ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ В ПАСТБИЩНЫХ ЦЕПЯХ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ ГОРНОГО АЛТАЯ
(на примере саранчовых долины р. Б. Яломан)

Молодцов В.В., Пшеницына Л.Б.

В степных экосистемах Горного Алтая анализировалось распределение наиболее биоценотически важных видов саранчовых и их трофические связи с кормовыми растениями. Выявлены блоки саранчовых и их кормовых растений, которые обеспечивают устойчивость местных степных экосистем.

Устойчивые связи организмов последовательных трофических уровней в экосистемах являются залогом длительного стабильного существования и эффективного функционирования природных биогеосистем [1, 2,]. В качестве таких точек соприкосновения организмов, выполняющих в биогеоценозах разные функциональные роли, нами в течение многих лет в степных регионах Южной Сибири изучаются закономерности трофического взаимодействия блоков насекомых отряда Orthoptera как наиболее активных беспозвоночных-фитофагов и их кормовых растений [3]. Взаимодействие этих блоков можно рассматривать как узловые точки, придающие устойчивость всей системе. Саранчовые как насекомые, способные образовывать популяции с высокой численностью и активно взаимодействующие с растительным компонентом биоценозов, являются важным связующим звеном между пастбищными и детритными цепями сообществ. При этом сообщества видов насекомых, характеризующиеся разными спектрами избираемых кормовых растений, могут сдвигать направление переработки растений и тем самым существенно влиять на почвообразовательный процесс и скорость вовлечения в процессы круговорота тех или иных химических элементов.

РАЙОН И МАТЕРИАЛ ИССЛЕДОВАНИЯ

В нижнем течении (5 км до места впадения в Катунь) реки Большой Яломан был заложен поперечный профиль, охватывающий нижние части примыкающих к долине склонов на обоих берегах реки. Растительность в пределах профиля представлена горностепными формациями. Точки выбирались так, чтобы охватить основные этапы биогеохимической стоковой серии. На правом берегу для исследования были выбраны участки на западном склоне (караганниково-холоднополынно-злаковая степь), восточном склоне (типчаково-разнотравная степь) и в объединяющей сток ложбине между склонами (караганниковая лапчатково-злаковая степь). На левом берегу население и трофика саранчовых изучались в пределах конусов выноса делювия южных склонов (разнотравно-полынная каменистая степь), ложбин между ними (осоково-разнотравная караганниковая степь) и выраженной здесь террасы (змеевково-разнотравная степь). Растительность в пределах полигона исследования подвергается постоянному выпасу, неравномерно распределенному по профилю, и в совокупности оценивается нами как находящаяся на среднем уровне пастбищной дигрессии.

Модельные виды саранчовых и характеристики. В качестве модельных видов саранчовых были выбраны наиболее широко представленные на профиле *Bryodema tuberculatum* (F.) и *Stenobothrus eurasius* Zub.. Широко распространенный полизональный вид Bryodema tuberculatum [4] приурочен к различным вариантам полынной и типчаково-мятликовой степям с щебнистой почвой [5]. Анализ данных по степным котловинам: Убсу-Нурской (Тыва) и Курайской (Горный Алтай) позволяет предположить связь распространения этого вида с шлейфами каменистых осыпей, смыкающихся на верхней части подгорной равнины [6]. Несмотря на относительно невысокую численность (в наших учетах их количество не превышало 17 экз. на 15 мин учета), благодаря крупным размерам и, как следствие, биомассе (среднее значение около 450 мг сухого веса на 1 экземпляр) B.tuberculatum играет заметную роль в пастбищной цепи степных биоценозов. Так, по нашим данным, один экземпляр саранчовых B.tuberculatum за сутки поглощает примерно 170-250 мг фитомассы, а за один летний месяц на 1 га степи популяция насекомых этого вида из пастбищной цепи в подстилку переводит примерно 6 кг активных экскрементов. Степной вид *S. eurasius* также тяготеет к полынно-злаковым ассоциациям, его насекомые существенно мельче и легче (64 мг сухого веса на экз.), однако в исследованных биотопах заметно более обильны (до 160 экз. на 15 мин учета), благодаря чему совокупное участие особей данного вида в пастбищной цепи также представляется значимым.

Сбор материалов проводился по стандартной методике учета на время. Отлов насекомых осуществлялся сачком диаметром 40 см в течении интервала 10-15 минут с последующим пересчетом на 15 мин**.**

Растительный компонент изучаемых сообществ оценивался с помощью классических геоботанических методов. Для каждого вида растений в пределах обитания саранчовых по 5-

балльной шкале определялось обилие и по 10-балльной – встречаемость. По произведению этих характеристик оценивалась ценотическая значимость каждого вида в сложении конкретных фитоценозов. Состав рационов и трофическая избирательность саранчовых изучалась с помощью метода микроскопического исследования содержимого экскрементов питающихся в естественных условиях насекомых [7].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Трофические характеристики модельных видов саранчовых. Модельные виды саранчовых противоположны по типам пищевой специализации. Как было показано нами ранее [8], насекомые вида *B. tuberculatum* относятся к незлаковым полифагам, способным использовать в пищу травянистое разнотравье, листву полукустарников и даже невысоких кустарников, лишь в ограниченном количестве включая в диету злаки. Напротив, представители вида *Stenobothrus eurasius* являются строгими злакоедами. На основе анализа растительных фрагментов в экскрементах мы выявили полный спектр кормовых растений и их долевое участие в составе рационов саранчовых, питавшихся в естественных условиях горных степей изучаемого полигона. Как видно из таблицы, насекомые *B. tuberculatum* в пределах изучавшихся стаций далеко не так полифагичны, как это принято считать. Диета этих саранчовых включает постоянно в среднем 8 кормовых видов, что только в одной точке – в пределах конуса выноса делювия – достигает 50% от видового состава всех растений биотопа, в остальных же стациях составляет от четверти до трети видового разнообразия фитоценозов. При этом значимость включаемых в диету кормовых видов весьма значительно варьирует. В каждой точке основу рациона *B. tuberculatum* составляют всего лишь 1-3 кормовых источника, то есть и относительно полифагов также можно говорить о существовании пищевых предпочтений и трофической избирательности. Непременным компонентом рационов *B. tuberculatum* во всех биотопах оказался ксерофитный полукустарничек полынь холодная (Artemisia frigida), доля фитомассы которого в диетах этих саранчовых колеблется от 12 до 73% вне зависимости от запасов фитомассы этих растений в местообитаниях (рис.1). Дополняют рационы в разных точках лапчатки (Potentilla acaulis, P.multifida), астрагал (Astragalus ionae), тысячелистник (Achillea asiatica). Большинство этих растений экологически сходно - это обильно опушенные ксерофиты, входящие в самый нижний приземный ярус травостоя, часто имеющие распластанную форму роста или формирующие прикорневые розетки. Они представляют местные степные виды из семейств Asteraceae, Fabaceae, Rosaceae, типичные для каменистых горных склонов, обычно разрастающиеся при усилении выпаса. Далеко не всегда они доминируют, но во всех биотопах являются важными элементами ценозов. Трофические связи с ними для саранчовых B.tuberculatum настолько важны, что сохраняются даже при низком обилии или невысокой встречаемости таких растений. В условиях более интенсивного выпаса и складывающихся, в том числе из-за этого более аридных условий на левом берегу р. Б. Яломан трофическая связь насекомых B.tuberculatum с полынью холодной настолько усиливается, что фитомасса этого кормового источника часто значительно превышает половину состава рациона, что, по-видимому, является залогом устойчивости существования и функционирования местных вариантов степей.

Таблица

Процентное участие видов растений исследованных биоценозов в сложении рационов саранчовых

Виды саранчовых	Правый берег			Левый берег		
	западный склон	ложбина	восточный склон	терраса	ложбина шлейфа	конус выноса
Bryodema tuberculatum	40	37,5	-	32,0	26,9	50,0
Stenobothrus eurasius	20,0	16,7	7,1	8,0	-	-

Характер трофических связей злакоядных саранчовых S. eurasius в пределах изучаемого профиля более типичен, и трофические устремления этих насекомых связаны исключительно со злаками. Естественно, в связи с этим долевое участие видов растительных сообществ в их рационах значительно ниже, чем у B. tuberculatum, и ни в одной точке не достигает четвертой части от видового разнообразия (табл.). В рационы включаются все местные виды злаков. Наиболее важную роль в диетах прямокрылых S. eurasius играют невысокие мелкодерновинные ксерофильные растения с узкими свернутыми щетиновидными листьями (Festuca valesiaca, Agropyron cristatum, Cleistogenes squarrosa). Они тяготеют к приземному ярусу, как правило, обильны и равномерно распределены по территории. Дополняют рационы крупнодерновинные ксерофильные злаки (виды из родов Stipa) и крупные жестколистные корневищные виды, встречающиеся на коменистых горных склонах (Leymus secalinus, Calamagrostis pseudophragmites). Стратегии трофического использования злаков чрезвычайно константны, рационы на 100% состоят из злаков и не включают растения других групп ни при изменении обилия изучаемых видов саранчовых (от 7 до 160 экз. на 15 мин. учета), ни при колебаниях суммарной ценотической значимости злаков в биотопах (от 30 до 98 баллов) (рис. 1, 2).

Кормовая база саранчовых. Структура кормовой базы саранчовых в пределах профиля

может быть представлена в виде графа сходств (рис 1, 2), где в качестве точек графа представлены вошедшие в профиль биоценозы, а связи между ними отражают степень сходства по показателю ценотической значимости кормовых растений (на рисунках сила связей отражена толщиной линии). Наиболее связанной частью графа оказались точки на левом берегу р. Б.Яломан, где располагаются осоково-разнотравная караганниковая и змеевково-разнотравная степи со значительно отличающимися значениями проективного покрытия (80 и 25%) и низким коэффициентом общности видового состава растений (27,4% по Съеренсену) в период исследования. На этих участках рационы питания B.tuberculatum характеризуется заметным присутствием Artemisia frigida, в то же время единичные экземпляры *S. eurasius* в качестве кормовой базы используют в основном Cleistogenes squarrosa.

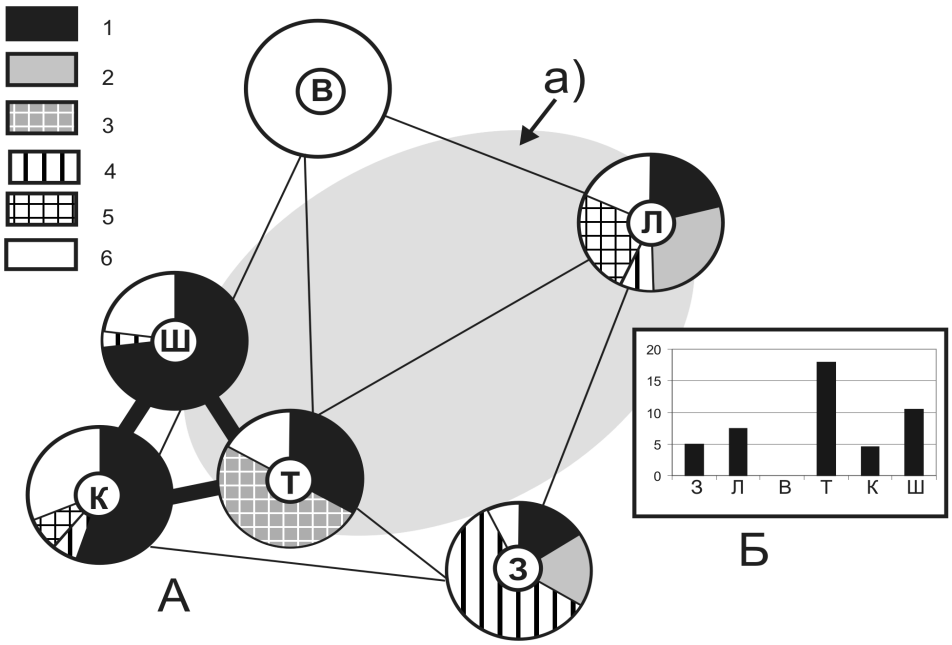

Рис. 1. Структура кормовой базы саранчовых в точках профиля, состав рационов саранчовых вида Bryodema tuberculatum в точках (А) и обилие насекомых этого вида в экз. на 15 мин лова (Б).

Точки профиля. На правом берегу р.Б.Яломан: З – западный склон, В – восточный склон, Л – ложбина между ними. На левом берегу р.Б.Яломан: К – конус выноса делювия на южном склоне, Ш – ложбина на шлейфе южного склона, Т – терраса. Заливкой (а) обозначена область максимального обилия для саранчовых B. tuberculatum. Диаграммы в кружках соответствуют составам рационов B. tuberculatum.

Виды кормовых растений: 1. Artemisia frigida; 2. Potentilla acaulis; 3. P.multifida; 4. Asrtagalus ionae; 5.Achillea asiatica; 6. Прочие виды.

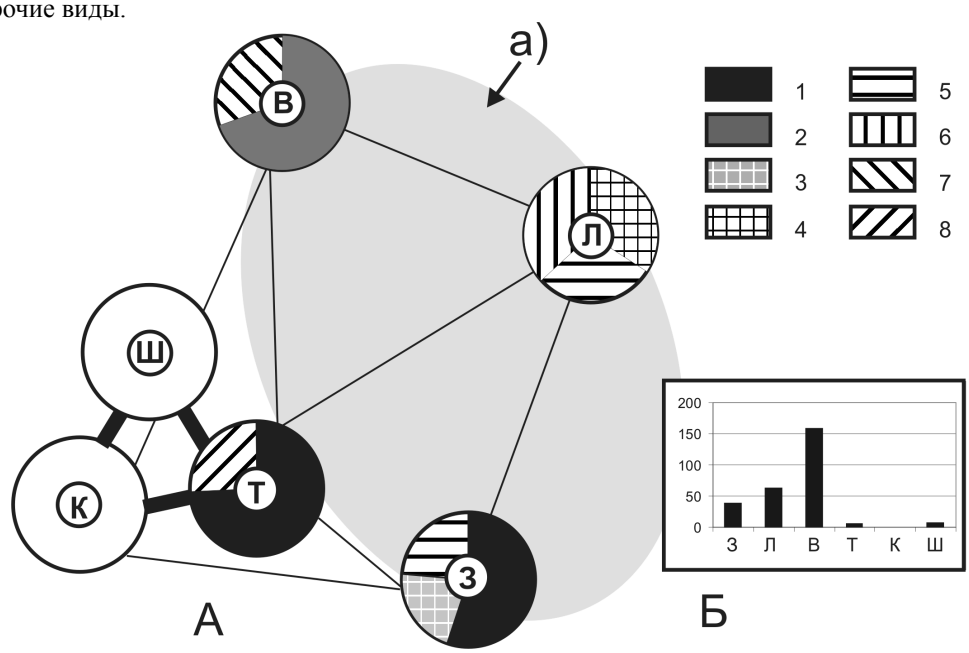

Рис. 2. Структура кормовой базы саранчовых в точках профиля, состав рационов саранчовых вида Stenobothrus eurasius в точках (А) и обилие насекомых этого вида в экз. на 15 мин лова (Б).

Точки профиля. Те же, что на рис. 1. Заливкой (а) обозначена область максимального обилия для саранчовых B. tuberculatum. Диаграммы в кружках соответствуют составам рационов S.eurasius.

Виды кормовых растений: 1. Cleistogenes squarrosa; 2. Festuca valesiaca; 3. Stipa capillata; 4. S.sibirica; 5. Agropyron cristatum; 6. Poa stepposa; 7. Leymus secalinus; 8. Calamagrostis pseudophragmites.

Биоценозы правого берега демонстрируют существенно меньшую связанность в пределах описываемого нами графа, при этом как западный склон и собирающая сток, но при этом как интенсивно прогреваемая ложбина, так и восточный склон, оказываются в большей степени связаны с террасой на левом берегу. Для B.tuberculatum доля полыни холодной Artemisia frigida в рационе существенно снижается за счет увеличения долей лапчатки Potentilla acaulis, а также на западной части склона Astragalus ionae, а в ложбине, кроме того, тысячелистника Achillea asiatica. Наиболее благоприятным биотопом для S.eurasius оказывается восточная часть склона, где основным кормовым растением оказывается типчак Festuca valesiaca.

Итак, распределение областей с высокой плотностью как *B. tuberculatum*, так и *S. eurasius*, соответствует точкам с наибольшей суммарной ценотической значимостью их кормовых растений. Рисунки 1 и 2 показывают, что рассматриваемые модельные саранчовые «контролируют», хотя частично накладывающиеся, но разные территории. Для экосистем в точках на правом берегу р. Яломан наиболее важны трофические связи злакоедов *S. eurasius* с местными злаками, для сообществ левого берега и более влажных пониженных степных участков в ложбинах правого берега в трофических сетях экосистем на первый план выходят разнотравноядные насекомые B.tuberculatum и круг их кормовых растений.

Таким образом, для горносклоновых степей с высоким обилием прямокрылых насекомых видов B. *tuberculatum* и *S.eurasius* наиболее важными звеньями трофических сетей являются пищевые контакты этих прямокрылых с типичными степными ксерофильными видами: с полукустарничком Artemisia frigida, травянистым разнотравьем Potentilla acaulis, P.multifida, Astragalus ionae, а из злаков - с видами *Festuca valesiaca, Cleistogenes squarrosa, Agropyron cristatum, Stipa capillata, S.sibirica*. Именно эти взаимодействующие блоки пастбищных цепей позволяют сохранять устойчивость местным степным экосистемам и дают возможность этим сообществам восстанавливаться при повреждениях.

Работа поддержана грантом РФФИ 07-04-00341.

Литература

1. *Петрусевич К., Гродзиньский В.* Значение растительноядных животных в экосистемах. // Экология, 1973. №6. С.5-17.
2. *Рафес П.М.* Биогеоценологические исследования растительноядных лесных насекомых. М., Наука, 1980. 167 с.
3. *Стебаев И.В., Пшеницына Л.Б., Молодцов В.В.* Пространственная дифференциация трофических связей саранчовых (Acrididae) и включение их в биогеоценотические процессы степей криоаридных районов юга Сибири // Сиб. экол. журн., 2001. № 1. С.9-18.
4. *Сергеев М.Г.* Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск, Наука, 1986. 237 с.
5. *Бережков Р.П.* Саранчовые Западной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1956. 175 с.
6. *Стебаев И.В. Молодцов В.В.* Сравнительная характеристика микроландшафтного распределения геофильных саранчовых триб Sphingonotini и Bryodemini в аридных районах юга Сибири и Казахстана // Энтомологические исследования в Северной Азии: Мат. VII Межрегионал. совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 2006. С. 288-291.
7. *Стебаев И.В., Пшеницына Л.Б.* Возможности изучения трофической специализации саранчовых на основе анализа их экскрементов // Энтомол. обозр., 1984. Т. LXIII, №3. С. 433-446.
8. *Пшеницына Л.Б.* Пищевая избирательность саранчовых в связи с их воздействием на степные фитоценозы. Автореф. канд. дисс., Новосибирск, 1987, 18 с.

TROPHIC LINKS IN THE FEEDING CHAINS OF THE STEPPE ECOSYSTEMS OF THE MOUNTAIN ALTAI (ON THE EXAMPLE OF GRASSHOPPERS IN THE RIVER B. JALOMAN VALLEY)

Molodtsov V.V., Pshenitsyna L.B.

The distribution of the most important species grasshoppers and their trophic links with feeding plants has been analyzed in the steppe ecosystems of the Mountain Altai. Bocks of grasshoppers with their feeding plants which provide stability of the local steppe ecosystems are revealed.