным пространством, в пределах которого вид реализует свой репродуктивный потенциал. Эффективность его реализации в значительной степени определяют различные прекопуляционные изолирующие механизмы. Поэтому обсуждение особенностей дифференциации экологических ниш саранчовых было бы неполным без предварительного анализа факторов, обеспечивающих репродуктивную изоляцию видов.

Большинство саранчовых Нижнего Поволжья является акустически активными видами, в поведении которых акустическая коммуникация играет очень важную роль. Поэтому есть все основания утверждать, что акустическое поведение – один из основных факторов, обеспечивающих репродуктивную изоляцию таких саранчовых. Некоторые авторы указывают, что именно различия в амплитудно-

временной структуре призывных сигналов представляют собой самый важный прекопуляционный репродуктивный барьер для саранчовых подсемейства Gomphocerinae [Perdeck, 1957; Bukhvalova, Vedenina, 1999; Vedenina, Bukhvalova, 2001]. Однако рассмотренные нами выше и опубликованные ранее данные [Савицкий, 2000, 2009, 2011] ясно показывают, что для подобных категорических выводов нет достаточных оснований, поскольку во многих случаях важная роль в обеспечении репродуктивной изоляции видов этого подсемейства и других саранчовых принадлежит также и экологическим факторам.

Действительно, большинство саранчовых Нижнего Поволжья имеет особые акустические ниши, но у некоторых видов они частично перекрываются и в нескольких случаях совпадают почти полностью. При этом во всех изученных биотопах саранчовые с гомфоцероидным типом полового поведения занимают только часть потенциальных акустических ниш (как правило, не более половины), поэтому акустическое пространство местообитаний является незаполненным.

Очевидно также, что акустическое поведение как механизм, обеспечивающий репродуктивную изоляцию симпатрических видов саранчовых, эффективно только в том случае, если разные виды имеют неперекрывающиеся акустические ниши. Поэтому в одном биотопе, как правило, сосуществуют саранчовые, занимающие разные акустические ниши. В одном местообитании могут встречаться и виды, акустические ниши которых частично совпадают. Однако обычно такие саранчовые имеют разные особенности фенологии и биотопические предпочтения [Савицкий, 2000, 2009, 2011]. Благодаря этому значительно снижается вероятность возможных гетероспецифических контактов таких видов, что обеспечивает необходимый репродуктивный успех их популяций.

В силу высокой половой активности самцов гетероспецифические контакты возможны не только между саранчовыми, акустические ниши которых частично или полностью совпадают, но и между саранчовыми с неперекрывающимися акустическими нишами. При этом если в биотопе недостаточно конспецифических самок, самцы могут ухаживать как за самками, так и за самцами других видов и иногда пытаются спариваться с ними. Так, в окрестностях станции Басинской мы наблюдали самца *Oe. decorus*, который после ухаживания пытался начать копуляцию с самцом *A. muricatus*, а в окрестностях Баскунчака неоднократно отмечали безуспешные ухаживания самцов *D. tartarus* за самками *D. albicornis*. В садках самцы *D. albicornis* подолгу и безуспешно ухаживали за самками *D. kraussi*, самец *Myrmeleotettix pallidus* (Brunner-Wattenwyl, 1882) ухаживал за самцом *G. macrocerus*, а самец *M. antennatus* за самцом *G. maritimus*. Подобные примеры для целого ряда видов саранчовых приводят и другие авторы [Зимин, 1931; Otte, 1970; Муравьева, 1978].

Подобное поведение, даже том в случае,

если копуляция между гетероспецифическими самцами и самками никогда не происходит, за счет потерь времени на межвидовые контакты снижает репродуктивный успех популяций видов, населяющих один биотоп. Однако многие потенциально возможные гетероспецифические контакты предотвращаются пассивным путем благодаря незаполненности акустического пространства в местообитаниях саранчовых. Вполне вероятно, что снижению их числа способствует также покровительственная окраска саранчовых, наличие которой обычно связывают только с необходимостью защиты от хищников. Вместе с тем наличие такой окраски должно приводить и к снижению числа положительных реакций самцов на неспецифические стимулы, например на перемещение особей других видов.

Как показывают результаты наших исследований и данные других авторов, симпатрические виды саранчовых с почти полностью совпадающими акустическими нишами населяют разные биотопы. В некоторых случаях почти не перекрываются и фенологические периоды их репродуктивной активности. Например, подобным образом разобщены акустические ниши *Trimerotropis campestris* (McNeill, 1901) и *Spharagemon humile* Morse, 1895 в Нью-Мексико [Otte, 1970], *D. genei* (Ocskay, 1832) и *D. jagoi* Soltani, 1978 в Израиле [Blondheim, 1990], *G. macrocerus* и *G. vagans* (Eversmann, 1848) в Ростовской области [Бухвалова, Жантеев, 1993; Bukhvalova, 2005; Tishechkin, Bukhvalova, 2010], *D. anatolicus* (Krauss, 1896) и *D. albicornis* в Дагестане, *R. turcomana* и *O. haemorroidalis* в окрестностях Баскунчака, *G. maritimus*, *Stenobothrus fischeri* (Eversmann, 1848) и *M. pallidus* в окрестностях Джаныбека [Савицкий, 2000, 2009, 2011]. Если местообитания таких саранчовых не имеют общих границ, то обеспечивается полная акустическая изоляция этих видов. В противном случае сохраняется вероятность межвидовых акустических контактов на границах биотопов, несмотря на ненасыщенность их акустического пространства.

Пространственное разобщение видов с почти совпадающими акустическими нишами обычно можно объяснить разными биотопическими предпочтениями и фенологическими особенностями саранчовых. Иначе говоря, эти данные не являются прямыми доказательствами существования в сообществах саранчовых конкуренции за акустическое пространство местообитания, то есть за каналы связи, обеспечивающие надежную внутривидовую коммуникацию.

Однако в некоторых случаях перекрываются не только акустические ниши, но и биотопические предпочтения видов. Тогда в разобщении акустических ниш саранчовых важное значение имеет межвидовая конкуренция за акустическое пространство биотопа. Результатом подобной межвидовой конкуренции является ограничение пространственного распределения «акустически» менее конкурентноспособного вида. В изученном нами случае таким видом в окрестностях Джаныбека



оказался политоппный *G. maritimus*, а более конкурентноспособными стенотопные *S. fischeri* и *M. pallidus* [Савицкий, 2009, 2011].

Таким образом, репродуктивную изоляцию акустически активных саранчовых обеспечивают: 1) видоспецифические особенности полового и акустического поведения и наличие у каждого вида определенной акустической ниши; 2) особенности фенологии и биотопической приуроченности симпатрических видов, обеспечивающие временную и пространственную изоляцию их популяций. Эффективность этих прекопуляционных изолирующих механизмов усиливают: 1) ненасыщенность акустического пространства в местообитаниях саранчовых, что предотвращает часть потенциально возможных гетероспецифических контактов особей; 2) межвидовая конкуренция за каналы связи местообитания, что обеспечивает пространственную изоляцию популяций некоторых видов; 3) вполне вероятно, покровительственная окраска саранчовых, способствующая снижению числа положительных реакций самцов на неспецифические стимулы.

### **Особенности дифференциации и структуры экологических ниш саранчовых в Нижнем Поволжье**

Сопоставление спектров биотопической приуроченности, пищевых предпочтений, особенностей фенологии и акустического поведения разных видов показывает, что как в зональных, так и в интразональных ландшафтах Нижнего Поволжья экологические ниши саранчовых в целом достаточно хорошо дифференцированы. Вместе с тем анализ структуры изученных нами сообществ саранчовых свидетельствует, что виды, населяющие один биотоп, часто имеют почти полностью или значительно перекрывающиеся трофические и топические составляющие экологических ниш. Однако 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 растения, например, напырейных и вейниковых лугах, в тырсовом, гребневидножитняковом и чернопопынном сообществах [Савицкий, 2009, 2011]. Эти наблюдения позволяют полагать, что в Нижнем Поволжье 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 представлениями о том, что свободно перемещающиеся растительные 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, что в сообществах саранчовых имеет место межвидовая конкуренция за каналы связи, которая в некоторых случаях может являться фактором, ограничивающим пространственное распределение саранчовых. Эти данные подтверждают выводы, сделанные ранее на основе изучения сообществ саранчовых степных и луговых ландшафтов [Бухвалова, Жантiev, 1993; Bukhvalova, 2005; Tishechkin, Bukhvalova, 2010].

Таким образом, можно заключить, что в сообществах саранчовых имеет место дифференциальное перекрывание экологических ниш. При этом сосуществующие в одном биотопе виды могут иметь совершенно совпадающие трофические и топические составляющие ниш, а также сходные особенности фенологии. Вместе с тем один биотоп не могут населять виды, занимающие одинаковые акустические ниши. Подобный характер дифференциации экологических ниш создает необходимые условия для эффективной репродуктивной изоляции популяций всех видов саранчовых локальной фауны, хотя и не обеспечивает их полную пространственно-временную изоляцию. Поэтому благодаря отсутствию явной конкуренции за пищевые ресурсы и наличию в акустическом пространстве местообитания значительного числа потенциальных акустических ниш формирование многовидовых сообществ саранчовых возможно даже в биотопах с однородным растительным покровом.

Отметим также, что ненасыщенность акустического пространства биотопа, с одной стороны, усиливает репродуктивную изоляцию видов, а с другой, как и отсутствие межвидовой конкуренции за пищевые ресурсы, значительно облегчает процесс изменения видового состава и структуры сообщества саранчовых в ходе изменения растительного покрова местообитания под влиянием климатических или других факторов. Таким образом, сообщества саранчовых в определенной степени преадаптированы к разногодичным и сукцессионным изменениям растительных сообществ. При этом в устойчивых фитоценозах, образующих сукцессионную систему в понимании Разумовского [1981], возможные изменения в структуре сообществ саранчовых будут вполне предсказуемы, поскольку их ядро образуют более стенотопные виды [Савицкий, 2009, 2011]. В неустойчивых фитоценозах или группировках, возникающих в экотонах или на участках свежих нарушений, где растительный покров образуют ценофобные виды [Разумовский, 1981, 1999; Жерихин, 1993; Жерихин, Раутиан, 2000], преобладают политоппные саранчовые. Поэтому изменения в структуре таких сообществ саранчовых будут менее прогнозируемы.

Особенности фенологии, топическая, трофическая и акустическая ниши не исчерпывают все возможные составляющие многомерной экологической ниши саранчового. В частности, акустическая ниша является лишь одной из составляющих репродуктивной ниши. Важно также понимать, что отдельные компоненты многомерной ниши часто в значительной степени взаимосвязаны и взаимно обусловлены и поэтому в той или иной степени перекрываются. Так, у монофагов, например *O. hebetata*, топическая и трофическая

составляющие ниши могут практически совпадать.

Репродуктивную нишу можно определить как совокупность всех параметров среды, обеспечивающих репродуктивную изоляцию и реализацию репродуктивного потенциала вида. В таком широком понимании репродуктивная ниша у всех видов саранчовых фактически совпадает с экологической нишей, поскольку последняя по существу и является многомерным пространством, в пределах которого вид реализует свой репродуктивный потенциал. В более узком понимании репродуктивная ниша может быть определена как совокупность всех условий, обеспечивающих надежную встречу противоположных полов и репродуктивную изоляцию вида. В этом случае у саранчовых с гомфоцероидной стратегией полового поведения акустическая и репродуктивная ниши в значительной степени совпадают. У видов с эдиподиоидным типом полового поведения репродуктивная ниша помимо акустической обязательно включает топическую составляющую в качестве арены демонстрационного поведения. У акустически малоактивных или «немых» саранчовых с подисмоидным типом полового поведения акустическая составляющая репродуктивной ниши может вообще отсутствовать.

## Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность А.Ю. Лекареву (Москва) за помощь в сборе материала, В.П. Булычеву (Досангское отделение Астраханской противочумной станции) за помощь в организации полевых исследований и С.Р. Майорову (Московский государственный университет) за помощь в определении растений.

Исследования поддержаны РФФИ (проект № 10-04-00508-а).

## Литература

- Агроклиматические ресурсы Астраханской области. 1974. Л.: Гидрометеиздат. 136 с.
- Афанасьева Т.В., Василенко В.И., Терешина Т.В., Шеремет Б.В. 1979. Почвы СССР. М.: Мысль. 380 с.
- Бабенкова В.А. 1950. Стадии азиатской саранчи одиночной фазы (*Locusta migratoria* ph. *danica* L.) в дельте р. Волги // Ученые записки Саратовского государственного университета. Т. 26: 103–134.
- Бухвалова М.А., Жантиев Р.Д. 1993. Акустические сигналы в сообществах саранчовых (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae) // Зоологический журнал. 72(9): 47–62.
- Быкасова В.М. 1972. Фенология видов и сезонные аспекты в смешанных популяциях саранчовых на Алтае // Фауна и экология животных. М.: Изд-во МГПИ им. В.И. Ленина: 33–37.
- Жерихин В.В. 1993. Природа и история травяных биомов // Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. СПб. – М.: Институт географии РАН, Ботанический институт РАН, Российское ботаническое общество: 29–49.
- Жерихин В.В., Раутиан А.С. 2000. Кризисы в биологической эволюции // Арманд А.Д., Люри Д.И., Жерихин В.В., Раутиан А.С., Кайданова О.В., Козлова Е.В., Стрелецкий В.Н., Буданов В.Г. Анатомия кризисов. М.: Наука: 29–47.
- Зимин Л.С. 1931. К биологии и экологии пруса // Лепешкин С.Н., Зимин Л.С., Спасский А.Ф. Работы саранчевой экспедиции Узостаза по изучению экологии и биологии пруса и мер борьбы с ним произведенные в 1928 и 1929 гг. Ташкент: Средне-Азиатский институт защиты растений: 94–251.
- Мильков Ф.Н. 1977. Природные зоны СССР. М.: Мысль. 293 с.
- Муравьева В.М. 1978. Репродуктивное поведение и кубышки саранчовых разных жизненных форм горно-котловинных степей Юго-Восточного Алтая // Вопросы экологии. Вид, популяция, сообщество: сборник научных трудов. Новосибирск: НГУ: 116–128.
- Правдин Ф.Н. 1978. Экологическая география насекомых Средней Азии. Ортоптероиды. М.: Наука. 272 с.
- Предтеченский С.А. 1928. Саранчевые Нижнего Поволжья // Записки Астраханской станции защиты растений. Т. 2. Вып. 1: 1–116.
- Разумовский С.М. 1981. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука. 231 с.
- Разумовский С.М. 1999. Избранные труды. М.: Товарищество научных изданий КМК. 559 с.
- Растительность европейской части СССР. 1980. Л.: Наука. 429 с.
- Савицкий В.Ю. 2000. Акустические сигналы, особенности экологии и репродуктивная изоляция саранчовых рода *Doclostaurus* (Orthoptera, Acrididae) полупустыни // Зоологический журнал. 79(10): 1168–1184.
- Савицкий В.Ю. 2002а. Обзор фауны саранчовых (Orthoptera, Acridoidea) полупустынной зоны Нижнего Поволжья // Биоразнообразия насекомых юго-востока европейской части России. Волгоград: Нисса-Регион: 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* // Зоологический журнал. 81(1): 13–28.
- Савицкий В.Ю. 2007а. 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.: Изд-во Гос. Дарвиновского музея: 247–249.
- Савицкий В.Ю. 2007б. Новые данные по акустической коммуникации и экологии саранчовых родов *Eremippus* и *Doclostaurus* (Orthoptera, Acrididae) и замечания о значении данных биоакустики в надвидовой систематике подсемейства Gomphocerinae // Зоологический журнал. 86(7): 813–830.
- Савицкий В.Ю. 2009. Фауна, структура сообществ и акустические сигналы саранчовых (Orthoptera, Acridoidea) в окрестностях Джаныбекского стационара // Кавказский энтомологический бюллетень. 5(1): 29–49.
- Савицкий В.Ю. 2010. Трофические связи и их значение в биотопическом распределении саранчовых (Orthoptera, Acridoidea) полупустынь и пустынь Нижнего Поволжья // Энтомологическое обозрение. 89(2): 333–366.
- Савицкий В.Ю. 2011. Фауна, структура сообществ и особенности дифференциации экологических ниш саранчовых (Orthoptera, Acridoidea) в окрестностях озера Баскунчак // Russian Entomological Journal. 2010. 19(4): 267–304.
- Савицкий В.Ю., Лекарев А.Ю. 2007. Новые данные по акустической коммуникации и поведению саранчовых (Orthoptera: Acridoidea) полупустынь и пустынь России и сопредельных стран // Russian Entomological Journal. 16(1): 1–38.
- Столяров М.В. 1976. Особенности структуры и динамики группировок прямкрылых, определяющих их роль как консументов в биоценозах // Зоологический журнал. 55(11): 1640–1647.
- Струбинский М.С. 1979. Фауна и ландшафтные сообщества саранчовых (Orthoptera, Acrididae) пустынь северного типа в Казахстане // Энтомологическое обозрение. 58(3): 553–561.
- Токгаев Т. 1973. Фауна и экология саранчовых Туркмении. Ашхабад: Ылым. 220 с.
- Уваров Б.П. 1913. К фауне прямкрылых окрестностей Астрахани // Русское энтомологическое обозрение. 13(1): 99–100.
- Юго-Восток Европейской части СССР. 1971. М.: Наука. 460 с.
- Blondheim S.A. 1990. Patterns or reproductive isolation between the sibling grasshopper species *Doclostaurus curvicerus* and *D. jagoi jagoi* (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) // Transactions of the American Entomological Society. 116(1): 1–65.
- Bukhvalova M.A. 2005. Partitioning of acoustic transmission channels in grasshopper communities // Insect sounds and communication: physiology, behaviour, ecology and evolution. London – New York: CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton: 199–205.
- Bukhvalova M.A., Vedenina V.Yu. 1999. Contributions to the study of acoustic signals of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) of Russia and adjacent countries. 1. New recordings of the calling songs of grasshoppers from Russia and adjacent countries // Russian Entomological Journal. 1998. 7(3–4): 109–125.
- Evans E.W. 1992. Absence of interspecific competition among tallgrass prairie grasshoppers during a drought // Ecology. 73(3): 1038–1044.
- Joern A. 1979. Feeding Patterns in grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): factors influencing diet specialization // Oecologia. 38: 325–347.
- Lawton J.H., Strong D.R.Jr. 1981. Community patterns and competition in folivorous insects // American Naturalist. 118: 317–338.

- Otte D. 1970. A comparative study of communicative behavior in grasshoppers // *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology of the Michigan University*. 141: 1–168.
- Otte D., Joern A. 1977. On feeding patterns in desert grasshoppers and the evolution of specialized diets // *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 128(6): 89–126.
- Perdeck A.S. 1957. The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (*Chorthippus brunneus* Tunb. and *Ch. biguttulus* L.). Leiden: E.J. Brill Publ. 75 p.
- Rathcke B.J. 1976. Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects // *Ecology*. 57: 76–87.
- Sale P.F. 1974. Overlap in resource use, and interspecific competition // *Oecologia*. 17: 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. 324 p.
- Tishechkin D.Yu., Bukhvalova M.A. 2010. Acoustic communication in grasshopper communities (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae): segregation of acoustic niches // *Russian Entomological Journal*. 2009. 18(3): 165–188.
- Vedenina V.Yu., Bukhvalova M.A. 2001. Contributions to the study of acoustic signals of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) from Russia and adjacent countries. 2. Calling songs of widespread species recorded in different localities // *Russian Entomological Journal*. 10(2): 93–123.

## References

- Afanasyeva T.V., Vasilenko V.I., Tereshina T.V., Sheremet B.V. 1979. Pochvy SSSR [The soils of the USSR]. Moscow: Mysl'. 380 p. (in Russian).
- Agroklimaticheskie resursy Astrakhanskoy oblasti [Agro-climatic resources of Astrakhan Region]. 1974. Leningrad: Gidrometeoizdat. 136 p. (in Russian).
- Babenkova V.A. 1950. *Locusta migratoria* ph. *danica* L. biotopes in the Volga Delta. *Uchenye zapiski Saratovskogo gosudarstvennogo universiteta*. 26: 103–134. (in Russian).
- Blondheim S.A. 1990. Patterns or reproductive isolation between the sibling grasshopper species *Dociostaurus curvicerus* and *D. jagoi jagoi* (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae). *Transactions of the American Entomological Society*. 116(1): 1–65.
- Bukhvalova M.A. 2005. Partitioning of acoustic transmission channels in grasshopper communities. In: Insect sounds and communication: physiology, behaviour, ecology and evolution. London – New York: CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton: 199–205.
- Bukhvalova M.A., Vedenina V.Yu. 1999. Contributions to the study of acoustic signals of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) of Russia and adjacent countries. 1. New recordings of the calling songs of grasshoppers from Russia and adjacent countries. *Russian Entomological Journal*. 1998. 7(3–4): 109–125.
- Bukhvalova M.A., Zhaniev R.D. 1993. Acoustic signals in the communities of grasshoppers (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae). *Zoologicheskii zhurnal*. 72(9): 47–62 (in Russian).
- Bykasova V.M. 1972. Phenology of species and seasonal aspects in mixed populations of grasshoppers in the Altai. In: Fauna i ekologiya zhivotnykh [Fauna and ecology of animals]. Moscow: Moscow State Pedagogical Institute Publ.: 33–37 (in Russian).
- Evans E.W. 1992. Absence of interspecific competition among tallgrass prairie grasshoppers during a drought. *Ecology*. 73(3): 1038–1044.
- Joern A. 1979. Feeding Patterns in grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): factors influencing diet specialization. *Oecologia*. 38: 325–347.
- Lawton J.H., Strong D.R.Jr. 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. *American Naturalist*. 118: 317–338.
- Mil'kov F.N. 1977. Prirodnye zony SSSR [Natural areas of the USSR]. Moscow: Mysl'. 293 p. (in Russian).
- Muravyeva V.M. 1978. Reproductive behavior and locust egg pods of different life forms of mining and depressions steppes of South-East Altai. In: Voprosy ekologii. Vid, populyatsiya, soobshchestvo: sbornik nauchnykh trudov [Questions of ecology. View, population, community: collected scientific papers]. Novosibirsk: Novosibirsk State University Publ.: 116–128 (in Russian).
- Otte D. 1970. A comparative study of communicative behavior in grasshoppers. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology of the Michigan University*. 141: 1–168.
- Otte D., Joern A. 1977. On feeding patterns in desert grasshoppers and the evolution of specialized diets. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 128(6): 89–126.
- Perdeck A.S. 1957. The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (*Chorthippus brunneus* Tunb. and *Ch. biguttulus* L.). Leiden: E.J. Brill Publ. 75 p.
- Pravdin F.N. 1978. Ekologicheskaya geografiya nasekomykh Sredney Azii. Ortopteroidy [Environmental geography insects Central Asia. Orthopteroidea]. Moscow: Nauka. 272 p. (in Russian).
- Predtechensky S.A. 1928. Locusts of the Lower Volga Region. *Zapiski Astrakhanskoy stantsii zashchity rasteniy*. 2(1): 1–116 (in Russian).
- Rastitel'nost' evropeyskoy chasti SSSR [The vegetation of the European part of the USSR]. 1980. Leningrad: Nauka. 429 p. (in Russian).
- Rathcke B.J. 1976. Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects. *Ecology*. 57: 76–87.
- Razumovsky S.M. 1981. Zakonomernosti dinamiki biotsenozov [Laws of motion of biocenosis]. Moscow: Nauka. 231 p. (in Russian).
- Razumovsky S.M. 1999. Izbrannyye trudy [Selected Works]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 559 p. (in Russian).
- Sale P.F. 1974. Overlap in resource use, and interspecific competition. *Oecologia*. 17: 245–256.
- Savitsky V.Yu. 2000. Acoustic signals, ecological features, and reproductive isolation of grasshoppers of the genus *Dociostaurus* (Orthoptera, Acrididae) in semidesert. *Zoologicheskii zhurnal*. 79(10): 1168–1184 (in Russian).
- Savitsky V.Yu. 2002a. Review of the fauna of grasshoppers (Orthoptera, Acridoidea) of semi-desert zone of the Lower Volga Region. In: Bioraznoolobrazie nasekomykh yugo-vostoka evropeyskoy chasti Rossii [Biodiversity of insects of southeast of the European part of Russia]. Volgograd: Nissa-Region: 5–51 (in Russian).
- Savitsky V.Yu. 2002b. Acoustic communication, distribution pattern and ecology of grasshoppers of the genus *Ramburiella* (Orthoptera, Acrididae) in Russia and Transcaucasia and some problems of the tribe Ancypterini taxonomy. *Zoologicheskii zhurnal*. 81(1): 13–28 (in Russian).
- Savitsky V.Yu. 2007a. The value of acoustic communication and sexual behavior in the formation of communities of grasshoppers (Orthoptera, Acridoidea). In: Sovremennyye problemy biologicheskoy evolyutsii. Materialy konferentsii k 100-letiyu Gosudarstvennogo Darvinovskogo muzeya [Contemporary problems of biological evolution. Proceedings of the conference on the 100th anniversary of the State Darwin Museum (Moscow, 17–20 September 2007)]. Moscow: State Darwin Museum Publ.: 247–249 (in Russian).
- Savitsky V.Yu. 2007b. New data on acoustic communication and ecology of grasshoppers of the genera *Eremippus* and *Dociostaurus* (Orthoptera, Acrididae) and notes on the use of bioacoustic data in supraspecific taxonomy of the subfamily Gomphocerinae. *Zoologicheskii zhurnal*. 86(7): 813–830 (in Russian).
- Savitsky V.Yu. 2009. Fauna, structure of communities and acoustic signals of grasshoppers (Orthoptera, Acridoidea) in environs of the Dzhanybek Research Station. *Caucasian Entomological Bulletin*. 5(1): 29–49.
- Savitsky V.Yu. 2011. Fauna, community structure and features of differentiation of ecological niches of grasshoppers (Orthoptera, Acridoidea) in the vicinity of Lake Baskunchak. *Russian Entomological Journal*. 2010. 19(4): 267–304 (in Russian).
- Savitsky V.Yu. Trophic Relationships and Their Importance for Biotopic Distribution of Grasshoppers (Orthoptera, Acridoidea) in Semi-Deserts and Deserts of the Lower Volga River Area. *Entomologicheskoe obozrenie*. 89(2): 333–366 (in Russian).
- Savitsky V.Yu., Lekarev A.Yu. 2007. New data on acoustic communication and the sexual behavior of grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea) in semi-deserts and deserts of Russia and adjacent countries. *Russian Entomological Journal*. 16(1): 1–38 (in Russian).
- Stolyarov M.V. 1976. Structure and dynamics of groups of Orthoptera defining their role in ecosystems as consumers. *Zoologicheskii zhurnal*. 55(11): 1640–1647 (in Russian).
- Strong D.R.Jr., Lawton J.H., Southwood T.R.E. 1984. Insects of plants: community patterns and mechanisms. Oxford: Blackwell Scientific Publ. 324 p.
- Strubinsky M.S. 1979. Fauna and community of grasshoppers (Orthoptera, Acrididae) in the deserts of northern type in Kazakhstan. *Entomologicheskoe obozrenie*. 58(3): 553–561 (in Russian).
- Tishechkin D.Yu., Bukhvalova M.A. 2010. Acoustic communication in grasshopper communities (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae): segregation of acoustic niches. *Russian Entomological Journal*. 2009. 18(3): 165–188.
- Tokgaev T. 1973. Fauna i ekologiya saranchovykh Turkmenii [Fauna and ecology of grasshoppers of Turkmenistan]. Ashgabat: Ylym. 220 p. (in Russian).
- Uvarov B.P. 1913. To the fauna of Orthoptera of Astrakhan neighborhoods. *Russkoe entomologicheskoe obozrenie*. 13(1): 99–100 (in Russian).
- Vedenina V.Yu., Bukhvalova M.A. 2001. Contributions to the study of acoustic signals of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae) from Russia and adjacent countries. 2. Calling songs of widespread species recorded in different localities. *Russian Entomological Journal*. 10(2): 93–123.
- Yugo-Vostok Evropeyskoy chasti SSSR [South-East of the European part of the USSR]. 1971. Moscow: Nauka. 460 p. (in Russian).
- Zherikhin V.V. 1993. Nature and history of herbal biomes. In: Stepi Evrazii: problemy sokhraneniya i vosstanovleniya [Steppes of Eurasia: Problems of conservation and restoration]. St. Petersburg – Moscow: Institute of Geography of Russian Academy of Sciences, Botanical Institute, Russian Botanical Society: 29–49 (in Russian).
- Zherikhin V.V., Rautian A.S. 2000. Crises in biological evolution. In: Armand A.D., Lyuri D.I., Zherikhin V.V., Rautian A.S., Kaydanova O.V., Kozlova E.V., Streletskiy V.N., Budanov V.G. Anatomiya krizisov [Anatomy of crises]. Moscow: Nauka: 29–47 (in Russian).
- Zimin L.S. 1931. On the biology and ecology of *Calliptamus* spp. In: Lepeshkin S.N., Zimin L.S., Spassky A.F. Raboty saranchevoy ekspeditsii Uzostazra po izucheniyu ekologiy i biologiy prusa i mer bor'by s nim, proizvedennyye v 1928 i 1929 gg. [Study of ecology and biology of *Calliptamus* spp. by expedition of Uzostazr in 1928 and 1929]. Tashkent: Middle Asian Institute of Plant Protection: 94–251 (in Russian).