



Check for updates

<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2024-16-3-645-657><https://zoobank.org/References/C9957491-8E3E-4A8E-8D77-9AD488112C8D>

УДК 595.727:574.3+574.9 (1–025.1)

## Кобылка Скалозубова *Celes skalozubovi* Adelung (Orthoptera: Acrididae) как модельный объект эколого-географических исследований

Э. Р. Аллаярова<sup>1</sup>, В. В. Молодцов<sup>1</sup>, К. В. Попова<sup>1</sup>, М. Г. Сергеев<sup>1, 2✉</sup>, С. Ю. Стороженко<sup>3</sup><sup>1</sup>Новосибирский государственный университет, ул. Пирогова, д. 1, 630090, г. Новосибирск, Россия<sup>2</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе, д. 11, 630091, г. Новосибирск, Россия<sup>3</sup>Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, пр-т 100-летия Владивостока, д. 159, 690022, г. Владивосток, Россия

### Сведения об авторах

Аллаярова Элина Равильевна

E-mail: [e.allayarova@g.nsu.ru](mailto:e.allayarova@g.nsu.ru)

Молодцов Владимир Владимирович

E-mail: [vv@fen.nsu.ru](mailto:vv@fen.nsu.ru)

SPIN-код: 4804-8082

Scopus Author ID: 8951911900

ORCID: 0000-0001-9169-9934

Попова Кристина Васильевна

E-mail: [kristin\\_belle@mail.ru](mailto:kristin_belle@mail.ru)

Scopus Author ID: 57221443941

ORCID: 0000-0002-2705-6325

Сергеев Михаил Георгиевич

E-mail: [mgs@fen.nsu.ru](mailto:mgs@fen.nsu.ru)

SPIN-код: 7970-5183

Scopus Author ID: 8428931400

ResearcherID: D-4056-2009

ORCID: 0000-0003-2179-0921

Стороженко Сергей Юрьевич

E-mail: [storozhenko@biosoil.ru](mailto:storozhenko@biosoil.ru)

Scopus Author ID: 36817660700

ORCID: 0000-0001-9269-4043

**Аннотация.** Задача публикации — оценить возможности расселения широко распространенной кобылки Скалозубова сейчас и в будущем (до 2060 г.) в связи с возможным изменением статусов ее популяций. По точкам нахождения охарактеризовано общее распространение *Celes skalozubovi* в Евразии. Выявлены высокие уровни численности вида в степных ландшафтах Алтае-Саянской горной системы и локальный характер его распределения в западносибирско-казахстанской и дальневосточной частях ареала. Эколого-географическое моделирование распространения вида на основе алгоритма максимальной энтропии позволяет выявить разнонаправленные тренды изменений его вероятного распределения в будущем, особенно в середине XXI в., а именно значительное ухудшение условий обитания вида в значительной части ареала и улучшение таковых в Восточной Сибири и в Приохотье.

**Права:** © Авторы (2024). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

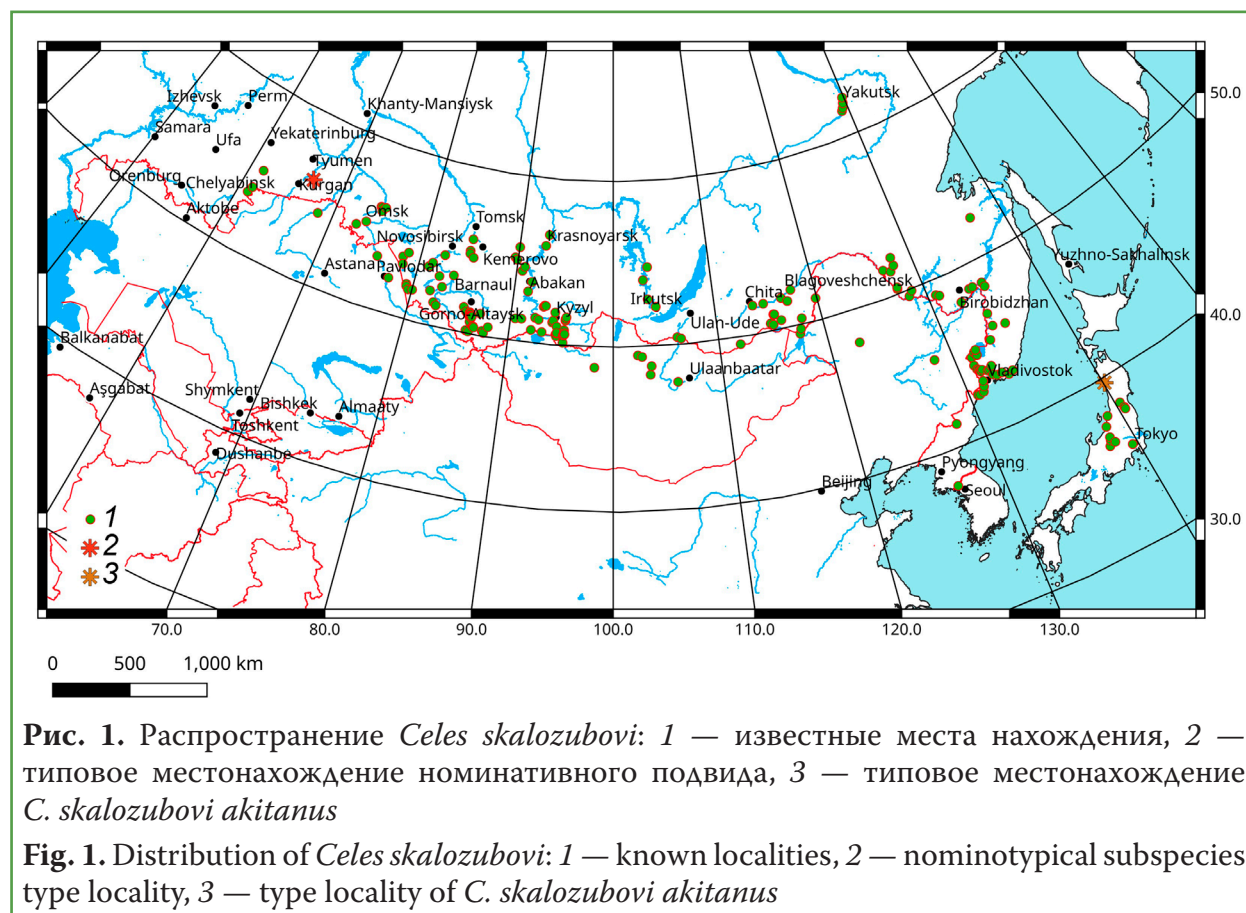
**Ключевые слова:** Orthoptera, саранчовые, кобылка Скалозубова, степь, лесостепь, Азия, моделирование, MaxEnt, распространение, прогноз



южную половину азиатской части России, но заходит на север Казахстана и Монголии, а также на северо-восток Китая (Сергеев 1986). Кобылка также известна с юга Дальнего Востока (Приамурье и Приморье), Корейского полуострова и Японских островов, где представлена восточноазиатским подвидом *Celes skalozubovi akitanus* (Shiraki 1910). В первой половине XX в. вид был обычен в лесостепях и северных степях Западной Сибири (Бережков 1956), однако сейчас, по нашим данным, встречается здесь локально. Вместе с тем вид весьма част, порой многочислен, в степных котловинах Алтае-Саянской горной системы (Sergeev et al. 2020). Есть указания на вред, наносимый кобылкой Скалозубова пастбищам и сенокосам в Забайкалье (Попов 1964; Мищенко 1972). При сохранении тренда глобального потепления вероятны заметные изменения ареала вида и те или иные сдвиги оптимальных для него мест обитания. Задача данной публикации — оценить возможности расселения кобылки Скалозубова сейчас и в будущем.

## Материалы и методы

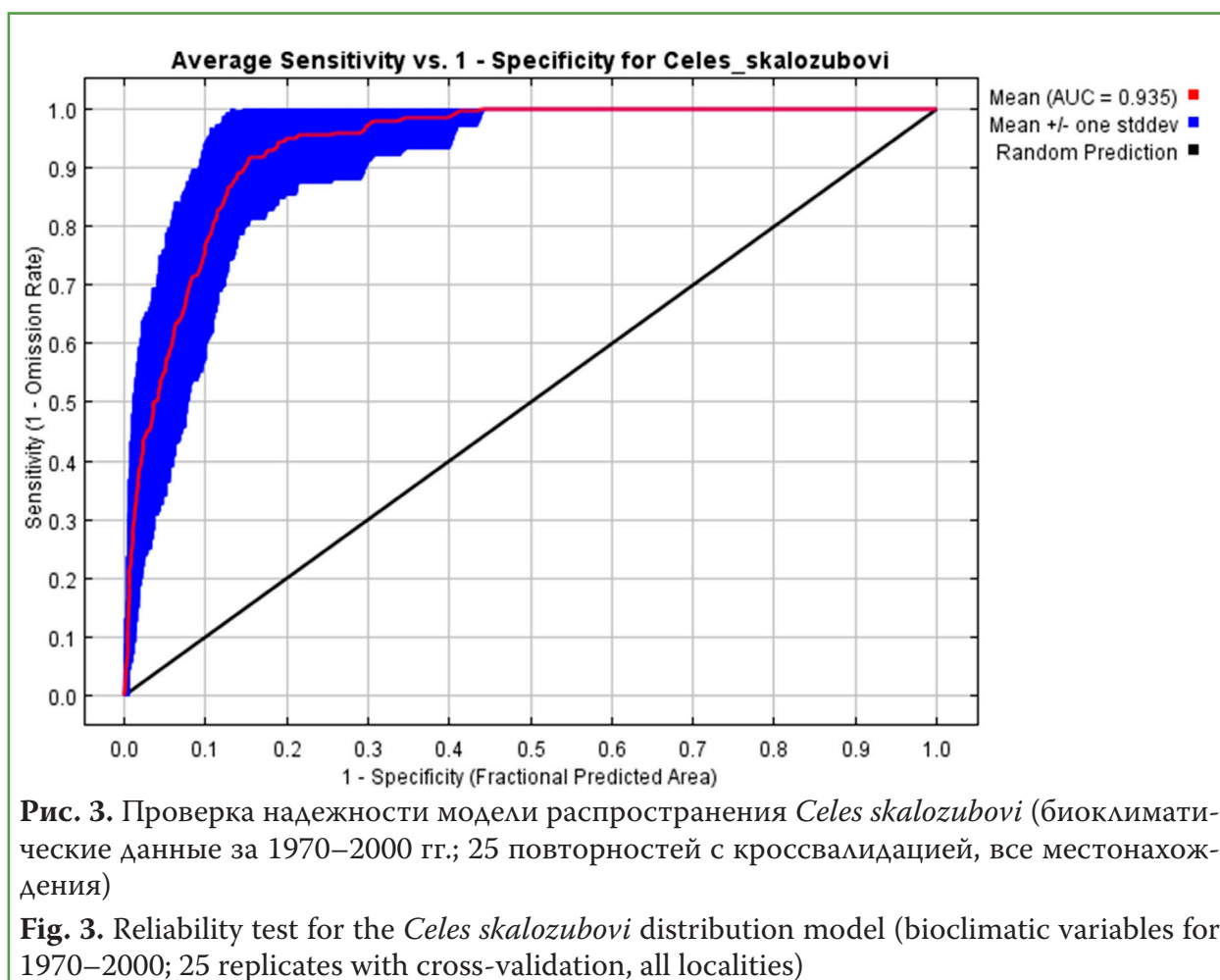
Материалами для работы послужили данные о точках обнаружения *C. skalozubovi*, полученные в 1976–2023 гг. во время экспедиционных исследований авторов, экземпляры из коллекций Новосибирского государственного университета, Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (Владивосток), Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск), Горно-Алтайского государственного университета, а также информация из литературных источников (Аделунг 1906; Shiraki 1910; Умнов 1926; Рубцов 1932; Бережков 1956; Мищенко 1968; Чогсомжав 1972; Inoue 1985; Акулова 2008; Ермакова 2010; Kim, Puskás 2012; Uchida et al. 2016; Dey et al. 2021). Всего выявлено 188 точек, в которых была найдена кобылка Скалозубова. Географические координаты всех точек обнаружения определены либо в по-



**Рис. 1.** Распространение *Celes skalozubovi*: 1 — известные места нахождения, 2 — типовое местонахождение номинативного подвида, 3 — типовое местонахождение *C. skalozubovi akitanus*

**Fig. 1.** Distribution of *Celes skalozubovi*: 1 — known localities, 2 — nominotypical subspecies type locality, 3 — type locality of *C. skalozubovi akitanus*





же найден в ксеротермных местообитаниях Центральной Якутии (Ермакова 2010) (рис. 1). Кроме того, он обитает на севере Казахстана и Монголии, а также на северо-востоке Китая, Корейском полуострове и острове Хонсю. Как правило, вид встречается локально, а численность его невелика и обычно не превышает 20 экз./ч. Стации, в которых вид обитает, разнообразны, но, как правило, характеризуются той или иной степенью ксеротермности. Это сухие участки верхних пойм с разреженной растительностью, злаково-разнотравные степи и сухие луга, горные степи, особенно на южных склонах, и даже сухие дубовые леса на юге Дальнего Востока (Stebaev et al. 1989; Kazakova, Sergeev 1993). Кобылка Скалозубова заселяет также и трансформированные экосистемы: залежи и обочины дорог. Максимальные значения обилия зафиксированы в горных степях Центрального Алтая и юга Тувы (110–378 экз./ч) (Kazakova, Sergeev 1993).

Построенная по всем точкам нахождения и набору биоклиматических пере-

менных для 1970–2000 гг. модель (рис. 2) показывает, что для *Celes skalozubovi* оптимальны территории от Урала до Восточной Сибири, ограниченные с севера зоной тайги, а с юга — полосой сухих степей, а также обширные области на юге Дальнего Востока России, самом северо-востоке Китая и в Японии. За их пределами есть сравнительно небольшие участки, благоприятные для данного вида, в горах Тянь-Шаня, в Северо-Восточном и Восточном Китае, Корею, а также в центре и на юго-западе Якутии. Модель в целом соответствует распределению известных точек нахождения и, кроме того, показывает районы возможного обитания кобылки. Модель хорошо поддержана статистически (AUC = 0.935) (рис. 3).

Анализ показывает, что ведущими факторами, объясняющими распределение вида, являются осадки самого теплого квартала, среднегодовая температура, сезонное варьирование осадков и средняя температура самого влажного

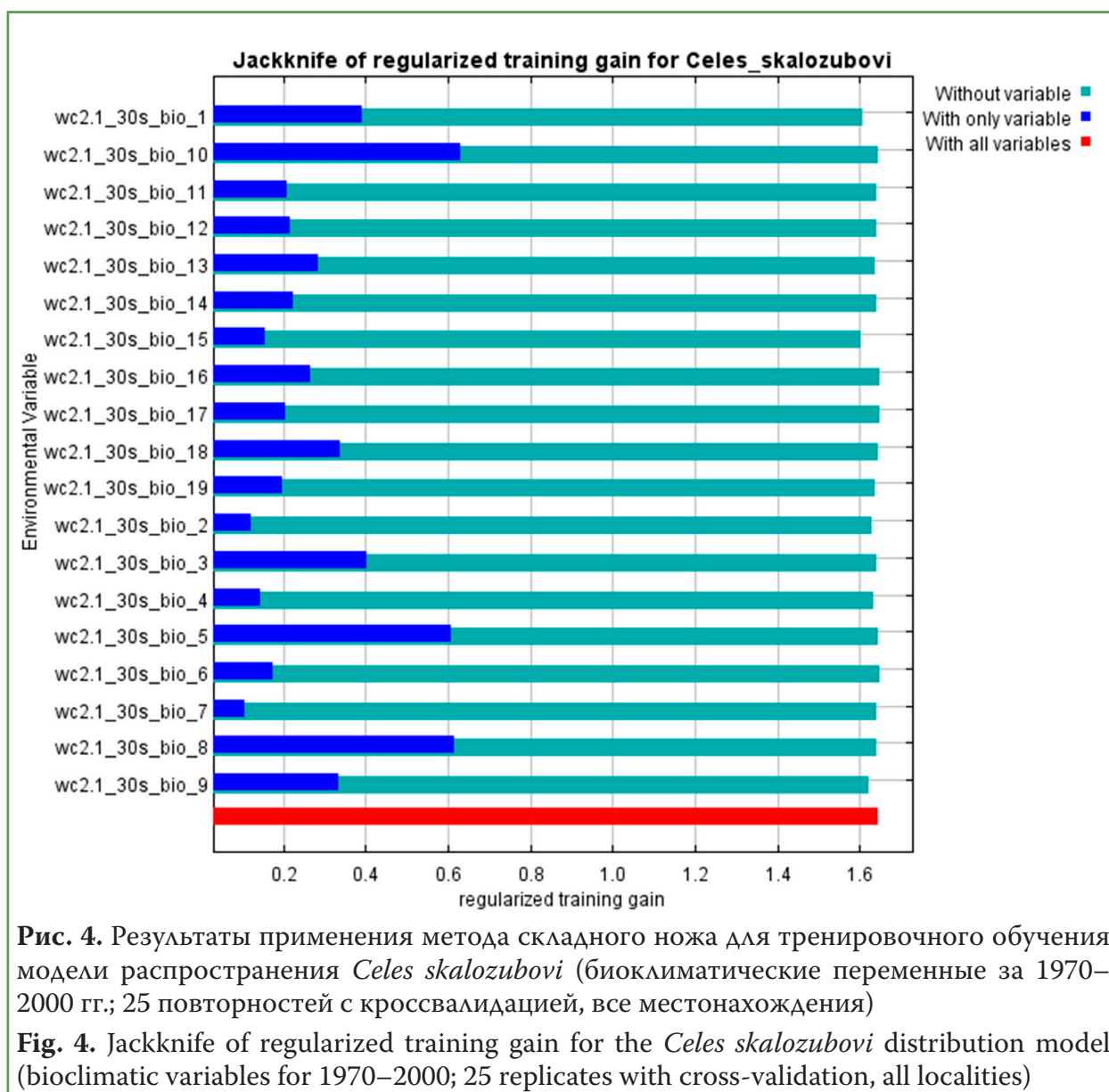
Предсказательный вклад биоклиматических переменных  
**Predictive contributions of bioclimatic variables**

Таблица 1

Table 1

Биоклиматическая переменная	Процентный вклад переменной	Важность перестановки
Bioclimatic variables	Percent contribution	Permutation importance
bio1 — среднегодовая температура	<b>16.1</b>	18
bio2 — средний суточный диапазон температур (помесячно)	2.1	1.3
bio3 — изотермичность	5.5	6
bio4 — сезонное варьирование температуры	5.3	15
bio5 — максимальная температура самого теплого месяца	0.1	0.1
bio6 — минимальная температура самого холодного месяца	0.8	5.5
bio7 — абсолютная амплитуда температур	2.4	0.6
bio8 — средняя температура самого влажного квартала	<b>13</b>	2.9
bio9 — средняя температура самого засушливого квартала	2.8	5.2
bio10 — средняя температура самого теплого квартала	2	4.1
bio11 — средняя температура самого холодного квартала	0.5	3.6
bio12 — годовая сумма осадков	2.5	1.8
bio13 — осадки самого влажного месяца	0.9	3.5
bio14 — осадки самого засушливого месяца	2.2	2.1
bio15 — сезонное варьирование осадков	<b>13.6</b>	9.9
bio16 — осадки самого влажного квартала	0	0
bio17 — осадки самого засушливого квартала	0.4	1.3
bio18 — осадки самого теплого квартала	<b>22.9</b>	10.7
bio19 — осадки самого холодного квартала	7.1	8.4

*Примечание.* Полужирным выделены четыре наиболее значимые переменные.



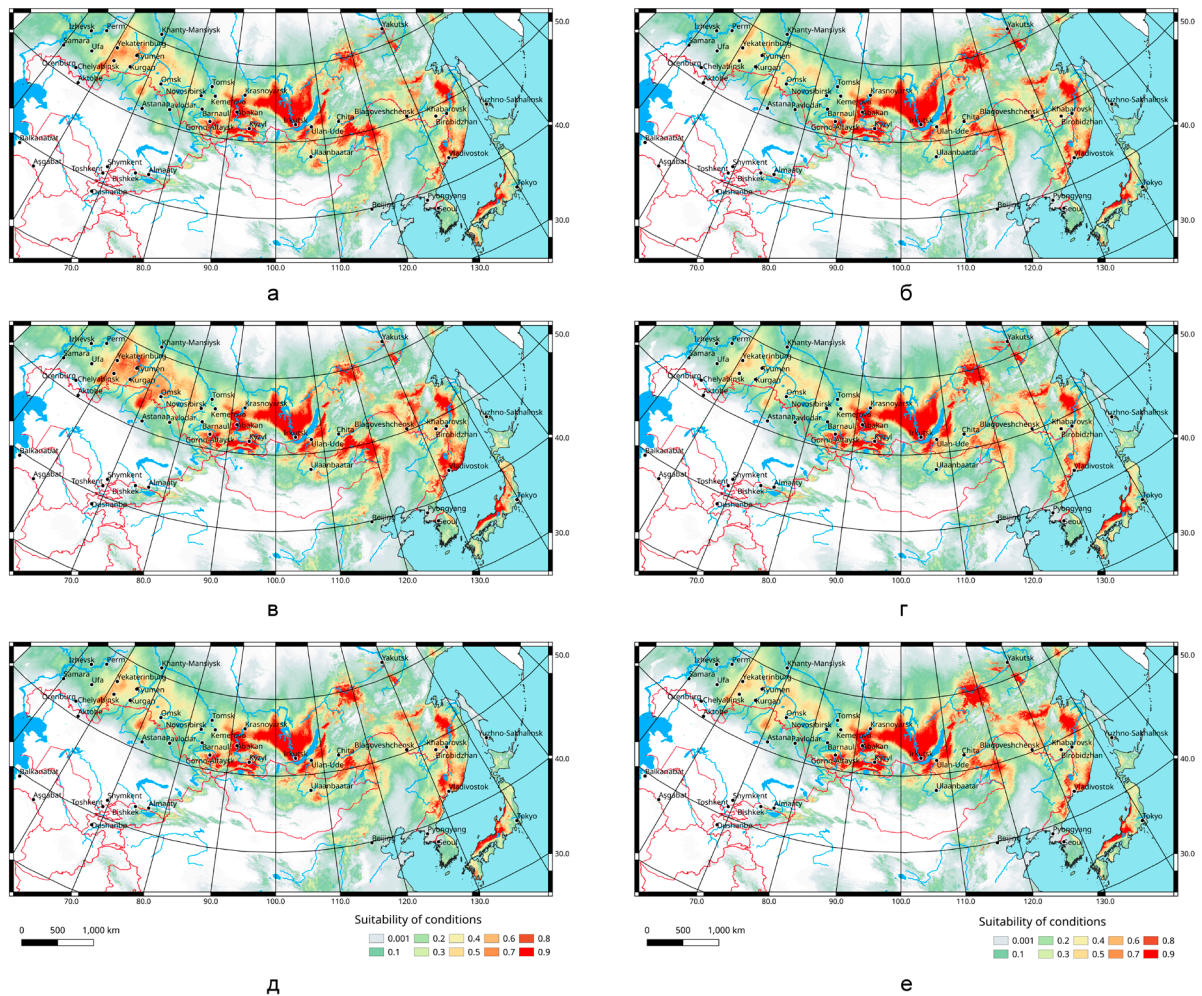
**Рис. 4.** Результаты применения метода складного ножа для тренировочного обучения модели распространения *Celes skalozubovi* (биоклиматические переменные за 1970–2000 гг.; 25 повторностей с кроссвалидацией, все местонахождения)

**Fig. 4.** Jackknife of regularized training gain for the *Celes skalozubovi* distribution model (bioclimatic variables for 1970–2000; 25 replicates with cross-validation, all localities)

квартала (табл. 1). Тест складного ножа дает возможность добавить к ним среднюю температуру самого теплого квартала, максимальную температуру самого теплого месяца и изотермичность (отношение среднего суточного диапазона температур к их абсолютной амплитуде:  $(bio2/bio7) \times 100$  (Fick, Hijmans 2017)) (рис. 4), то есть оказывается, что характер распространения кобылки Скалозубова в значительной степени определяется климатическими особенностями летнего сезона, причем как температурным режимом, так и ритмикой выпадения осадков.

Прогнозные модели, построенные на основе предсказаний незначительного уве-

личения концентрации парниковых газов в атмосфере (сценарий 1–2.6), показывают ухудшение условий для обитания вида на юге Западной Сибири, Дальнего Востока и в северной части Внутренней Монголии (Китай) и улучшение таковых в Прибайкалье (особенно в его северной части) и на юго-западе, и в центре Якутии (рис. 5 а, б). В то же время при умеренном нарастании эмиссии газов в 2021–2040 гг. вероятно сохранение части оптимальных для вида районов на юге Западной Сибири и в Зауралье, но на остальной территории прослеживается ухудшение условий для обитания, то есть выражены те же тренды, что и для предыдущего сценария (рис. 5 в, г). При высоком уровне эмиссии (сценарий 3–7.0) хорошо



**Рис. 5.** Прогнозируемые вероятности распределения подходящих условий для *Celes skalozubovi* (прогнозы биоклиматических переменных за 2021–2040 гг. и 2041–2060 гг. в соответствии с глобальной климатической моделью CNRM-ESM2-1 (Séférian et al. 2019); поточечное среднее для 25 повторностей с кроссвалидацией, все местонахождения): а, в, д — 2021–2040; б, г, е — 2041–2060; а, б — сценарий изменения концентрации парниковых газов в атмосфере 1–2.6, основанный на низких выбросах парниковых газов; в, г — сценарий изменения концентрации парниковых газов в атмосфере 2–4.5, основанный на средних выбросах парниковых газов; д, е — сценарий изменения концентрации парниковых газов в атмосфере 3–7.0, основанный на высоких выбросах парниковых газов (Meinshausen et al. 2020)

**Fig. 5.** Predicted probabilities of suitable conditions for *Celes skalozubovi* (forecasts of bioclimatic variables for 2021–2040 and 2041–2060 according the global climate model CNRM-ESM2-1 (Séférian et al. 2019); point-wise mean for 25 replicates with cross-validation, all localities): а, в, д — 2021–2040; б, г, е — 2041–2060; а, б — 1–2.6 Shared Socioeconomic Pathway based on low greenhouse gas emissions; в, г — 2–4.5 Shared Socioeconomic Pathway based on intermediate greenhouse gas emissions; д, е — 3–7.0 Shared Socioeconomic Pathway based on high greenhouse gas emissions (Meinshausen et al. 2020)

прослеживается возможное ухудшение условий по всему югу азиатской части России (кроме Алтае-Саянской горной системы), а также на севере Казахстана, Монголии и

северо-востоке Китая. Напротив, многие районы современной северо-восточной части ареала вида, возможно, станут для него более благоприятными (рис. 5 д, е).





- Бережков, Р. П. (1956) *Саранчовые Западной Сибири*. Томск: Изд-во Томского университета, 176 с.
- Ермакова, Ю. В. (2010) Новые данные о распространении редких видов прямокрылых (Orthoptera) в Якутии. *Евразийский энтомологический журнал*, т. 9, № 2, с. 185–186.
- Лачининский, А. В., Сергеев, М. Г. (2023) Вредные саранчовые России и сопредельных стран: проблемы мониторинга популяций. *Защита и карантин растений*, № 9, с. 23–31.
- Лачининский, А. В., Сергеев, М. Г., Федотова, А. А. и др. (2023) *Мароккская саранча Dociostaurus tarocspanus (Thunberg, 1815). Морфология, распространение, экология, управление популяциями*. Рим: ФАО, 596 с. <https://doi.org/10.4060/cc7159ru>
- Мищенко, Л. Л. (1968) Ортоптероидные насекомые (Orthopteroidea), собранные энтомологической экспедицией Зоологического института Академии наук в Монгольской Народной Республике в 1967 г. *Энтомологическое обозрение*, т. 47, № 3, с. 482–498.
- Мищенко, Л. Л. (1972) Отряд Orthoptera (Saltatoria) — Прямокрылые (прыгающие прямокрылые). В кн.: О. Л. Крыжановский, Е. М. Данциг (ред.). *Насекомые и клещи — вредители сельскохозяйственных культур. Т. 1. Насекомые с неполным превращением*. Л.: Наука, с. 16–115.
- Попов, Г. А. (1964) О фауне саранчовых (Acridoidea) Юго-Восточного Забайкалья. *Зоологический журнал*, т. 43, № 9, с. 1309–1316.
- Рубцов, И. А. (1932) Местообитания и условия массового размножения саранчовых Приангарья. *Труды по защите растений. Серия 1. Энтомология*, вып. 3, с. 33–130.
- Сергеев, М. Г. (1986) *Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии*. Новосибирск: Наука, 237 с.
- Сергеев, М. Г., Лачининский, А. В. (2007) Вредные саранчовые: мировой обзор. *Защита и карантин растений*, № 11, с. 24–28.
- Умнов, Н. Н. (1926) К фауне саранчовых (Acridodea) Уральской области. *Бюллетень Уральского областного земельного управления*, № 15-16, с. 3–5, 7–16.
- Цыпленков, Е. П. (1970) *Вредные саранчовые насекомые в СССР*. Л.: Колос, 272 с.
- Чогсомжав, Л. (1972) Саранчовые (Acridoidea) и кузнечиковые (Tettigoniodea) Монгольской Народной Республики. *Насекомые Монголии*, вып. 1, с. 151–198.
- Dey, L.-S., Seidel, M., Lkhagvasuren, D., Husemann, M. (2021) From the steppe to the desert: Survey of band-winged grasshoppers from Mongolia (Orthoptera: Acrididae: Oedipodinae) based on material from 50 years of expeditions. *Erforschung Biologischer Ressourcen der Mongolei (Halle/Saale)*, vol. 14, pp. 329–360.
- Fick, S. E., Hijmans, R. J. (2017) WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, vol. 37, no. 12, pp. 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Gause, G. F. (1930) Studies on the ecology of the Orthoptera. *Ecology*, vol. 11, no. 2, pp. 307–325. <https://doi.org/10.2307/1930266>
- Inoue, M. (1985) A taxonomic revision of Japanese Acridoidea (Orthoptera) with special reference to their karyomorphology. *Transactions of the Shikoku Entomological Society*, vol. 17, no. 3, pp. 103–183.
- Kazakova, I. G., Sergeev, M. G. (1993) Regularities of distribution of Orthoptera populations in natural and anthropogenic areas of mountain depressions in Southern Siberia. *Entomological Review*, vol. 72, no. 4, pp. 70–80.
- Kim, T.-W., Puskás, G. (2012) Check-list of North Korean Orthoptera based on the specimens deposited in the Hungarian Natural History Museum. *Zootaxa*, vol. 3202, no. 1, pp. 1–27. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3202.1.1>
- Meinshausen, M., Nicholls, Z. R. J., Lewis, J. et al. (2020) The shared socio-economic pathway (SSP) greenhouse gas concentrations and their extensions to 2500. *Geoscientific Model Development*, vol. 13, no. 8, pp. 3571–3605. <https://doi.org/10.5194/gmd-13-3571-2020>
- Morales, N. S., Fernández, I. C., Baca-González, V. (2017) MaxEnts's parameter configuration and small samples: Are we paying attention to recommendations? A systematic review. *PeerJ*, vol. 5, article e3093. <https://doi.org/10.7717/peerj.3093>
- Phillips, S. J. (2017) A brief tutorial on Maxent. *Lessons in Conservation*, vol. 3, pp. 108–135. [Online]. Available at: [https://www.amnh.org/content/download/141371/2285439/file/LinC3\\_SpeciesDistModeling\\_Ex.pdf](https://www.amnh.org/content/download/141371/2285439/file/LinC3_SpeciesDistModeling_Ex.pdf) (accessed 17.10.2021).
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Schapire, R. E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, vol. 190, no. 3-4, pp. 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Popova, K. V., Baturina, N. S., Molodtsov, V. V. et al. (2022) The handsome cross grasshopper *Oedaleus decorus* (Germar, 1825) (Orthoptera: Acrididae) as a neglected pest in the south-eastern part of West Siberian Plain. *Insects*, vol. 13, no. 1, article 49. <https://doi.org/10.3390/insects13010049>

- Séférian, R., Nabat, P., Michou, M. et al. (2019) Evaluation of CNRM Earth System Model, CNRM-ESM2-1: Role of Earth system processes in present-day and future climate. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, vol. 11, no. 12, pp. 4182–4227. <https://doi.org/10.1029/2019MS001791>
- Sergeev, M. G. (2021) Distribution patterns of grasshoppers and their kin over the Eurasian steppes. *Insects*, vol. 12, no. 1, article 77. <https://doi.org/10.3390/insects12010077>
- Sergeev, M. G., Molodtsov, V. V. (2024) New data on distribution of *Miramiola pusilla* (Miram, 1927) (Orthoptera: Tettigoniidae). *Far Eastern Entomologist*, no. 496, pp. 16–24. <https://doi.org/10.25221/fee.496.4>
- Sergeev, M. G., Storozhenko, S. Yu., Benediktov, A. A. (2020) An annotated check-list of Orthoptera of Tuva and adjacent regions. P. 3. Suborder Caelifera (Acrididae: Gomphocerinae: Gomphocerini: Locustinae). *Far Eastern Entomologist*, no. 402, pp. 1–36. <https://doi.org/10.25221/fee.402.1>
- Shiraki, T. (1910) *Acrididen Japans*. Yokohama: Fukuin Printing, 90 p.
- Stebaev, I. V., Muravjeva, V. M., Sergeev, M. G. (1989) Ecological standards of Orthoptera in herbaceous biotopes in the Far East. *Entomological Review*, vol. 68, no. 2, pp. 1–10.
- Stebaev, I. V., Naplekova, N. N., Volkovincer, V. V. (1968) Epigäische Zoo-Mikrobioten-Komplexe mit Orthopteren und Tenebrioniden im Südöstlichen Altaj-Gebirge und ihre Beziehungen zu bodenbildenden Prozessen. *Pedobiologia*, vol. 8, pp. 345–386.
- Storozhenko, S. Yu., Molodtsov, V. V., Sergeev, M. G. (2023) The mysterious Amurian grig *Paracyphoderris erebeus* Storozhenko, 1980 (Orthoptera: Prophalangopsidae): New data on its distribution, ecology and biology. *Insects*, vol. 14, no. 10, article 789. <https://doi.org/10.3390/insects14100789>
- Uchida, K., Shinohara, T., Takahashi, S. et al. (2016) Rediscovery of *Celes akitanus* (Orthoptera: Acrididae) from semi-natural grasslands of Japan. *Entomological Science*, vol. 19, no. 2, pp. 89–96. <https://doi.org/10.1111/ens.12175>
- Zhang, L., Lecoq, M., Latchininsky, A., Hunter, D. (2019) Locust and grasshopper management. *Annual Review of Entomology*, vol. 64, pp. 15–34. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011118-112500>

## References

- Adelung, N. N. (1906) K poznaniyu fauny pryamokrylykh Tobol'skoj gubernii [To the knowledge of Orthoptera fauna of Tobolsk Province]. In: *Ezhegodnik Tobol'skogo gubernskogo muzeya. Vyp. 15 [Annals of the Tobolsk Province Museum. Iss. 15]*. Tobolsk: Tobolsk Historical and Architectural Museum Reserve Publ., 18 p. (In Russian)
- Akulova, G. A. (2008) *Pryamokrylye nasekomye (Orthoptera) Vostochnogo Zabajkal'ya [Orthoptera of Eastern Transbaikalia]*. PhD dissertation (Biology). Novosibirsk: Institute of Systematics and Ecology of Animals, 122 p. (In Russian)
- Berezhkov, R. P. (1956) *Saranchovye Zapadnoj Sibiri [The grasshoppers of West Siberia]*. Tomsk: Tomsk University Publ., 176 p. (In Russian)
- Chogsomzhav, L. (1972) Saranchovye (Acridoidea) i kuznechikovye (Tettigonioidea) Mongol'skoj Narodnoj Respubliki [Acridoidea and Tettigonioidea of the Mongolian People's Republic]. *Nasekomye Mongolii — Insects of Mongolia*, iss. 1, pp. 151–198. (In Russian)
- Dey, L.-S., Seidel, M., Lkhagvasuren, D., Husemann, M. (2021) From the steppe to the desert: Survey of band-winged grasshoppers from Mongolia (Orthoptera: Acrididae: Oedipodinae) based on material from 50 years of expeditions. *Erforschung Biologischer Ressourcen der Mongolei (Halle/Saale)*, vol. 14, pp. 329–360. (In English)
- Ermakova, Yu. V. (2010) Novye dannye o rasprostraneniі redkikh vidov pryamokrylykh (Orthoptera) v Yakutii [New data on distribution of rare species of Orthoptera in Yakutia]. *Evraziatskij entomologicheskij zhurnal — Euroasian Entomological Journal*, vol. 9, no. 2, pp. 185–186. (In Russian)
- Fick, S. E., Hijmans, R. J. (2017) WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, vol. 37, no. 12, pp. 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086> (In English)
- Gause, G. F. (1930) Studies on the ecology of the Orthoptera. *Ecology*, vol. 11, no. 2, pp. 307–325. <https://doi.org/10.2307/1930266> (In English)
- Inoue, M. (1985) A taxonomic revision of Japanese Acridoidea (Orthoptera) with special reference to their karyomorphology. *Transactions of the Shikoku Entomological Society*, vol. 17, no. 3, pp. 103–183. (In English)
- Kazakova, I. G., Sergeev, M. G. (1993) Regularities of distribution of Orthoptera populations in natural and anthropogenic areas of mountain depressions in Southern Siberia. *Entomological Review*, vol. 72, no. 4, pp. 70–80. (In English)
- Kim, T.-W., Puskás, G. (2012) Check-list of North Korean Orthoptera based on the specimens deposited in the Hungarian Natural History Museum. *Zootaxa*, vol. 3202, no. 1, pp. 1–27. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3202.1.1> (In English)



