РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК Институт аридных зон ЮНЦ

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES Institute of Arid Zones SSC

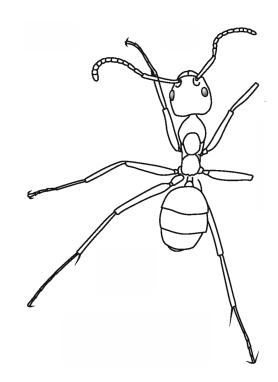


Kabkasckwi Shiromojiojiniqeckwi Biojijietehib

CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULLETIN

Том 11. Вып. 2

Vol. 11. No. 2



Ростов-на-Дону 2015

Распространение и экология кузнечика Pholidoptera frivaldskyi (Herman, 1871) (Orthoptera: Tettigoniidae) в Европейской России

Distribution and ecology of the bush-cricket Pholidoptera frivaldskyi (Herman, 1871) (Orthoptera: Tettigoniidae) in European Russia

А.П. Михайленко¹, О.А. Полумордвинов² A.P. Mikhailenko¹, О.А. Polumordvinov²

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Ботанический сад Биологического факультета, Ленинские Горы, 1, Москва 119991 Россия

²Пензенский государственный университет, кафедра зоологии и экологии, ул. Лермонтова, 37, Пенза 440602 Россия

¹Moscow State University, Department of Biology, Botanical Garden, Leninskie Gory, 1, Moscow 119991 Russia. E-mail: caelifera@yandex.ru

²Penza State University, Department of Zoology and Ecology, Lermontov str., 37, Penza 440602 Russia. E-mail: entomol-penza@yandex.ru

Ключевые слова: Orthoptera, Tettigoniidae, прямокрылые, кузнечики, *Pholidoptera frivaldskyi*, распространение, фенология, экология, Европейская Россия, Черноземье.

Key words: Orthoptera, Tettigoniidae, *Pholidoptera frivaldskyi*, distribution, phenology, bionomics, European Russia, Chernozemye.

Резюме. Ha основании многолетних исследований прямокрылых (Insecta, Orthoptera), проведенных в Тамбовской, Пензенской и Курской областях, собственных сборов, музейных фондов и литературных источников приводятся новые данные по распространению кустолюбки Фривальдского Pholidoptera frivaldskyi (Herman, 1871) на территории европейской части России. Уточняется современная северо-восточная граница ареала вида, достигающая 53°00′ с.ш. и 44°00′ в.д. Все новые находки относятся к бассейну Верхнего Дона. Приводятся оригинальные сведения о фенологии и экологии вида, в том числе о численности его популяций, кормовых растениях и диапаузе. Данный вид рекомендуется к внесению в Красные книги Российской Федерации, Пензенской и Тамбовской областей.

Abstract. On the basis of long-term observations of orthopterans (Insecta, Orthoptera) carried out in Tambov, Penza and Kursk Regions, own collections, museum funds and literary sources new report of distribution of bush-cricket Pholidoptera frivaldskyi (Herman, 1871) on the territory of European part of Russia is presented. As well up-to-date north-eastern boundary, reach to 53°00′ N / 44°00′ E of its area is defined. All of new finds belong to the Upper Don River basin. The original data concerning species phenology, bionomics including population quantity, host plants and hibernation are cited. This species is suggested including to Red Books of Russia, Tambov and Penza Regions.

Введение

Кустолюбка Фривальдского *Pholidoptera frivaldskyi* (Herman, 1871) относится к группе послеледниковых атлантических реликтов, основной ареал которых

находится в Южной и Центральной Европе [Медведев, 1950, 1957]. Такое представление основывается на реконструкции ландшафтной обстановки, характерной для комплекса теплолюбивых луговых и луговокустарниковых видов насекомых, заходящих в северную степь и лесостепь [Присный, 2003; А.В. Присный, личное сообщение, 2014]. Согласно другим мнениям [Солянов, 2001; Васюков, 2004; В.М. Васюков, личное сообщение, 2014], Ph. frivaldskyi мог проникнуть на северо-восток своего нынешнего ареала немного раньше, начиная с первой половины голоцена, когда в луговых и разнотравно-дерновинно-злаковых степях заметно увеличилось участие широколиственных пород (дуба, липы, вяза и пр.), и степи, не теряя своей ландшафтной специфичности, стали отличаться большей облесенностью [Нейштадт, 1957; Гроссет, 1961]. Исторически этот среднеевропейский лесной вид [Медведев, 1957] на сегодняшний день занимает несколько иные стации. Ныне он является характерным представителем байрачных лесов и опушек [Медведев, 1950], луговых степей и лугов среднегорий [Пушкарь, 2009]. Еще в середине XX века ареал вида занимал всю Восточную Европу от ее центра до Южной Юго-Западной Украины, где господствовали широколиственные леса и луговые степи. Однако к настоящему времени в результате антропогенной трансформации ландшафтов он оказался сильно фрагментирован [Присный, 2003, 2005; Пушкарь, 2009]. В России, судя по ранее опубликованным данным [Бей-Биенко, 1970; Якушенко и др., 1984], кустолюбка Фривальдского была известна только с территорий Курской и Белгородской областей. В сводке Хеллера с соавторами [Heller et al., 1998] для центра европейской части России она не была указана.

Особенности экологии этого вида как на территории нашей страны, так и за рубежом были

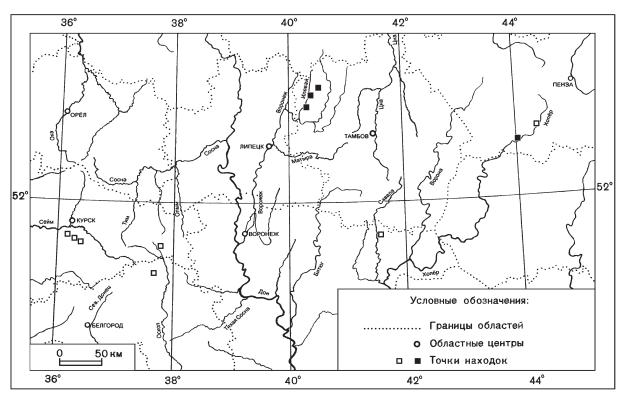


Рис. 1. Находки кузнечика *Pholidoptera frivaldskyi* (Herman, 1871) на европейской части России. Черными квадратиками обозначены оригинальные, белыми – прочие точки находок.

Fig. 1. A schematic map of the European part of Russia (fragment). The original finds of bush-cricket *Pholidoptera frivaldskyi* (Herman, 1871) marked by black squares, other finds marked by white squares.

изучены фрагментарно [Бей-Биенко, 1970; Krištín, 2000; Пушкарь, 2009; Fabriciusová et al., 2011]. В частности, данные о диапаузе отсутствуют, а обобщенные сведения по питанию оказываются ошибочными [Krištín, 2000].

В результате оригинальных исследований нам впервые удалось обнаружить кустолюбку Фривальдского на значительном удалении от ее основного ареала. В связи с этим были поставлены следующие задачи: выявить особенности фенологии, питания и биотопического распределения *Ph. frivaldskyi* во вновь найденных местообитаниях, а также оценить уязвимость ее популяций в отношении антропогенного фактора.

Материал и методы

Материалом для настоящей работы являются собственные наблюдения и сборы авторов, фонды музеев, а также личные коллекции и сообщения наших коллег. Изучены материалы коллекций Зоологического института РАН (ЗИСП, Санкт-Петербург, Россия), Зоологического музея МГУ (ЗММУ, Москва, Россия) и кафедры энтомологии биологического факультета МГУ (КЭМУ, Москва, Россия). Мы приводим, по возможности, все первичные фаунистические данные, в том числе опубликованные без указания материала. Для новых местонахождений Ph. frivaldskyi (отмеченных знаком *) даны краткие ботанические описания. При описании стаций вида использовали глазомерную оценку обилия растений по Друде [Шенников, 1964]. Номенклатура растений приведена по Губанову и др. [1995]. Все известные на сегодняшний день точки находок вида обозначены на карте (рис. 1).

Насекомых собирали методом кошения при помощи сачка, а также ручным способом, по возможности ориентируясь на звуковые сигналы самцов. Для получения данных по характеру питания, особенностям фенологии и диапаузы Ph. frivaldskyi проводили наблюдения в естественных условиях, а также в отдельных случаях использовали полевые садки и содержали имаго в лаборатории. Для оценки относительного обилия прямокрылых на маршруте за единицу времени (час), помимо подсчета особей, встреченных на маршруте, использовали метод биоакустического мониторинга, заключающийся в определении на слух большей части видов Orthoptera по видоспецифичным сигналам самцов [Жантиев, 1981]. При этом делали допущение, что большинство самцов в благоприятное для учета время акустически активно, а самок в биотопе не меньше, чем самцов. Исходя из этого допущения, мы оценивали численность Ph. frivaldskyi по системе, предложенной Правдиным с соавторами [1971, 1972] и содержащей четыре категории: встречающийся единично (1-3 экземпляра за час), редко (от 3 до 20 экземпляров), часто (от 21 до 100 экземпляров) и в массе (более 100 экземпляров за

Материал. Курская область: «д. Сепкіово в окр. Курска», 9.08.1906, 1 экз. (Д. Довнар); с. Петропавловское (ныне с. Петропавловка), 20.06.1936, 1 экз., 17.08.1937, 1 экз. (Д. Довнар); Стрелецкая степь под Курском (участок целины), 21−25.07.1966, 8 экз. (Г.Я. Бей-Биенко); Центрально-Черноземный заповедник, 20.08.1970, 1 экз. (И. Тепцова); там же, Стрелецкий участок, луговая степь, наблюдения 06−07.1982, (О.С. Корсуновская); там же, Стрелецкий и Казацкий участки, луговая степь и остепненные луга, 26−31.06.2014, 15♂, 5♀ (А.А. Бенедиктов). Материал хранится в коллекциях ЗИСП и КЭМУ.



Рис. 2–3. Кузнечик *Pholidoptera frivaldskyi* (Herman, 1871) в природе, 25.08.2011, Тамбовская область, долина реки Иловай (фото А.П. Михайленко).

2 - самка; 3 - самец.

Figs 2–3. Bush-cricket *Pholidoptera frivaldskyi* (Herman, 1871) in nature, 25.08.2011, Tambov Region, Russia, the valley of Ilovay River (photo by A.P. Mikhailenko).

2 - female; 3 - male.

*Воронежская область. Вид известен из одного местонахождения, обитание в котором не подтверждено более 50 лет: Савальское лесничество (ныне поселок), 22.06.1951, 1 экз. (Н. Кадочников). Материал хранится в коллекции ЗИСП. В списке Кадастра беспозвоночных животных Воронежской области [Селиванова, Негробов, 2005] не упоминается.

Белгородская область. С 1981 до 1983 года кустолюбка Фривальдского наблюдалась В.Н. Граммой на участке «Ямская степь» (до 1954 года в составе Курской области) Государственного природного заповедника «Белогорье» [Якушенко и др., 1984; Присный, 2003, 2004; Воробьёва, 2007].

*Тамбовская область: Мичуринский р-н: наблюдения проводились в периоды 07.2001, 12–14.06.2003, 3–5.08.2003, 06.2005, 10.07.2005, 16–24.08.2011, 10–11.08.2013. Сборы: 4 км ЮЗЗ пос. Хоботово, 16.08.2011, $3\stackrel{?}{\circ}$, $1\stackrel{?}{\circ}$; 2 км С с. Ранино, 24.08.2011, $1\stackrel{?}{\circ}$ (А.П. Михайленко). Кузнечик найден в пределах и окрестностях Иловайского лесного массива. Материал хранится в коллекции ЗММУ.

*Пензенская область: Колышлейский р-н, 16 км СЗ районного центра пос. Колышлей, участок «Островцовская лесостепь» Государственного природного заповедника «Приволжская лесостепь», луговая кустарниковая степь, 1.08.2008, 1♂, 1.08.2012, 1♀ (Т.В. Доброльбова); Сердобский р-н, СВ окраина с. Константиновка, остепненный луг и опушка дубравы, 27.06.2010, 1♀ (О.А. Полумордвинов). При маршрутном учете были отмечены еще 2 самки. Материал хранится в коллекциях сборщиков.

Кустолюбка Фривальдского в биотопах Курской области. До настоящего времени в печати имеются сведения об обитании вида лишь на части Центрально-Чернозёмного заповедника (Стрелецкий, Казацкий, Баркаловский участки) и в его ближайших окрестностях. На этих участках кустолюбка населяет разнообразные травянистые ассоциации, в отдельные годы являясь массовым видом [Бей-Биенко, 1970; Крицкая, Литвинова, 1984; Бенедиктов, 1996 и др.].

Местообитания Ph. frivaldskyi с приведением данных по численности в каждом из занимаемых им биотопов были подробно описаны в работе Бей-Биенко [1970]. По данным этой работы, нашим новым наблюдениям, а также проведенным ранее Бенедиктовым [1996], кустолюбка обнаруживалась с разным уровнем численности во всех ненарушенных биотопах, в которых присутствуют прямокрылые, в том числе на лесных полянах и на дне логов с гигрофильными условиями. На сегодняшний день, по сравнению с данными, полученными Бей-Биенко [1970], мы можем отметить лишь следующие изменения в биотопах изученной местности: повсеместное разрастание адвентивного райграса высокого Arrhenatherum elatius (L.) J. Presl et C. Presl, аспектирующего на многих участках Центрально-Черноземного заповедника, и общую мезофитизацию всех лугово-степных биотопов изученной местности. Численность кустолюбки в 2014 году на Стрелецком и Казацком участках заповедника была очень высокой – свыше 200 экз./ч.

Кустолюбка Фривальдского в биотопах Тамбовской области. Изучена экология *Ph. frivaldskyi* в местообитаниях, найденных в Тамбовской области (рис. 2, 3). Биотопы здесь характеризуются невысокой мозаичностью травяного покрова в связи со слабо развитым рельефом. Для изучения были взяты все травянистые ассоциации, населенные прямокрылыми, за исключением антропогенно трансформированных.

Обследовано 12 местообитаний прямокрылых, расположенных в бассейне реки Иловай. По



Рис. 4. Местообитание кузнечика *Pholidoptera frivaldskyi* (Herman, 1871) на территории Тамбовской области. Остепненный луг на плакоре (фото А.П. Михайленко).

Fig. 4. Biotope of bush-cricket *Pholidoptera frivaldskyi* (Herman, 1871) in Tambov Region, Russia. The steppe meadow on plain (photo by A.P. Mikhailenko).

результатам обследования выделено шесть типов местообитаний, различающихся по степени увлажнения, флористическому составу и характеру антропогенного воздействия. Балочный рельеф в исследованной местности практически отсутствует, русло реки глубоко врезано в песчано-глинистые аллювиальные отложения, террасы не выражены. Преобладающие растительные формации – пойменные боры и остепненные луга на легких супесчаных почвах. Типы местообитаний в тексте упомянуты от наименее влажных к наиболее влажным.

Опушечные ксерофитные сообщества, переходные к пустошам. В растительном покрове присутствуют вейник наземный Calamagrostis epigeios (L.) Roth, полынь полевая Artemisia campestris L., коровяки мучнистый Verbascum lychnitis L. и чёрный V. nigrum L., щавелек обыкновенный Rumex acetosella L., типчак Festuca valesiaca Gaudin, различные мхи, лишайники Peltigera sp., Cladonia spp., Cetraria islandica (L.) Ach. и др. Растительный покров отличается мозаичностью, и четко выделенные доминанты среди растений не наблюдаются. Проективное покрытие составляет в разных местах от 50 до 80%. В настоящее время изредка используются под выпас коз. Несмотря на присутствие отдельных фрагментов с доминированием вейника наземного, кустолюбка Фривальдского здесь была единична.

Остепненные злаково-разнотравные ассоциации. В растительном покрове доминируют типчак и другие круглолистные виды овсяниц. Присутствуют два вида кострецов – безостый Bromopsis inermis (Leyss.) Holub и береговой В. riparia (Rehmann) Holub, подмаренник желтый Galium verum L., коровяк мучнистый, полынь полевая, ястребинка волосистая Hieracium pilosella L., реже девясил британский Inula britannica L. Много других видов сложноцветных, тимофеевки луговой Phleum pratense L., пыреев, осок. Проективное покрытие 70–90%. Видовой состав растений относительно беден, вероятно, вследствие былого хозяйственного освоения. Pholidoptera frivaldskyi здесь был редок и приурочен к пятнам костреца и вейника наземного.

Травяно-кустарниковые суходольные луга на высокой пойме реки Иловай. В этих биотопах доминируют длиннокорневищные пыреи Elytrigia repens (L.) s. l., вейник наземный, кострец безостый, полынь австрийская Artemisia austriaca Jacq. Значительная доля полыни полевой, ракитника русского Chamaecytisus ruthenicus (Fisch. ex Vorosch.) Klask., тысячелистника обыкновенного Achillea millefolium L. Встречаются тысячелистник благородный А. nobilis L., бодяк седой Cirsium incanum (S.G. Gmel.) Fisch., лапчатка серебристая Potentilla argentea L., пижма обыкновенная Tanacetum vulgare L.,

цикорий обыкновенный Cichorium intybus L., васильки луговой Centaurea јасеа L. и шероховатый С. scabiosa L., люцерна серповидная Medicago falcata L., шиповник (Rosa sp.), ежа сборная Dactylis glomerata L., овсяница красная Festuca rubra L., реже чертополох курчавый Carduus crispus L., щавель конский Rumex confertus Willd., полынь горькая Artemisia absinthium L. (рис. 4). Проективное покрытие — до 100%. Изредка и нерегулярно используется для выпаса и под сенокос. Кустолюбка Фривальдского здесь многочисленна — при учете на слух отмечалось от 70 до 100 экз./час. Держится в зарослях различных растений (широколистные злаки, васильки).

Злаково-осоково-разнотравные луга, примыкающие к лесному массиву. Доминируют также длиннокорневищные пыреи, вейник наземный, кострец безостый, а кроме того, осока пушистая Carex hirta L. Встречаются хвощ луговой Equisetum pratense Ehrh., чина луговая Lathyrus pratensis L., подмаренник мягкий Galium mollugo L., земляника зеленая Fragaria viridis (Duch.) Weston, купырь лесной Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm., тимофеевка, репешок обыкновенный Agrimonia eupatoria L., бодяк польский Cirsium polonicum (Petr.) Iljin. В последние годы эти луга сильно нарушены распашкой под лесные культуры. В целом прямокрылые малочисленны, однако кустолюбка Фривальдского встречалась довольно часто - до 30 экз./ч. при учете на слух.

Сильно затененные травянистые ассоциации лесных полян, просек и вырубок. В массе мятлик дубравный Роа nemoralis L. и не определенные виды полевиц Agrostis spp., на более освещенных участках – овсяница красная, другие злаки почти отсутствуют. Изредка встречаются полынь австрийская, ястребинка волосистая, щавель луговой Rumex acetosa L., щавелек обыкновенный, вероника дубравная Veronica chamaedrys L., одуванчик обыкновенный Taraxacum officinale F.H. Wigg., фиалка горная Viola montana L. и трехцветная Viola tricolor L. Имеются противопожарные минеральные полосы, увеличивающие мозаичность травяного покрова и привлекающие светолюбивых саранчовых. Кузнечики, в отличие от саранчовых, отсутствовали совсем.

Пойменные высокотравные сообщества в понижениях. Доминируют различные дерновинные и корневищные злаки и осоки, а также ежевика сизая Rubus caesius L., малина R. idaeus L., крапива двудомная Urtica dioica L., купырь лесной, лопух войлочный Arctium tomentosum Mill., хмель Humulus lupulus L., бутень опьяняющий Chaerophyllum temulum L. Встречаются паслен сладко-горький Solanum dulcamara L., солонечник мохнатый Galatella villosa (L.) Rchb. f., фиалка горная, золотая розга Solidago virgaurea L. Проективное покрытие - 100%, высота травостоя до 1.5 м. Pholidoptera frivaldskyi среди кузнечиков отсутствовал.

Кустолюбка Фривальдского оказалась умеренно эвритопным видом, встречаясь в четырех из шести изученных типов местообитаний. Она отсутствовала в наиболее влажных и была немногочисленна в наиболее сухих биотопах. Вид не обнаруживался в соседних и изолированных стациях за весь период наблюдения,

что говорит о его практической неспособности к миграциям и слабой способности к расселению.

Вместе с кустолюбкой Фривальдского был отмечен ряд видов животных, занесенных в основной список текущего издания Красной книги Тамбовской области [Артаев и др., 2012]. Это прямокрылые Tettigonia caudata (Charpentier, 1842) и Psophus stridulus (Linnaeus, 1758), а также черный эрезус Eresus kollari Rossi, 1846 (Aranei: Eresidae), обыкновенный богомол Mantis religiosa (Linnaeus, 1758) (Mantoptera: Mantidae), перевязанный омофрон Omophron limbatum (Fabricius, 1777) (Coleoptera: Carabidae), парусник мнемозина Parnassius mnemosyne (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: красногрудый муравей-древоточец Papilionidae), Camponotus herculeanus (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Formicidae), живородящая ящерица Zootoca vivipara (Jacquin, 1787) (Reptilia: Lacertidae). Всем этим видам угрожает усиливающаяся в последние годы тенденция облесения приречных и опушечных луговых ценозов.

Экстраполируя данные находок в Тамбовской области, вначале мы были склонны предполагать, что Ph. frivaldskyi может встречаться локально по всей площади реликтового Иловайского лесного массива, расположенного частью на территории Липецкой области, в соответствующих биотопах. Однако при тщательных поисках в бассейне реки Воронеж с использованием биоакустического мониторинга во флористически сходных растительных ассоциациях, населенных большим числом видов прямокрылых, кустолюбка Фривальдского в Липецкой области обнаружена не была. Возможно, причиной такой ситуации является сходство видового состава доминантов в растительных ассоциациях, измененных в недавнем прошлом под воздействием человека, и на нетронутых участках. Это может быть обусловлено также тем, что процесс восстановления травяной экосистемы идет быстрее, чем расселение кустолюбки. Несомненно и влияние микроклиматических особенностей биотопов, не отражающееся на составе флоры.

Итак, по не вполне выясненным причинам ареал этого бескрылого вида является крайне фрагментированным, а кузнечик оказывается сильно уязвимым на фоне активной хозяйственной деятельности в стациях его обитания. С учетом вышеизложенного, мы считаем необходимым создание ООПТ в ландшафтах, вмещающих места обитания кустолюбки Фривальдского.

Кустолюбка Фривальдского в биотопах Пензенской области. Все находки в Пензенской области относятся к бассейну реки Хопёр.

Константиновский участок: злаково-бобоворазнотравная луговая степь по правому коренному берегу реки Хопёр. Местообитание представляет собой степь с доминированием подмаренника настоящего Galium verum L., участием клевера горного Trifolium montanum L. и пырея среднего Elytrigia intermedia (Host) Nevski. Общее проективное покрытие – 60%. Отмечены отдельные кусты ракитника русского Chamaecytisus ruthenicus (Fisch. ex Vorosch.) Klask., хатьма тюрингийская Lavatera thuringiaca L., вероника



Рис. 5. Местообитание кузнечика *Pholidoptera frivaldskyi* (Herman, 1871) на территории Пензенской области. Луговая степь на склоне балки (фото О.А. Полумордвинов).

Fig. 5. Biotope of bush-cricket *Pholidoptera frivaldskyi* (Herman, 1871) in Penza Region, Russia. The meadow steppe on hollow slope (photo by O.A. Polumordvinov).

колосистая Veronica spicata L. Непосредственно вдоль кромки дубравы отмечаются редкие куртины ковыля перистого Stipa pennata L. Находка *Ph. frivaldskyi* была сделана на остепненном склоне луговой степи (рис. 5) и опушке дубравы.

Участок «Островцы», ГПЗ «Приволжская лесостепь»: кустарниково-луговая степь в балке. Здесь в местообитании *Ph. frivaldskyi* доминирует ракитник русский Chamaecytisus ruthenicus (Fisch. ex Vorosch.) Klask., в травяном ярусе – кострец береговой Вготорыз гірагіа (Rehmann) Holub. Общее проективное покрытие – 80%. Отмечается участие бобовых: клевер альпийский Trifolium alpestre L. и горошек узколистный Vicia angustifolia Reichard., из разнотравья доминирует таволга обыкновенная Filipendula vulgaris Moench. и подмаренник настоящий Galium verum L. Единичные находки *Ph. frivaldskyi* были сделаны в конце июня – начале августа, в луговой степи с кустарниковой растительностью.

В Пензенской области вид обитает на правом коренном берегу реки Хопер, где найден на остепненном склоне южной экспозиции на опушке дубравы и на заросшем кустарником склоне луговой балки. Он не обнаруживается на левом пологом берегу и в пойме реки – вероятно, здесь микроклиматические

условия уже не подходят для его обитания. При этом *Ph. frivaldskyi* строго придерживается участков с фрагментарно сохранившейся исконной травянистой растительностью, не заходя на прилегающие территории: в пойму реки, приусадебные участки, сельхозугодия и лесные массивы. Исходя из вышесказанного, можно с уверенностью предположить, что восточная граница распространения изучаемого вида проходит по правому коренному (нагорному) берегу реки Хопёр и в Саратовской области. Также мы не исключаем возможности, что южнее *Ph. frivaldskyi* может быть найден в сходных биотопах несколько восточнее – по одному из левых притоков реки Хопёр, а именно на правобережье реки Медведица.

Численность и населяемые биотопы. Ранее Бей-Биенко [1970] и нами в этой работе были приведены данные по численности *Ph. frivaldskyi* во всех регионах России, где найден вид, за исключением Белгородской и Воронежской областей. Учеты численности во многих случаях производились в разные годы и различными методами, что не всегда позволяет делать сравнения. Однако нами прослеживается тенденция к снижению численности особей в популяциях кустолюбки Фривальдского в направлении с запада на восток ее ареала. В Курской области *Ph. frivaldskyi* отмечен во всех природных биотопах, населенных прямокрылыми, в Тамбовской – в 2/3 от общего их числа, а на территории Пензенской области кустолюбка наблюдалась лишь в двух – злаково-бобово-разнотравном и кустарниковоразнотравном вариантах луговой степи.

Питание, фенология, диапауза. Особенности питания *Ph. frivaldskyi* в природе изучали методом непосредственного наблюдения за пищевой активностью. Для изучения питания в неволе содержали имаго в полевых и лабораторных садках. Пищевые предпочтения в условиях неволи, помимо прямого наблюдения, изучали сравнением площади опробованных и нетронутых фрагментов растений. Для определения длительности овариальной диапаузы получали яйца от зрелых имаго, взятых из природы. При этом предлагали субстрат (почву), выбираемый этим видом в естественных условиях.

По нашим наблюдениям в Тамбовской области, в природе *Ph. frivaldskyi* питается вейником наземным Calamagrostis epigeios (L.) Roth, кострецом безостым Bromopsis inermis (Leyss.) Holub, длиннокорневищными пыреями Elytrigia repens (L.) s. l. и некоторыми другими злаками. При этом в пищу употребляются листья и незрелые соплодия. Судя по тому, что в чистых злаковниках кустолюбка преобладает, можно заключить, что упомянутые выше злаки являются одним из основных компонентов ее рациона. Отмечено также питание листьями василька шероховатого Centaurea scabiosa L. и лугового C. jacea L.

В садке кустолюбка питалась вегетативными частями и соцветиями злаков: ежи сборной Dactylis glomerata L., ежовника обыкновенного Echinochloa crusgalli (L.) Р. Веаиv.; соцветиями бобовых: горошка мышиного (Vicia cracca L.), чины луговой (Lathyrus pratensis L.); соцветиями сложноцветных: васильков Centaurea spp., осотов Sonchus spp., цикория Cichorium intybus L., козлобородников Tragopogon spp. Предлагаемые в пищу насекомые (Orthoptera: Acrididae; Diptera: Tabanidae), в том числе мертвые, поедались крайне неохотно.

Большая часть особей кустолюбки Фривальдского окрыляется в 1-2-й декаде июня, фенологически совпадая с кузнечиком серым Decticus verrucivorus (Linnaeus, 1758), развивающимся примерно в те же сроки. Встречается на стабильном уровне численности почти до конца августа, а в сентябре отмечаются лишь единичные особи. При содержании в лабораторных садках удалось пронаблюдать откладку яиц в почву. При инкубации отложенных яиц в условиях, приближенных к природным (под снегом в условиях Москвы), яйцевая диапауза продолжалась как минимум две зимы. Незначительная часть яиц имела более длительный период покоя, составляющий три и более зимних сезона, что, видимо, зависит от погодных условий. Следовательно, Ph. frivaldskyi по классификации типа овариальной диапаузы, предложенной зарубежными коллегами [Ingrisch, Koehler, 1998], мы можем отнести к видам, обладающим облигатной начальной диапаузой и заключительным ее этапом, регулируемым условиями среды.

Заключение

Таким образом, по нашим данным, северовосточная граница ареала *Pholidoptera frivaldskyi* в европейской части России в настоящее время проходит на уровне 53°00′ с.ш. и 44°00′ в.д. и оказывается очерченной долиной реки Хопёр (Донской бассейн) в пределах Пензенской области. Это подтверждается многочисленными исследованиями фауны прямокрылых в сходных биотопах далее на северовостоке, по рекам Мокша, Сура и Уза (Волжский бассейн) [Полумордвинов, 2014].

Кустолюбка Фривальдского во вновь найденных местообитаниях в Тамбовской и Пензенской областях ведет себя как умеренный лугово-степной мезофил, избегая как влажных высокотравных лугов, так и чрезмерно открытых и засушливых местообитаний. Это согласуется с данными как из других областей Центрального Черноземья, так и из регионов с несколько иными климатическими условиями [Медведев, 1954; Бей-Биенко, 1970; Якушенко и др., 1984; Krištín, 2000; Присный, 2003].

условиях Центрального Черноземья frivaldskyi оказался раннелетним приуроченным к участкам луговых степей и остепненных опушек, не был относительно редким или, наоборот, массовым по сравнению с прочими видами прямокрылых, обитающих в тех же биотопах, и не был склонен к расселению (экспансии в соседние и несвойственные биотопы, локальной миграции) в течение 12-летнего периода наблюдений. Вероятно, скорость его расселения сравнима со скоростью восстановительной сукцессии нарушенных травянистых ценозов. Численность особей в популяциях Ph. frivaldskyi и разнообразие заселенных им биотопов закономерно снижается по направлению с запада на восток. Соответственно, с запада на восток ареала нарастает уязвимость его популяций. По составу поедаемых кормов вид является практически растительноядным (с предпочтением злаков), что характерно лишь для небольшого числа европейских вилов кузнечиковых подсемейства Tettigoniinae [Ingrisch, Koehler, 1998]. По данным Мищенко [1972] из агроценозов, а также нашим наблюдениям в природе, схожие пищевые предпочтения более характерны для европейских представителей рода Platycleis Fieber, 1853, нежели для Pholidoptera Wesmaël, 1838. По характеру диапаузы и выбору субстрата для откладки яиц, напротив, Ph. frivaldskyi обнаруживает сходство с таковыми у большинства видов кузнечиков умеренных широт из разных подсемейств [Ingrisch, Koehler, 1998].

Подытоживая данные о фенологических особенностях вида в исследованных регионах, а также сведения по его пищевому рациону, мы можем с уверенностью сказать, что распространение кустолюбки Фривальдского в европейской части России сегодня определяется главным образом не макроклиматическими, а экологическими факторами и историческими причинами. Кузнечик показывает четкую приуроченность к флористически богатым вариантам луговых степей, почти не затронутых

хозяйственной деятельностью [Присный, 2003, 2005]. Картина нынешнего распространения вида складывается из остатков терморефугиумов климатического оптимума голоцена, на которые накладывается рисунок антропогенного освоения ландшафтов лесостепи. Вопрос о точном времени распространения этого вида на юг Русской равнины в прошлом остается дискуссионным.

Pholidoptera frivaldskyi является индикатором уникальных реликтовых биогеоценозов, которые заслуживают первоочередной охраны не только на региональном, но и на федеральном уровне.

Благодарности

Авторы выражают свою признательность Бенедиктову (кафедра энтомологии биологического факультета МГУ, Москва) критический просмотр рукописи, О.С. Корсуновской (кафедра энтомологии биологического факультета МГУ, Москва) за предоставленные нам сведения о кустолюбке Фривальдского из Курской области, Т.В. Добролюбовой (Государственный природный «Приволжская лесостепь», заповедник Россия) за предоставленные сведения с территории заповедника, С.В. Купцову (Ботанический сад биологического факультета МГУ, Москва) за помощь в определении растений, О.В. Тимоховой (Савиловой) (Москва, Россия) за помощь в полевой работе, В.М. Васюкову (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия) и А.В. Присному (кафедра зоологии и экологии Белгородского государственного университета, Белгород) за консультации по флоре и фауне европейской части РФ в бассейне реки Дон.

Литература

- Артаев О.Н., Ганжа Е.А., Глушков В.В., Гудина А.Н., Емельянов А.В., Захаров Ю.В., Ишин Р.Н., Калинкина Е.В., Лада Г.А., Медведев Д.А., Миронова Т.А., Околелов А.Ю., Ручин А.Б., Самохин Д.М., Соколов А.С., Соколова Л.А., Усов Д.Н. 2012. Красная книга Тамбовской области: Животные. Тамбов: ООО «Издательство Юлис». 352 с.
- Бей-Биенко Г.Я. 1970. Ортоптероидные насекомые (Orthopteroidea) заповедных территорий под Курском как показатели местного ландшафта. Журнал общей биологии. 21(1): 30–46.
- Бенедиктов А.А. 1996. Прямокрылообразные насекомые (Orthopteroidea) Центрально-Черноземного заповедника. Отчет о проделанной работе в Государственном Центрально-Черноземном биосферном заповеднике им. проф. В.В. Алехина. 4—11 сентября 1996 г. 10 с. (Рукопись. Оригинал в Центрально-Черноземном заповеднике.)
- Васюков В.М. 2004. Растения Пензенской области (конспект флоры). Пенза: Изд-во ПГУ. 184 с.
- Воробьёва О.В. 2007. Анализ распределения уязвимых энтомокомплексов по территории Белгородской области. Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. 5(5): 110–115.
- Гроссет Г.Э. 1961. Колебания границ между лесом и степью в голоцене в свете учения о смещении зон. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический.* 66(2): 65–68.
- Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. 1995. Определитель сосудистых растений центра Европейской России. М.: Аргус. 560 с.

- Жантиев Р.Д. 1981. Прикладные проблемы биоакустики насекомых. В кн.: Биоакустика насекомых. М.: Изд-во МГУ: 217–224.
- Крицкая И.Г., Литвинова Н.Ф. 1984. Аннотированный список видов насекомых ортоптероидного комплекса (Orthopteroidea) Центрально-Черноземного заповедника. В кн.: Экологофаунистические исследования Центральной лесостепи Европейской части СССР, сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М.: 17–29.
- Медведев С.И. 1950. Предварительное сообщение об изучении энтомофауны Провальской степи Ворошиловградской области. Труды НИИ Биологии Харьковского университета. Харьков. 14–15: 89–109.
- Медведев С.И. 1954. Особенности распространения некоторых экологических форм насекомых в различных ландшафтно-географических зонах Украины. *Зоологический журнал*. 33(6): 1245—1263
- Медведев С.И. 1957. Опыт эколого-географического районирования Украины на основе изучения энтомофауны. В кн.: Ученые записки Харьковского университета. Т. 89: Труды НИИ биологии и биологического факультета. Т. 27. Харьков: 5–26.
- Мищенко Л.Л. 1972. Отряд Orthoptera Saltatoria прямокрылые (прыгающие прямокрылые). B кн.: Насекомые и клещи вредители сельскохозяйственных культур. Т. 1. Л.: Наука: 16–115.
- Нейштадт М.И. 1957. История лесов и палеогеография в голоцене. М.: Изд-во АН СССР. 404 с.
- Полумордвинов О.А. 2014. Новые и редкие виды прямокрылых (Insecta, Orthoptera) Пензенской области. В кн.: Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. Вып. 11. Саратов: Иза-во СГУ: 78–91.
- Правдин Ф.Н., Гусева В.С., Крицкая И.Г., Черняховский М.Е. 1972. Некоторые принципы и приемы исследования смешанных популяций нестадных саранчовых в разных ландшафтных условиях. В кн.: Фауна и экология животных. М.: Изд-во МГПИ им. В.И. Ленина: 3–16.
- Правдин Ф.Н., Черняховский М.Е. 1971. Закономерности экологического распределения ортоптероидных насекомых (Orthopteroidea) в северо-восточной части Чаткальского хребта. В кн.: Ученые записки МГПИ им. В.И. Ленина. Т. 465. М.: Изд-во МГПИ им. В.И. Ленина: 3—22.
- Присный А.В. 2003. Экстразональные группировки в фауне наземных насекомых юга Среднерусской возвышенности. Белгород: Изд-во БелГУ. 296 с.
- Присный А.В. 2005. Фолидоптера Фривальдского. *В кн.:* Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, грибы, лишайники и животные. Официальное издание. Белгород: Белгородская областная типография: 289.
- Пушкарь Т.И. 2009. К изучению прямокрылых (Orthoptera) отделения Украинского степного природного заповедника «Михайловская целина» (северо-восточная Украина). Вестник зоологии. 22: 66—76.
- Селиванова О.В., Негробов О.П. 2005. Тип Arthropoda, класс Insecta, отряд Orthoptera. *В кн.:* Кадастр беспозвоночных животных Воронежской области. Воронеж: Изд-во ВГУ: 212—220.
- Солянов А.А. 2001. Флора Пензенской области. Пенза: Изд-во ПГПУ. 310 с.
- Шенников А.П. 1964. Введение в геоботанику. А.: Изд-во
 АГУ. 381 с.
- Якушенко Б.М., Грамма В.Н., Захаренко А.В., Гаражин В.Г., Полчанинова Н.Ю., Филатов В.А., Леженина И.П. 1984. К фауне и экологии насекомых и пауков Ямского участка Центрально-Черноземного Государственного заповедника. В кн.: Экологофаунистические исследования Центральной лесостепи Европейской части СССР, сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М.: 54–61.
- Fabriciusová V., Kaňuch P., Krištín A. 2011: Response of Orthoptera assemblages to management of montane grasslands in the Western Carpathians. *Biologia*. 66(6): 1127–1133.
- Heller K.-G., Korsunovskaya O., Ragge D.R., Vedenina V., Willemse F., Zhantiev R.D., Frantsevich L. 1998. Check-List of European Orthoptera. Articulata. 7: 1–61.
- Ingrisch S., Koehler G. 1998. Die Heuschrecken Mitteleuropas. Magdeburg: Westarp Wissenschafrten. 460 p.
- Krištín A. 2000. Zur Verbreitung und Ökologie der bedrohten Arten Arcyptera fusca Pallas 1773 und Pholidoptera frivaldskyi Herman 1871 (Orthoptera, Acrididae, Tettigoniidae) in der Slowakei. Linzer biologische Beiträge. 32(2): 753–761.