

УДК 595:[574.21+574.24]

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ПРЯМОКРЫЛЫХ (ORTHOPTERA) БЕЛАРУСИ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ИХ АДАПТИВНЫХ ВОЗМОЖНОСТЕЙ И БИОИНДИКАЦИОННЫХ КАЧЕСТВ

Т. П. СЕРГЕЕВА¹⁾, О. В. ЛОЗИНСКАЯ¹⁾, Е. Г. СМЕРНОВА¹⁾

¹⁾Международный государственный экологический институт
им. А. Д. Сахарова, Белорусский государственный университет,
ул. Долгобродская, 23/1, 220070, г. Минск, Беларусь

Анализируются литературные данные о жизненных формах прямокрылых (Orthoptera) и приводятся результаты авторских исследований. Отмечается вклад представителей разных школ в изучение жизненных форм насекомых, в частности, прямокрылых. Подчеркивается, что учение о жизненных формах и об экологических фаунистических комплексах, является важным направлением в экологии. Указывается, что жизненные формы достаточно точно характеризуют особенности условий обитания организмов благодаря экологической пластичности (в том числе эври- и стенотопности), являющейся отражением их адаптационного потенциала. Установлена принадлежность всех обнаруженных для территории Беларуси видов прямокрылых к определенным жизненным формам и изучен их набор, представленный 16-ю группами, входящими в 2 класса: фитофилов и геофилов – по 8 жизненных форм в каждой. Отмечено, что большинство Orthoptera Беларуси относятся к классу фитофилов (34 вида), который включает: злаковых (настоящих), осоково-злаковых, специализированных, травоядных и факультативных хортобионтов, а также тамнобионтов, микротамнобионтов и специализированных тамнобионтов. Класс геофилов значительно уступает по числу входящих в него видов – 19. К нему принадлежат открытые и подпокровные геофилы, герпетобионты, эремобионты, норные, землерои, мирмекофилы и активные фиссуробионты. Отдельного внимания заслуживает редкий на всем ареале его распространения стенобионтный гигрофильный вид – *Chrysochraon dispar* Germ., сочетающий уникальные особенности, затрагивающие экологическую, фенетическую и мофологическую структуру популяций. Показано, что этот вид является индикатором условий среды и обладает широкими адаптивными возможностями, проявляющимися в способности к сдвигу фенологических фаз и смене стадий, – явлению, получившем определение экологического или биологического принципа смены стадий Г. Я. Бей-Биенко. Дана сравнительная характеристика жизненных форм прямокрылых 6 заповедников лесных зон Восточной Европы и Дальнего Востока России, показавшая, что набор их жизненных форм в локальных фаунах практически идентичен. Отличия сводятся к изменению доли тех или иных форм в фаунах конкретных заповедников. Полученные данные об особенностях прямокрылых, выраженных в структурной организации их сообществ и наборе жизненных форм, специфических для разнотипных мест обитания, позволяют считать эту группу насекомых пригодной для биоиндикационной оценки среды и экологического мониторинга.

Ключевые слова: регион; насекомые; прямокрылые; жизненные формы; габитус; адаптации; местообитания; биоиндикаторы.

Благодарность. Исследования поддержаны грантом Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (договор № Б17-143), а также Государственной программой научных исследований «Химические технологии и материалы, природно-ресурсный потенциал». Задание 13/14.

Образец цитирования:

Сергеева ТП, Лозинская ОВ, Смирнова ЕГ. Жизненные формы прямокрылых (Orthoptera) Беларуси как показатель их адаптивных возможностей и биоиндикационных качеств. Журнал Белорусского государственного университета. Экология. 2021;4:36–45.
<https://doi.org/10.46646/2521-683X/2021-4-36-45>

For citation:

Sergeeva TP, Lozinskaya OV, Smirnova EG. Life forms of Orthoptera Belarus as an indicator of their adaptive capabilities and bioindicative qualities. *Journal of the Belarusian State University. Ecology*. 2021;4:36–45. Russian.
<https://doi.org/10.46646/2521-683X/2021-4-36-45>

Авторы:

Татьяна Павловна Сергеева – ведущий научный сотрудник НИС.

Ольга Владиславовна Лозинская – старший преподаватель кафедры общей биологии и генетики.

Елена Геннадьевна Смирнова – старший преподаватель кафедры общей биологии и генетики.

Authors:

Tatyana P. Sergeeva, leading researcher of the research sector.
sergeeva.t57@gmail.com

Olga V. Lozinskaya, senior lecturer at the department of general biology and genetic.
aromia@rambler.ru

Elena G. Smirnova, senior lecturer at the department of general biology and genetic.
e.smirnova@tut.by

LIFE FORMS OF ORTHOPTERA BELARUS AS AN INDICATOR OF THEIR ADAPTIVE CAPABILITIES AND BIOINDICATIVE QUALITIES

T. P. SERGEEVA^a, O. V. LOZINSKAYA^a, E. G. SMIRNOVA^a

^aInternational Sakharov Environmental Institute, Belarusian State University,
23/1 Daïhabrodskaja Street, Minsk 220070, Belarus
Corresponding author: T. P. Sergeeva (sergeeva.t57@gmail.com)

The literature data on the life forms of Orthoptera are analyzed, and the results of own research are presented. The contribution of the representatives of different scientific schools to the study of the life forms of insects, in particular, Orthoptera, is characterized. It is emphasized that the doctrine on life forms, along with the doctrine on ecological faunal complexes, is an important area in ecology. It is noted that life forms characterize sufficiently precise the features of the living conditions of organisms due to ecological plasticity (including eury- and stenotopy), which is a reflection of their adaptive potential. The affiliation of all Orthoptera species found on the territory of Belarus to a certain life form has been established, their set has been studied. Spectrum has been compiled: it is represented by 16 groups belonging to two classes: phytophiles and geophiles (8 life forms in each). It is noted that most Orthoptera of Belarus belong to the class of phytophiles (34), which includes hortobionts: cereal (real), sedge-cereal, specialized, herbivorous and facultative; as well as tamnobionts, microtamnobiontes and specialized tamnobionts. The class of geophiles (19), but it significantly inferior in the number of constituent species. It includes open and subcover geophiles, herpetobionts, burrowing, ground-moving, eremobiontes, myrmecophiles and active fissurobionts. A rare stenobiont hygrophilous species – *Chrysochraon dispar* (Germ.) deserves special attention throughout its distribution area. It combines unique features that influence the ecological, phenetic and morphological structure of populations. The data obtained on the Orthoptera properties, which are manifested in the structural organization of their communities and a set of life forms specific to different habitats, allow us to consider this group of insects usable for environmental bioindicator assessment and ecological monitoring.

Keywords: region; Insecta; Orthoptera; life forms; habitus; adaptations; habitats; bioindicators.

Acknowledgments. This study was supported by the Belarussian Republic Foundation For Fundamental Research (grant B17-143) and Belarussian state scientific research program «Chemical technologies and materials, natural resource potential». Task 13/14.

Введение

Одним из приоритетных направлений экологии является учение о жизненных формах (ЖФ) как более точных индикаторах условий обитания в ландшафте, а также их теоретической и практической значимости, чему и посвящена данная работа. Планомерные исследования прямокрылых (Orthoptera), проведенные на территории Беларуси с 1970-х гг., а также продолжающиеся по настоящее время, позволили всесторонне изучить эту важную в хозяйственном и биоценотическом аспекте группу насекомых.

Целью исследования явилось изучение жизненных форм прямокрылых (Orthoptera) Беларуси в двух подтипах ландшафтов, включающих как заповедные территории (Березинский государственный биосферный заповедник, Национальный парк «Припятский»), отражающие флору и фауну регионов, так и территории, трансформированные в процессе хозяйственного освоения.

Первоочередной задачей было установление жизненных форм прямокрылых, обитающих в разнотипных биотопах, характерных для данного региона, а также выявление особенностей их спектров в идентичных ландшафтах северной и южной частей Беларуси.

Классики энтомологии минувшего века констатировали, что жизненные формы насекомых, в частности, прямокрылых позволяют всесторонне оценить экологические фаунистические комплексы, так как отражают «главнейшие особенности обитания организмов» [1]. А «внешний облик (габитус) животного в сочетании с его биологическими адаптациями» [2], проявляющимися и посредством полового диморфизма [3], играют важную роль в адаптационных стратегиях. Габитуальные различия служат также критерием для выделения у прямокрылых (Orthoptera) жизненных форм, или морфо-адаптационных типов [4].

Значимость жизненных форм различных систематических групп насекомых в экологических исследованиях подчеркивалась представителями разных школ. По мнению И. Х. Шаровой [5], жизненные формы можно использовать для описания экологического распределения, а также установления степени экологической пластичности, являющейся отражением их адаптационного потенциала. Кроме того, она считала, что характер взаимоотношения организма со средой определяет направление эволюционного процесса и сопровождается выработкой разнообразных приспособлений организма к конкретным условиям его существования. Проблему изучения жизненных форм Д. А. Криволуцкий [6] охарактеризовал, как ведущей в современной экологии, а использование анализа жизненных форм – как одну из возможностей решать эволюционные и практические

вопросы. Роль жизненных форм насекомых в качестве критерия при отборе видов-индикаторов для экологического мониторинга показана на примере жужелиц [7]. Кроме того, отмечалось, что жизненная форма как звено биогеохимического круговорота характеризует и биоценологические структуры [8]. Жизненные формы используются также при описании экологического распределения, а степень экологической пластичности (в том числе эври- и стенотопности) является отражением их адаптационного потенциала. Изучить же более полно систему «биотоп – прямокрылые» возможно с помощью жизненных форм, являющихся «результатом действия естественного отбора в определенных условиях среды, выраженного во внешнем облике животного» [9].

Создателем классификации жизненных форм прямокрылых является один из классиков энтомологии – Г. Я. Бей-Биенко, которому принадлежат наиболее важные работы в этой области [10–12]. Вклад в данную проблему внесли также Б. П. Уваров и С. Ю. Стороженко, давший описание жизненных форм прямокрылых (длинноусых и короткоусых) Дальнего Востока, в том числе Хинганского заповедника, а также азиатской части России, и А. В. Горохов, которым были изучены жизненные формы сверчков [4; 13–18].

Г. Я. Бей-Биенко, отмечал, что среди жизненных форм прямокрылых лесной зоны преобладают представители класса фитофилов – хортобионты, обитающие в травостое [12]. Представители же другого класса – открытые геофилы – держатся в лесной зоне песчаных или каменистых участков и в большинстве своем являются реликтами ксеротермических периодов, в течение которых сухолюбивая и теплолюбивая степная фауна оказалась далеко продвинутой на север и в последующем частично здесь сохранилась на наиболее теплых и прогреваемых участках.

Материалы и методы исследования

Исследования проводились в различных районах и областях Беларуси в двух подтипах ландшафтов: подтаежном (смешанно-лесном) и полесском (широколиственно-лесном). Стационарные наблюдения выполнены на территории Березинского биосферного и Припятского ландшафтно-гидрологического (ныне Национальный парк «Припятский») заповедников, биоценозы которых в значительной мере отражают структуру двух крупных лесорастительных подзон севера и юга региона и служат эталонами состояния их растительного и животного мира. Изучали прямокрылых поймы Березины, Припяти, Днепра и их притоков – Западной Двины и Плисссы.

Материалом послужили сборы прямокрылых в экологически различающихся биогеоценозах, расположенных в естественной или техногенно измененной среде: гигрофитных (болота, пойменные луга) и ксерофитных (лесные поляны и опушки, суходольные луга, агроценозы), а также рудеральных биотопах. В результате выполненной работы в подтаежном ландшафте собрано свыше 30 тыс. экземпляров прямокрылых и в полесском ландшафте – более 40 тыс. экземпляров.

Выявление видового состава прямокрылых насекомых проводили стандартными методами по общепринятым методикам. На стационарных площадках, расположенных в биотопах, максимально отражающих структуру конкретной лесорастительной подзоны, проводили сборы прямокрылых методом кошения, используя стандартный энтомологический сачок [19]. Помимо кошений, осуществляли отряхивание кустарников и ручной сбор для кузнечиков и сверчков.

Жизненные формы прямокрылых насекомых устанавливали по системам классификации, разработанным Г. Я. Бей-Биенко, А. В. Гороховым; Ф. Н. Правдиным; С. Ю. Стороженко и Б. П. Уваровым, [2; 4; 9; 12–14; 16–18], основанным на морфо-метрических показателях и различиях габитуса: углу наклона головы, длине и толщине усиков, соотношении между шириной и высотой тела в области заднегруди (индекс Ш/В) – меньше или больше 1; обтекаемости и окраске тела, гигро- и термопреферендуме, а также с учетом морфо-экологических характеристик [20] и степени специализации семейства саранчовых с помощью морфологических структур [21].

Отнесение каждого вида к определенной жизненной форме проводилось на основе его многократных находок в типичных условиях микроландшафта и микростадий в пределах Беларуси (за исключением редких видов).

Результаты исследования и их обсуждение

Планомерные исследования прямокрылых (Orthoptera), проведенные на территории Беларуси с 1970-х гг., а также продолжающиеся по настоящее время, позволили всесторонне изучить эту важную в хозяйственном и биоценологическом аспекте группу насекомых. Все обнаруженные для территории Беларуси виды прямокрылых (53) были проанализированы и ранжированы по жизненным формам соответственно системе Г. Я. Бей-Биенко с позиций представлений Д. А. Криволюцкого о жизненных формах животных и учетом морфо-экологических адаптаций насекомых в сообществах [9; 12; 22]. Основой для составления спектра жизненных форм прямокрылых Беларуси [23] послужила работа Ф. Н. Правдина и др., в которой спектр охарактеризован «набором жизненных форм и числом видов, которым представлена каждая жизненная форма в составе региональной фауны или в экологической группировке соответственно строению их тела, поведению и экологии» [24].

Результаты изучения жизненных форм Беларуси даны в табл. 1.

Жизненные формы прямокрылых Беларуси

Table 1

Life forms of Orthoptera of Belarus

Семейства	Жизненные формы															
	Фитофилы								Геофилы							
	ЗХ	ОЗХ	СХ	ТХ	ФХ	ТБ	МТ	СТ	ОГ	ПГ	ГБ	НР	РГ	ЭБ	ПБ	ФБ
Tettigoniidae	2	1	2		1	2	2	1		1						
Gryllotalpidae												1	1			
Myrmecophilidae												1				
Tetrigidae											5					
Acrididae	15		1	1	6				3	3				1	1	
Gryllidae												1				1
Всего видов	17	1	3	1	7	2	2	2	3	5	5	3	1	1	1	1

Примечание. Условные обозначения жизненных форм (ЖФ): *Класс фитофилы*: ЗХ – злаковые хортобионты; ОЗХ – осоково-злаковые хортобионты; СХ – специализированные хортобионты; ТХ – травоядные хортобионты; ФХ – факультативные хортобионты; ТБ – тамнобионты; МТ – микротамнобионты; СТ – специализированные тамнобионты; *Класс геофилы*: ОГ – открытые геофилы; ПГ – подпокровные геофилы; ГБ – герпетобионты; НР – норные; РГ – роющие геофилы; ЭБ – эремобионты; ПБ – петробионты; ФБ – фиссуробионты.

Как следует из табл. 1, спектр жизненных форм Беларуси представлен 16-ю группами, составляющими 2 класса: фитофилов (34 вида) и геофилов (19 видов), в которые входит по 8 жизненных форм. Различаются эти классы в качественном и количественном отношении, поскольку наборы их ЖФ не одинаковы в таксономическом плане и по числу видов.

Большинство прямокрылых спектра ЖФ относятся к злаковым хортобионтам – 17 видов, два из которых относятся к семейству Tettigoniidae, а 15 к семейству Acrididae. Значительно беднее по числу видов факультативные хортобионты (7): 1 из семейства Tettigoniidae и 6 – из семейства Acrididae; герпетобионты – 5 видов; подпокровные геофилы; специализированные хортобионты и открытые геофилы содержат по 3 вида; микро- и тамнобионты представлены 2-мя; а осоково-злаковые и травоядные хортобионты, специализированные тамнобионты, роющие геофилы, норные, эремобионты, петробионты и фиссуробионты – всего по 1-ому виду.

В класс геофилов входят виды, экологически и морфологически отличающиеся от видов, составляющих класс фитофилов.

К открытым геофилам относятся 3 представителя семейства Acrididae; в группу подпокровных геофилов входят один вид из семейства Tettigoniidae и три – из семейства Acrididae. Все представители герпетобионтов (5 видов) относятся к одному семейству прямокрылых (Tetrigidae) самому древнему из этого отряда. Норные и роющие геофилы представлены семействами Gryllidae, Gryllotalpidae и Myrmecophilidae и включают 2, 1 и 1 вида соответственно. И, наконец, активные фиссуробионты – это всем известный домовый сверчок – *Acheta domesticus* L.

Таким образом, жизненные формы Tettigoniidae, как и Acrididae, довольно разнообразны. Значительно беднее жизненные формы у сверчков: сверчки-геофилы из семейства Gryllidae относятся к активным фиссуробионтам, сверчки-геобионты являются норниками, а сверчок муравьялюб из семейства Myrmecophilidae – типичный представитель жизненной формы симбионтов.

Наши результаты соответствуют полученным Г. Я. Бей-Биенко [12] для прямокрылых лесной зоны, где наибольшего развития достигают обитатели растений (фитофилы), а среди них – обитатели травостоя (хортобионты), на долю которых приходится не менее 50 % этих насекомых, представленных преимущественно Acrididae.

По нашим данным среди прямокрылых-фитофилов Беларуси на долю обитателей травостоя (хортобионтов) приходится почти 54,7 %, а на долю обитателей деревьев и кустарников (тамнобионты) – около 9,4 % прямокрылых Беларуси. В этой группе доминируют Tettigoniidae. В целом фитофилы составляют более 64 % выявленных нами прямокрылых.

К обитателям поверхности почвы (геофилам) относится значительно меньшая часть Orthoptera (около 36 %), среди которых доминируют герпетобионты (9,4 %) и подпокровные геофилы (7,5 %). Доля норных, а также открытых геофилов, обитающих на песчаных, хорошо прогреваемых участках и, по определению Г. Я. Бей-Биенко, являющихся реликтами ксеротермических периодов [12] – одинаковая (по 5,7 %). Остальные жизненные формы представлены по 1-ому виду и составляют небольшую часть в спектре жизненных форм.

В составе прямокрылых Беларуси есть два представителя жизненной формы симбионтов (сверчок-муравьелюб) – *Myrmecophilus acervorum* и домовый сверчок *Achela domesticus*.

Особого внимания заслуживает представитель класса фитофилов, являющийся специализированным хортобионтом, зеленчук непарный – *Chrysochraon dispar* – редкий и малочисленный вид на протяжении всего ареала своего распространения. Встречается локально. Обитает на сырых лугах и болотах.

Следует отметить, что зеленчук непарный сочетает в себе уникальные особенности, которые затрагивают экологическую, фенетическую и морфологическую структуру популяций. Так, ему свойственен половой диморфизм, проявляющийся в отличии морфометрических и других признаков на половом уровне, что продемонстрировано на рис. 1.

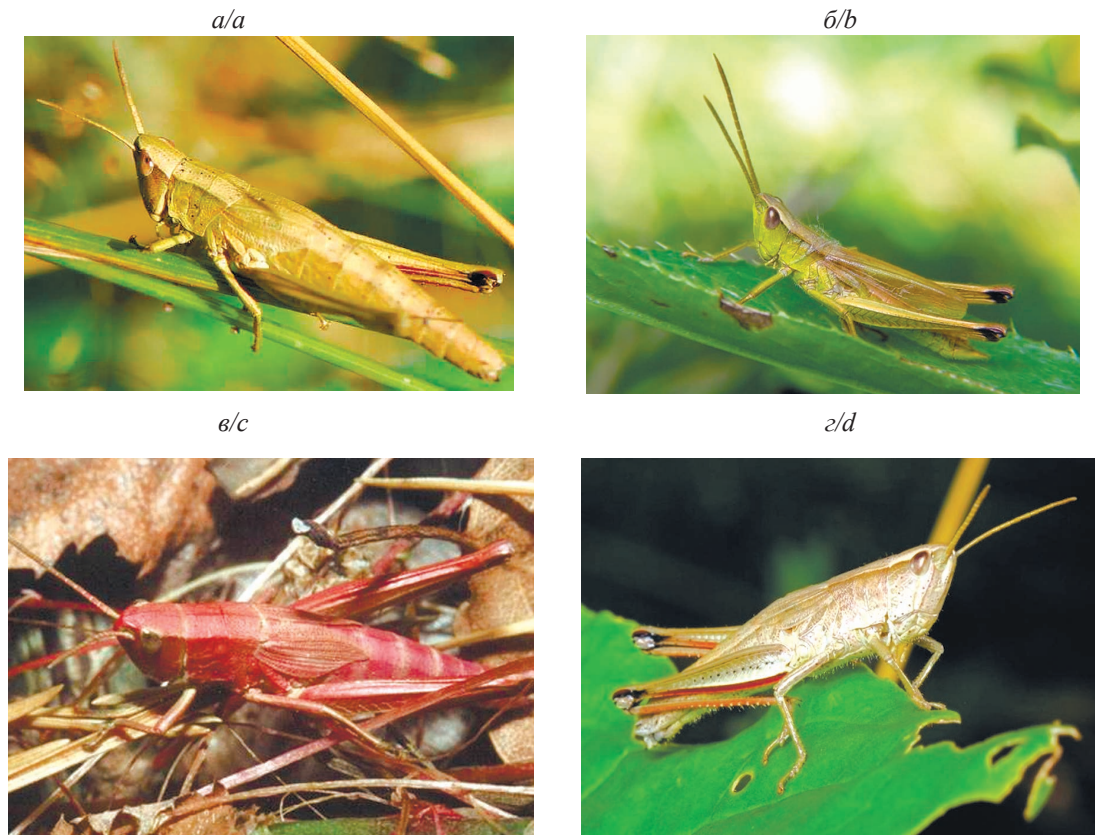


Рис. 1. Половой диморфизм *Chrysochraon dispar* Germ.: самка (а) и самец (б).

Проявление полиморфизма в окраске самок *Chrysochraon dispar* в зависимости от условий среды (а, в, г) [www.freenatureimages.eu]

Fig. 1. Sexual dimorphism of *Chrysochraon dispar* Germ.: female (a) and male (b). Polymorphism in the coloration of *Chrysochraon dispar* females is depending on environmental conditions (a, c, d) [www.freenatureimages.eu]

Как следует из рис. 1, а, самки крупные, их крылья слабо развиты, окрашены в розоватый или металлический серо-бежевый цвет, значительно реже – светло-зеленые (рис. 1, а, в, г), что является проявлением нормы реакции; самцы же значительно мельче самок, окрашены в изумрудно-зеленый цвет и имеют хорошо развитые крылья.

Кроме того, в отличие от большинства саранчовых, длиннокрылых на стадии имаго, половозрелые самки *Chrysochraon dispar* короткокрылы. Однако в редчайших случаях у них отмечается и длиннокрылость. Так, находка длиннокрылой самки (f. macroptera) в мае месяце на разнотравном лугу в абсолютно-заповедной зоне (урочище «Пострежье») свидетельствует о сдвиге фенологических фаз и смене стадий, что отмечено также для Польши [25].

Широта нормы реакции этого вида проявляется также в варьировании окраски тела самок из географически разобщенных популяций, что отражено на рис. 1. Светло-зеленый окрас – у особей самых влажных участков абсолютно-заповедной зоны Березинского биосферного заповедника (урочище «Савский Бор») и гигрофильного луга поймы Днепра (Хороброво, Оршанский р-н), но серебристо-бежевый и сиреневато-розовый – у особей популяций пойменного луга р. Хвощевки (окрестности Толочина), вблизи которого находится ремонтно-тракторная станция, хлебозавод, маслозавод и крахмальный. Приспособительная окраска тела свойственна также и другим видам Orthoptera, одним из которых является конек луговой – *Chorthippus dorsatus* Zett. (рис. 2).



Рис. 2. Конек луговой – *Chorthippus dorsatus* Zett

Fig. 2. Steppe grasshopper – *Chorthippus dorsatus* Zett

Из рис. 2 следует, что особи конька лугового, обитающие в гигрофильных условиях, окрашены в зеленый цвет (рис. 2, а), а в ксерофильных – в бурые (рис. 2, б) тона.

Из наших наблюдений вытекает, что особи географически разобщенных популяций, встречающиеся в сходных экологических условиях (заповедных или приближенных к таковым), имеют зеленую окраску, то есть были идентичны по этому признаку, а у популяций, оказавшихся в условиях антропогенного воздействия, обладают иной окраской.

Подчеркивается, что диапазон варьирования одного из полиморфных признаков (окраски самок) достаточно широк и служит индикатором условий среды – естественной или испытывающей антропогенное влияние.

Таким образом, этот вид, являясь редким по встречаемости, а также индикатором высокой влажности, представляет интерес с точки зрения обладания широкими адаптивными возможностями, проявляющимися также в способности к сдвигу фенологических фаз и смене стадий, явлению, получившем определение экологического или биологического принципа смены стадий Г. Я. Бей-Биенко [26; 27].

Результаты анализа жизненных форм сообществ прямокрылых разнотипных биогеоценозов подтаежного ландшафта, включая естественные и антропогенно измененные, представлены в табл. 2.

Таблица 2

Спектр жизненных форм сообществ прямокрылых подзоны дубово-темнохвойных лесов

Table 2

The spectrum of life forms of Orthoptera communities of the subzone of oak-dark coniferous forests

Биотопы	Фитофилы						Геофилы			
	ЗХ	ОЗХ	ТХ	СХ	ФХ	Т	ОГ	ПГ	ГБ	РГ
Пойменные луга	+	+	+	+	+				+	
Суходольные луга	+				+		+	+	+	
Посевы тимофеевки	+				+				+	
Посевы ежи сборной	+								+	
Поля	+				+				+	+
Сосняки	+				+	+	+	+	+	

Из табл. 2 следует, что большинство прямокрылых подтаежного ландшафта относится к фитофилам, а именно к злаковым и факультативным хортобионтам, заселяющим все исследованные биотопы. Лишь немногие предпочитают осоково-злаковые ассоциации, являются специализированными хортобионтами или тамнобионтами. Меньшая часть приходится на долю геофилов, из которых наиболее распространены герпетобионты, в значительно меньшей степени и в порядке убывания подпокровные, открытые геофилы и землерои. Наиболее разнообразен спектр жизненных форм группировок пойменных и суходольных лугов, а также в сосняках; сужается на полях и посевах кормовых трав.

Все вышеизложенное позволяет судить о том, что каждый из обследованных биотопов отличается своеобразием условий и характеризуется свойственным только ему населением прямокрылых. Выявленные группировки различаются фенологически, отношением к влажности и температуре, что сказывается на их качественной и количественной структуре и обладают характерным набором жизненных форм.

Результаты анализа жизненных форм сообществ прямокрылых разнотипных биогеоценозов полесского ландшафта, включая естественные и антропогенно измененные, представлены в табл. 3.

Таблица 3

Спектр жизненных форм прямокрылых естественных и трансформированных биотопов поймы Припяти

Table 3

The spectrum of life forms of orthoptera in natural and transformed biotopes of the Pripjat floodplain

Биотопы	ЗХ	ОЗХ	ТБ	ФХ	ГБ	ПГ	ОГ	НР
Пойменные луга	+	+	+	+	+	+		
Осушенные луга	+		+	+	+	+	+	+
Выпасы	+		+	+	+	+		
Посевы тимофеевки	+			+	+			
Посевы ежи сборной	+	+			+			

Из табл. 3 следует, что в естественных, а также осушенных и используемых под сельхозугодья биотопах поймы Припяти наблюдается такая же закономерность участия жизненных форм, как и в подтаежном: наибольшее разнообразие характерно для естественных биогеоценозов (пойменные и осушенные луга) и заметно беднее оно на трансформированной территории – посевах кормовых трав.

Анализ ЖФ северной и южной частей Беларуси показал, что их наборы отражают условия среды: в обоих ландшафтах спектр более разнообразен в естественной среде – на влажных и сухих лугах, а также в сосняках и сужается в антропогенно измененной среде. Установлено, что из 16 жизненных форм 14 являются общими для обследованных территорий северной и южной частей Беларуси, и только две из них – специализированные хортобионты (*Chrysochraon dispar*) характерны для севера, а открытые геофилы (*Gomphocerippus rufus*, *Celes variabilis*, *Sphingonotus coeruleans*) – для юга Беларуси.

Все вышеизложенное позволяет судить, что каждый из обследованных биотопов отличается своеобразием условий и характеризуется свойственным только ему населением прямокрылых, различающимся фенологически, гигро- и термопреферендумом, а также набором жизненных форм и наличием видов-индикаторов условий среды.

Население прямокрылых было проанализировано также с точки зрения распределения их жизненных форм по широтным группам ареалов, в соответствии с унифицированной системой широтных ареалов, разработанной М. Г. Сергеевым [28] (табл. 4).

Таблица 4

Распределение жизненных форм прямокрылых Беларуси по широтным группам ареалов

Table 4

Distribution of life forms of Orthoptera in Belarus by latitudinal range groups

Широтная группа ареалов	ЗХ	ОЗХ	СХ	ТХ	ФХ	ТБ	МТ	СТ	ОГ	ПГ	ГБ	НР	РГ	ПБ	ЭБ	ФБ
Лесная	1		1		1						1					
Лесо-лесостепная	6	2		1	2	2	2	1		1	3				1	
Поли-зональная	4				2					1	1		1			1
Южно-лесная			1					1								
Северо-степная	4															
Степная	1				1				1			2				
Южно-степная	1				1				2	2				1		

В табл. 4 представлены данные о распределении жизненных форм прямокрылых Беларуси по широтным группам ареалов. Таким образом, наибольшим разнообразием жизненных форм отличаются прямокрылые лесо-лесостепной и полизональной групп широтных ареалов, затем следуют степная, южно-степная и лесная. Однообразием отличается северо-степная группа, представленная только злаковыми хортобионтами. Спектр жизненных форм каждой группы широтных ареалов отражает экологическую приверженность видов, а в целом – среду их обитания в совокупности с климатическими факторами.

Интерес для изучения энтомофауны, в частности прямокрылых, представляют заповедные территории, особая значимость которых определяется уникальностью их природных комплексов как эталонов

состояния растительного и животного мира. Именно таким является Березинский биосферный заповедник. Многолетние исследования прямокрылых, проведенные на его территории, позволили получить разнообразный материал по этой группе, в том числе и по их жизненным формам. Результаты работы представлены в совместной публикации «Прямокрылые насекомые (Orthoptera) лесных зон Дальнего Востока России и Восточной Европы: сравнение локальных фаун заповедников» [29].

Сравнительная характеристика жизненных форм прямокрылых 6 заповедников лесных зон Восточной Европы и Дальнего Востока России свидетельствует, что набор их жизненных форм как в локальных фаунах заповедников Восточной Европы, так и Дальнего Востока практически идентичен. Отличия сводятся, главным образом, к изменению доли тех или иных форм в фаунах конкретных заповедников.

Так, набор жизненных форм прямокрылых Березинского заповедника представлен 12-ю формами из 15 установленных для всех анализируемых территорий. Отмечено, что доля топически и трофически связанных со злаками прямокрылых (злаковые и специализированные хортобионты) значительно выше в заповедниках Восточной Европы чем в заповедниках Дальнего Востока России. В отдельных случаях – больше, чем вдвое: 54,3 % – Березинский биосферный заповедник и 24,1 % – Дальневосточный морской биосферный заповедник. Доля же прямокрылых в этих заповедниках топически и трофически связанных с деревьями, кустарниками и широколиственными травами больше в заповедниках Дальнего Востока, чем Восточной Европы. И наименьшее ее значение (всего 20 %) характерно для Березинского биосферного заповедника. Доля геофилов в локальных фаунах Дальнего Востока и заповедниках Восточной Европы практически одинаковая. Сходство спектров жизненных форм прямокрылых заповедников Восточной Европы и Дальнего Востока России является примером экологического параллелизма, когда на территориях со сходной ландшафтной структурой формируется иная по видовому составу, но подобная по типу занимаемых ниш фауна [29; 30].

Заключение

Результаты полевых и лабораторных исследований прямокрылых (Orthoptera) Беларуси свидетельствуют, что жизненные формы достаточно точно характеризуют особенности условий обитания организмов благодаря экологической пластичности, являющейся отражением их адаптационного потенциала.

Составлен спектр установленных жизненных форм всех встречающихся на территории Беларуси прямокрылых, состоящий из двух классов: фитофилов и геофилов, включающих 16 жизненных форм (по 8 в каждом). Проанализирован также их набор.

Большинство прямокрылых спектра ЖФ относятся к злаковым хортобионтам – 17 видов. Значительно беднее по числу видов факультативные хортобионты (7) и по степени убывания – герпетобионты и подпокровные геофилы – 5 и 4; специализированные хортобионты и открытые геофилы содержат по 3 вида; микро- и тамнобионты представлены 2-мя; а осоково-злаковые и травоядные хортобионты, специализированные тамнобионты, роющие геофилы, норные, эремобионты, петробионты и фиссуробионты – всего по 1-му виду.

Отмечено преобладание обитателей травостоя (хортобионтов), на долю которых приходится 64 %; в значительно меньшей мере (около 8 %) присутствуют обитатели деревьев и кустарников (тамнобионты). В целом фитофилы (обитатели растений) составляют почти 72 % выявленных нами прямокрылых Беларуси. К обитателям поверхности почвы (геофилам) относится меньшая часть Orthoptera (28 %), среди которых доминируют подпокровные и открытые геофилы (14,3 и 10,7 % соответственно). Показано, что жизненные формы сами по себе и доля каждой в спектре отражают геоботанический характер территории Беларуси, находящейся в пределах лесной зоны.

Анализ ЖФ северной и южной частей Беларуси показал, что их наборы обусловлены условиями среды: в обоих ландшафтах спектр более разнообразен в естественной среде – на влажных и сухих лугах, а также в сосняках и сужается в антропогенно измененной среде. Установлено, что из 16 жизненных форм 14 являются общими для обследованных территорий северной и южной частей Беларуси, и только две из них – специализированные хортобионты – характерны для севера, а открытые геофилы – для юга Беларуси.

Выявлена адаптационная стратегия и высокая степень пластичности отдельных видов, которая показана на примере зеленчука непарного – *Chrysochraon dispar*, что проявляется в варьировании полиморфных признаков в зависимости от условий обитания, а также способности к смене стадий и сдвигу фенологических фаз. Отмечена также его роль в качестве индикатора условий среды.

Приводится сравнительная характеристика жизненных форм прямокрылых 6 заповедников лесных зон Восточной Европы и Дальнего Востока России, показавшая, что набор их жизненных форм в локальных фаунах практически идентичен. Отличия заключаются, главным образом, в изменении доли тех или иных форм в фаунах конкретных заповедников. Показано, что из 15 жизненных форм установленных для всех анализируемых заповедных территорий Восточной Европы и Дальнего Востока, набор Березинского заповедника представлен – 12-ю. Отмечено, что доля представителей класса фитофилов существенно различается в Европейских и Дальневосточных заповедниках: злаковых и специализированных хортобионтов значительно больше в заповедниках Восточной Европы, а тамнобионтов намного ниже. Геофилы

в локальных фаунах Дальнего Востока и заповедниках Восточной Европы представлены практически поровну. Значимость жизненных форм для экологической оценки среды очевидна, так как изменение их соотношения отражает изменения в биотопах под влиянием сукцессионных сдвигов или хозяйственной деятельности человека. Таким образом, выявленные индикаторные качества и адаптационные механизмы прямокрылых, проявляющиеся в жизненных формах, позволяют использовать их в качестве биоиндикаторов для оценки экологического статуса территорий и объектов мониторинга.

Библиографические ссылки

1. Бей-Биенко ГЯ, Мищенко ЛЛ. *Саранчовые фауны СССР*. Москва – Ленинград: Издательство АН СССР; 1951. 668 с.
2. Правдин ФН. Ортоптероидная группировка, ее структура и значение в биоценозе. *Труды Всесоюзного энтомологического общества*. 1974;276:38–67.
3. Стебаев ИВ. Жизненные формы и половой диморфизм саранчовых Тувы и Юго-восточного Алтая. *Зоологический журнал*. 1970;49(3):20–25.
4. Стороженко СЮ. *Длинноусые прямокрылые насекомые (Orthoptera: Ensifera) азиатской части России*. Владивосток: Дальнаука; 2004. 279 с.
5. Шарова ИХ. Жизненные формы и значение конвергенции и параллелизма в их классификации. *Журнал общей биологии*. 1973;34(4):563–571.
6. Кривоуцкий ДА. Современные представления о жизненных формах животных. *Экология*. 1973;3:19–25.
7. Приставко ВП. Жизненные формы насекомых как критерий при отборе видов-индикаторов для экологического мониторинга (на примере жуков – Coleoptera, Carabidae). *Энтомологическое обозрение*. 1984;113(1):52–56.
8. Черняховский МЕ. Морфо-функциональные особенности жизненных форм саранчовых. *Ученые Записки МГПИ им. В. И. Ленина*. Москва: [б. н.]; 1970. с. 47–63.
9. Правдин ФН. *Экологическая география насекомых Средней Азии. Ортоптероиды*. Москва: Наука; 1978. 272 с.
10. Бей-Биенко ГЯ. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчовых (Orthoptera, Acrididae) в Западно-Сибирской и Зайсанской низменности. *Труды по защите растений. Серия энтомология*. 1930;1(1):51–90.
11. Бей-Биенко ГЯ. Прямокрылые – Orthoptera и кожистокрылые – Dermaptera. В: *Животный мир СССР. Зона степей. Том 3*. Москва – Ленинград: [б. и.]; 1950. с. 379–423.
12. Бей-Биенко ГЯ. Прямокрылые – Orthoptera и кожистокрылые – Dermaptera. В: *Животный мир СССР. Лесная зона. Том 4*. Москва – Ленинград: [б. и.]; 1953. с. 527–552.
13. Uvarov VP. Grasshoppers and locust. *Cambridge University Press*. 1977;1:481. London; 1977;2:614.
14. Стороженко СЮ. Жизненные формы кузнечиковых и ложнокузнечиковых (Orthoptera: Tettigonoidea, Gryllacridoidea) Дальнего Востока СССР. *Научные доклады высшей школы. Биологические науки*. 1982;9:40–52.
15. Стороженко СЮ. Надотряд Orthopteroidea – Ортоптероидные. *Насекомые Хинганского заповедника. Часть 1*. Владивосток: Дальнаука; 1992. с. 44–52.
16. Горохов АВ. Жизненные формы сверчков (Orthoptera, Grylloidea) Средней Азии. *Энтомологическое обозрение*. 1979;58(3):506–520.
17. Горохов АВ. Морфологические особенности сверчков родов *Murmecephalus* Berth и *Eremogyllodes* Chop, и систематическое положение трибы *Bothriophylacini* (Orthoptera, Gryllidae). *Энтомологическое обозрение*. 1980;59(12):287–293.
18. Горохов АВ. Сверчковые (Orthoptera, Grylloidea) Дальнего Востока СССР. В: *Систематика и эколого-фаунистический обзор отдельных отрядов насекомых Дальнего Востока*. Владивосток: [б. и.]; 1983. с. 39–47.
19. Фасулати КК. Полевое изучение наземных беспозвоночных. Москва: Высшая школа; 1971. 304 с.
20. Копанева ЛМ, Калинин ОМ, Васильев СН, Калодяжный СФ. Методические подходы к изучению жизненных форм саранчовых на примере п/сем. *Oedipodinae*. *Зоологический журнал*. 1976;55(5):701–714.
21. Казакова ИГ. Морфоадаптации саранчовых (Acrididae) к использованию злаков в качестве субстратов питания, передвижения и яйцекладки. В: *Ландшафтная экология насекомых*. Новосибирск: [б. и.]; 1988. с. 26–34.
22. Кривоуцкий ДА. Современные представления о жизненных формах животных. *Экология*. 1973;3:19–25.
23. Сергеева ТП, Смирнова ЕГ, Лозинская ОВ. Жизненные формы прямокрылых (Orthoptera) Беларуси. В: *Актуальные проблемы экологии: материалы X Международной научно-практической конференции (Гродно, 1–3 октября 2014 г.). Часть 1*. – Гродно: ГрГУ; 2014. с. 132–133.
24. Правдин ФН, Гусева ВС, Крицкая ИГ, Черняховский МЕ. Некоторые принципы и приемы исследования смешанных популяций нестатных саранчовых в разных ландшафтных условиях. *Фауна и экология животных*. 1972;4:3–16.
25. Bednarz S. Orthoptera, Blattodea and Dermaptera of Trzebnicko-Ostrzeszowskie Hills. *Acta Zoology Cracov*. 1988;31(8):363–382.
26. Бей-Биенко ГЯ, Смена стаций наземных организмов как экологический принцип. *Вопросы экологии*. 1962;1:9–12.
27. Бей-Биенко ГЯ. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип. *Журнал общей биологии*. 1966;27(1):5–21.
28. Сергеев МГ. *Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии*. Новосибирск: Наука; 1986. 236 с.
29. Сергеева ТП, Стороженко СЮ. Прямокрылые насекомые (Orthoptera) лесных зон Дальнего Востока России и Восточной Европы: сравнение локальных фаун заповедников. В: *Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Выпуск 26*. Владивосток: [б. н.]; 2015. с. 88–98.
30. Пушкар ТИ, Стороженко СЮ. Короткоусые прямокрылые насекомые (Orthoptera, Caelifera) лесных зон Приамурья в России и равнинной части Украины. *Евразийский энтомологический журнал*. 2013;12(1):11–20.

References

1. Bey-Bienko GYa, Mishchenko LL. *Saranchiovye fauny SSSR. Chast 1* [Locust fauna of the USSR. Part 1]. Moscow – Leningrad: Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR; 1951. 668 p. Russian.
2. Pravdin FN. *Ortopteroïdnaya gruppïrovka, ee struktura i znachenïye v biotsenoze* [Orthopteroid group, its structure and significance in the biocenosis]. *Trudy Vsesoyuznogo entomologicheskogo obshchestva*. 1974;276:38–67. Russian.

3. Stebaev IV. *Zhiznennyye formy i polovoy dimorfizm saranchovykh Tuvy i Yugo-vostochnogo Altaya* [Life forms and sexual dimorphism of locusts from Tuva and Southeastern Altai]. *Zoologicheskyy zhurnal*. 1970;49(3):20–25. Russian.
4. Storozhenko SYu. *Dlinnousyye pryamokrylyye nasekomye (Orthoptera: Ensifera) aziatskoy chasti Rossii*. [Long-necked Orthoptera insects (Orthoptera: Ensifera) of the Asian part of Russia]. Vladivostok: Dal'nauka; 2004. 279 p. Russian.
5. Sharova IH. *Zhiznennyye formy i znachenie konvergentsii i parallelizmov v ikh klassifikatsii*. [Life forms and the meaning of convergence and parallelism in their classification]. *Zhurnal obshchey biologii*. 1973;34(4):563–571. Russian.
6. Krivolutskiy DA. *Sovremennyye predstavleniya o zhiznennykh formakh zhyvotnykh* [Modern ideas about the life forms of animals]. *Ekologiya*. 1973;3:19–25. Russian.
7. Pristavko VP. *Zhiznennyye formy nasekomykh kak kriteriy pri otbore vidov-indikatorov dlya ekologicheskogo monitoringa (na primere zhuzhelits – Coleoptera, Carabidae)* [Life forms of insects as a criterion for the selection of indicator species for ecological monitoring (on the example of ground beetles – Coleoptera, Carabidae)]. *Entomologicheskoe obozreniye*. 1984;113(1):52–56. Russian.
8. Chernyakhovskiy ME. *Morfo-funktional'nyye osobennosti zhiznennykh form saranchovykh* [Morpho-functional features of life forms of locusts]. *Uchenyye Zapiski MGPI im. V. I. Lenina*. Moscow: [publisher unknown]; 1970. p. 47–63. Russian.
9. Pravdin FN. *Ekologicheskaya geografiya nasekomykh Sredney Azii. Ortopteroidy* [Ecological geography of insects in Central Asia]. Orthopteroids. Moscow: Nauka; 1978. 272 p. Russian.
10. Bey-Bienko GYa. *K voprosu o zonal'no-ekologicheskoy raspredelenii saranchovykh (Orthoptera, Acrididae) v Zapadno-Sibirskoy i Zaysanskoy nizmennosti* [On the zonal-ecological distribution of locusts (Orthoptera, Acrididae) in the West Siberian and Zaisan lowlands]. *Trudy po zashch. rast. Seriya entomologiya*. 1930;1(1):51–90. Russian.
11. Bey-Bienko GYa. *Pryamokrylyye – Orthoptera i kozhistokrylyye – Dermaptera* [Orthoptera – Orthoptera and leathery-winged – Dermaptera]. In: *Zhivotnyy mir SSSR. Zona stepy. Tom 3*. Moscow – Leningrad: [publisher unknown]; 1950. p. 379–423. Russian.
12. Bey-Bienko GYa. *Pryamokrylyye – Orthoptera i kozhistokrylyye – Dermaptera* [Orthoptera – Orthoptera and leathery-winged – Dermaptera]. In: *Zhivotnyy mir SSSR. Lesnaya zona. Tom 4*. Moscow – Leningrad: [publisher unknown]; 1953. p. 527–552. Russian.
13. Uvarov BP. Grasshoppers and locust. *Cambridge University Press*. 1977;1:481. London. 1977;2:614.
14. Storozhenko SYu. *Zhiznennyye formy kuznechikovykh i lozhnokuznechikovykh (Orthoptera: Tettigonioidea, Gryllacridoidea) Dal'nego Vostoka SSSR* [Life forms of grasshoppers and pseudohoppers (Orthoptera: Tettigonioidea, Gryllacridoidea) of the Far East of the USSR]. *Nauchnyye doklady vysshey shkoly. Biologicheskkiye nauki*. 1982;9:40–52. Russian.
15. Storozhenko SYu. *Nadotryad Orthopteroidea – Ortopteroidnyye*. [Superorder Orthopteroidea – Orthopteroid]. *Nasekomye Khinganskogo zapovednika. Part 1*. Vladivostok: Dal'nauka; 1992. p. 44–52. Russian.
16. Gorokhov AV. *Zhiznennyye formy sverchkovykh (Orthoptera, Grylloidea) Sredney Azii* [Life forms of crickets (Orthoptera, Grylloidea)]. *Entomologicheskoe obozreniye*. 1979;58(3):506–520. Russian.
17. Gorokhov AV. *Morfologicheskkiye osobennosti sverchkov rodov Myrmecaphilus Berth i Eremogyllodes Chop, i sistemicheskoye polozheniye tribu Bothriophylacini (Orthoptera, Gryllidae)* [Morphological features of crickets of the genera Myrmecaphilus Berth and Eremogyllodes Chop, and the taxonomic position of the tribe Bothriophylacini (Orthoptera, Gryllidae)]. *Entomologicheskoe obozreniye*. 1980;59(12):287–293. Russian.
18. Gorokhov AV. *Sverchkovyye (Orthoptera, Grylloidea) Dal'nego Vostoka SSSR* [Crickets (Orthoptera, Grylloidea) of the Far East of the USSR]. In: *Sistematika i ekologo-faunisticheskiy obzor otdel'nykh otrядov nasekomykh Dal'nego Vostoka*. Vladivostok: [publisher unknown]; 1983. p. 39–47. Russian.
19. Fasulati KK. *Polevoye izucheniye nazemnykh bespozvonochnykh* [Field study of terrestrial invertebrates]. Moscow: Vysshaya shkola; 1971. 304 p. Russian.
20. Kopaneva LM, Kalinin OM, Vasil'yev SN, Kalodyazhnyy SF. *Metodicheskkiye podkhody k izucheniyu zhiznennykh form saranchovykh na primere p/sem. Oedipodinae* [Methodological approaches to the study of life forms of locusts on the example of p/sem. Oedipodinae]. *Zoologicheskyy zhurnal*. 1976;55(5):701–714. Russian.
21. Kazakova IG. *Morfoadaptatsii saranchovykh (Acrididae) k ispol'zovaniyu zlakov v kachestve substratov pitaniya, peredvizheniya i yaytekladki* [Morpho-adaptation of locusts (Acrididae) to the use of cereals as substrates for feeding, locomotion, and oviposition]. V kn.: *Landshaftnaya ekologiya nasekomykh*. Novosibirsk: [publisher unknown]; 1988. p. 26–34. Russian.
22. Krivolutskiy DA. *Sovremennyye predstavleniya o zhiznennykh formakh zhyvotnykh*. *Ekologiya* [Modern ideas about the life forms of animals]. 1973;3:19–25. Russian.
23. Sergeeva TP, Smirnova EG, Lozinskaya OV. *Zhiznennyye formy pryamokrylykh (Orthoptera) Belarusi*. [Life forms of Orthoptera (Orthoptera) of Belarus]. In: *Aktual'nyye problemy ekologiy: materialy X Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii (Grodno, 2014 October 1–3). Part 1*. Grodno: GrGU; 2014. p. 132–133. Russian.
24. Pravdin FN, Guseva BC, Kritskaya IG, Chernyakhovskiy ME. *Nekotoryye printsipy i priyemy issledovaniya smeshannykh populyatsiy nestadnykh saranchovykh v raznykh landshafnykh usloviyakh* [Some principles and techniques for the study of mixed populations of non-gregarious locusts in different landscape conditions]. *Fauna i ekologiya zhyvotnykh*. 1972;4:3–16. Russian.
25. Bednarz S. Orthoptera, Blattodea and Dermaptera of Trzebnicko-Ostrzeszowskie Hills. *Acta Zoology Cracov*. 1988;31(8):363–382.
26. Bey-Bienko GYa. *Smena statsiy nazemnykh organizmov kak ekologicheskyy printsip* [Change of habitats of terrestrial organisms as an ecological principle]. *Environmental issues; Voprosy ekologiy*. 1962;1:9–12. Russian.
27. Bey-Bienko GYa. *Smena mestoobitaniy nazemnykh organizmami kak biologicheskyy printsip* [Change of habitats by terrestrial organisms as a biological principle]. *Journal of General Biology. Zhurnal obshchey biologii*. 1966;27(1):5–21. Russian.
28. Sergeev MG. *Zakonomernosti rasprostraneniya pryamokrylykh nasekomykh Severnoy Azii* [Patterns of distribution of orthoptera insects in North Asia]. Novosibirsk: Nauka; 1986. 236 p. Russian.
29. Sergeeva TP, Storozhenko SYu. *Pryamokrylyye nasekomye (Orthoptera) lesnykh zon Dal'nego Vostoka Rossii i Vostochnoy Evropy: sravneniye lokal'nykh faun zapovednikov* [Orthoptera insects (Orthoptera) of forest zones of the Far East of Russia and Eastern Europe: comparison of local faunas of reserves]. In: *Cheniya pamyati Aleksey Ivanovicha Kurentsova*. Vladivostok: [publisher unknown]; 2015. p. 88–98. Russian.
30. Pushkar NI, Storozhenko SYu. *Korotkousyye pryamokrylyye nasekomye (Orthoptera, Caelifera) lesnykh zon Priamur'ya v Rossii i ravninnoy chasti Ukrainy* [Short-horned orthopterans (Orthoptera, Caelifera) of the forest zones of the Amur Basin in Russia and of the lowlands of Ukraine]. *Yevraziyskiy entomologicheskyy zhurnal*. 2013;12(1):11–20. Russian.