

<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

## *Celes skalozubovi* Adelung (Orthoptera: Acrididae) as a model object for ecological and geographic research

E. R. Allayarova<sup>1</sup>, V. V. Molodtsov<sup>1</sup>, K. V. Popova<sup>1</sup>, M. G. Sergeev<sup>1,2✉</sup>, S. Yu. Storozhenko<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Novosibirsk State University, 1 Pirogova Str., 630090, Novosibirsk, Russia

<sup>2</sup>Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., 630091, Novosibirsk, Russia

<sup>3</sup>Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far East Branch of the RAS, 159 100-letiya Vladivostoka Ave., 690022, Vladivostok, Russia

### Authors

Elina R. Allayarova

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

Vladimir V. Molodtsov

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

SPIN: 4804-8082

Scopus Author ID: 8951911900

ORCID: 0000-0001-9169-9934

Kristina V. Popova

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

Scopus Author ID: 57221443941

ORCID: 0000-0002-2705-6325

Michael G. Sergeev

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

SPIN: 7970-5183

Scopus Author ID: 8428931400

ResearcherID: D-4056-2009

ORCID: 0000-0003-2179-0921

Sergei Yu. Storozhenko

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

Scopus Author ID: 36817660700

ORCID: 0000-0001-9269-4043

**Copyright:** © The Authors (2024).  
Published by Herzen State Pedagogical  
University of Russia. Open access under  
CC BY-NC License 4.0.

**Abstract.** The goal of this article is to estimate the opportunities for range shifts of the widely distributed grasshopper *Celes skalozubovi* now and in the future (until 2060) in view of the possible changes of their population statuses. The general distribution of *C. skalozubovi* over Eurasia is assessed by its occurrence points. High levels of species abundance are revealed for the steppe landscapes of the Altai-Sayan Mts. The uneven, sometimes insular, character of its distribution is described for West Siberia, North Kazakhstan, and the Russian Far East. Ecological and geographic modelling based on the MaxEnt algorithm allows to reveal two opposite trends in the possible distribution of the species in the future, especially in the middle of the 21<sup>st</sup> century. In particular, the habitat conditions may significantly worsen for a major part of the species range relative to the modern situation. However, they may improve in East Siberia and the region near the Sea of Okhotsk.

**Keywords:** Orthoptera, Acrididae, *Celes skalozubovi*, steppe, forest-steppe, Asia, modelling, MaxEnt, distribution, forecast

### Введение

Эколого-географические исследования степных экосистем остро необходимы для решения одной из глобальных проблем современности — сохранение и использование биологического разнообразия как основы устойчивости биосферы. На сегодняшний день большую часть степных экосистем занимают сельскохозяйственные земли: пастбища, пашни, залежи и сенокосы. На этих территориях формируются специфические экосистемы и видовые комплексы.

Одним из важнейших их компонентов являются насекомые надсемейства саранчовых (Acridoidea). Представители этого таксона встречаются в широком спектре местообитаний от луговых степей до зале-

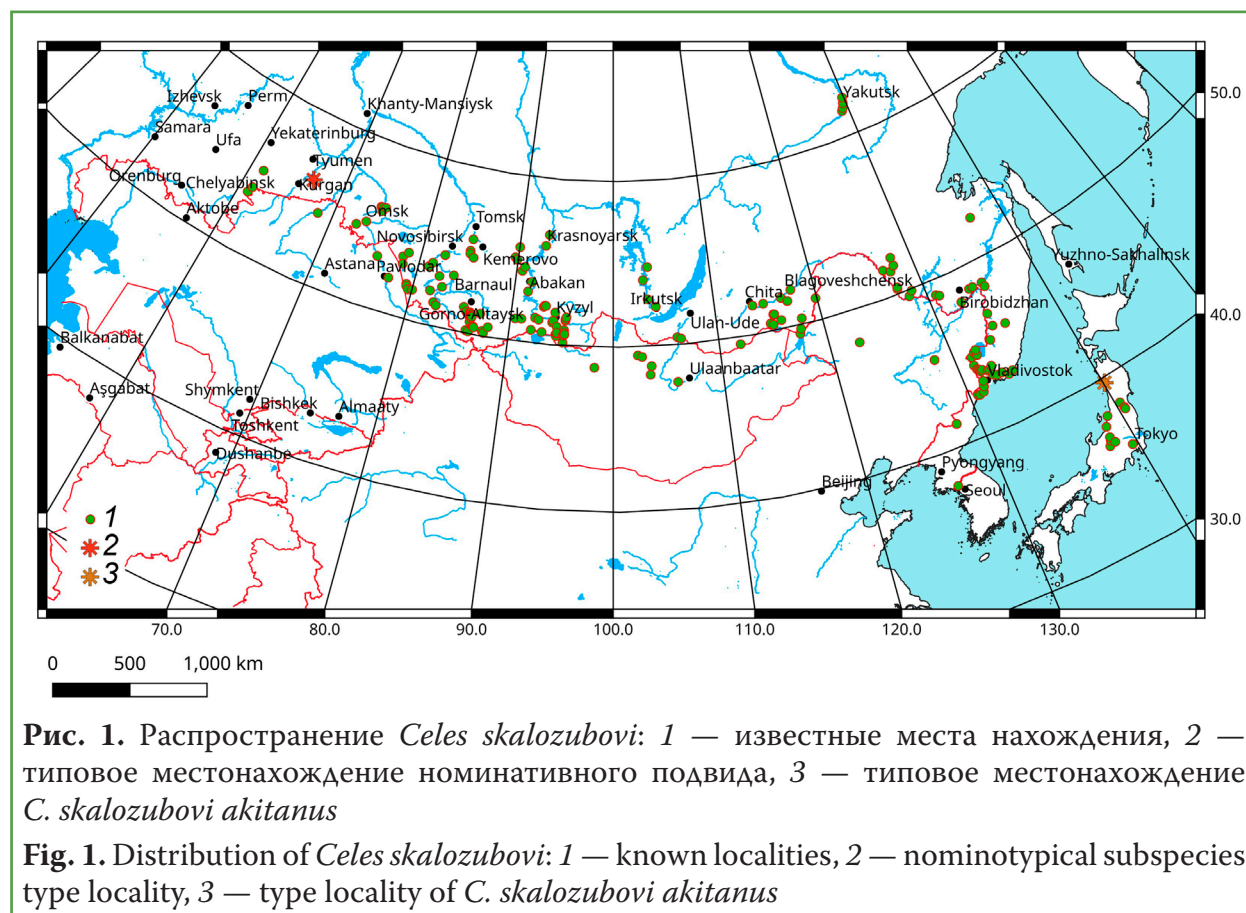
жей и пустырей. Являясь фитофагами, саранчовые влияют на динамику фитомассы (Stebaev et al. 1968) и служат основным пищевым ресурсом для ряда животных (Лачининский и др. 2023). От численности саранчовых напрямую зависит устойчивость и развитие экосистем. Во время массовых размножений некоторые виды могут наносить ущерб сельскому хозяйству (Цыпленков 1970; Сергеев, Лачининский 2007; Zhang et al. 2019). Поэтому необходимы наблюдения за населением саранчовых и обоснование прогнозов пространственно-временного распределения их популяций (Лачининский, Сергеев 2023).

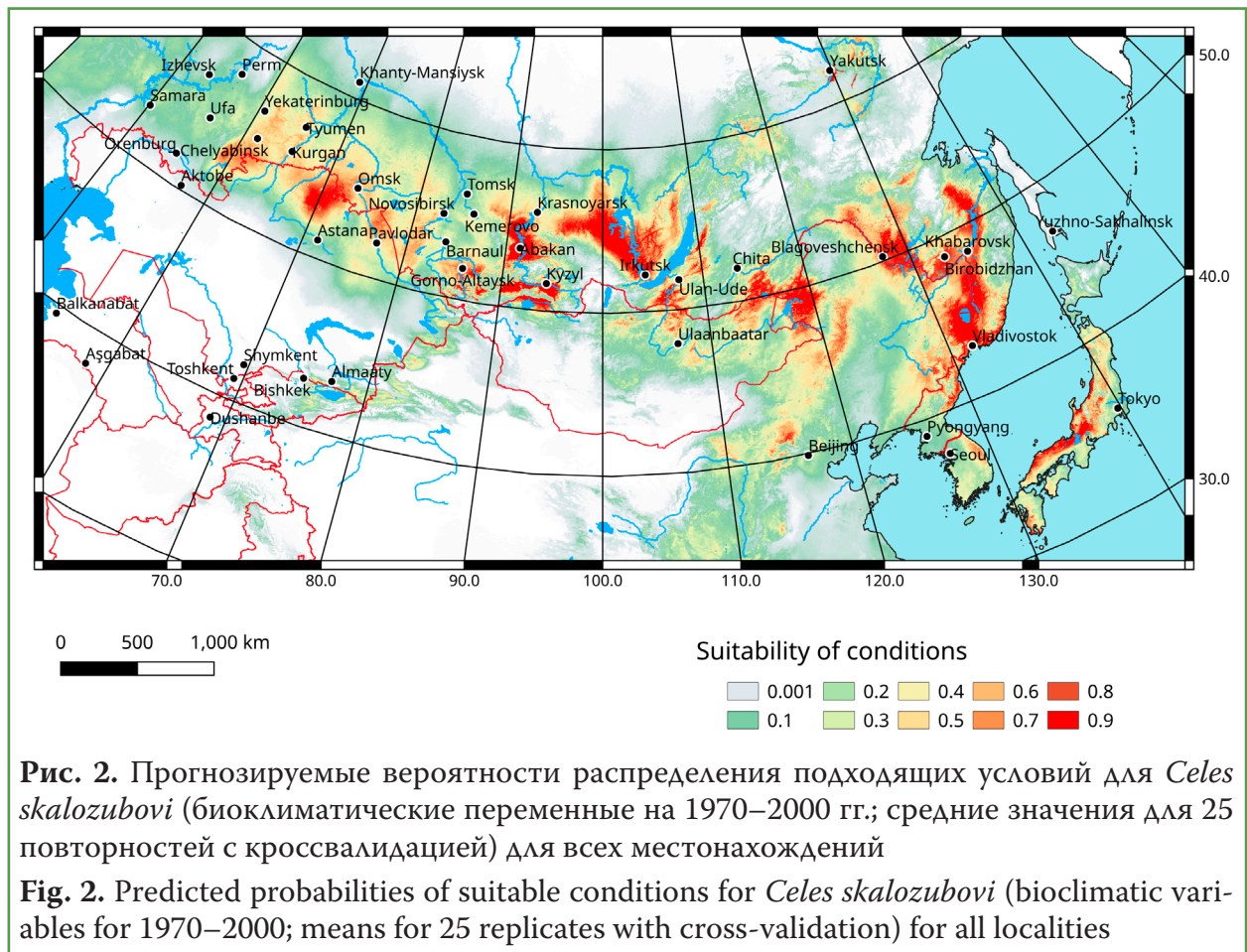
Кобылка Скалозубова (*Celes skalozubovi* Adelung, 1906) описана из окрестностей п. Кизак на юге современной Тюменской области. Ареал вида охватывает в основном

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. 2.** Прогнозируемые вероятности распределения подходящих условий для *Celes skalozubovi* (биоклиматические переменные на 1970–2000 гг.; средние значения для 25 повторностей с кроссвалидацией) для всех местонахождений

**Fig. 2.** Predicted probabilities of suitable conditions for *Celes skalozubovi* (bioclimatic variables for 1970–2000; means for 25 replicates with cross-validation) for all localities

левых условиях с помощью портативных навигаторов, либо с помощью пакетов Google Earth Pro 7.3.3 и ArcGIS Explorer с последующей проверкой и переводом в десятичную форму. Базовая карта выполнена в равноугольной конической проекции Ламберта, а производные карты созданы с помощью пакета QGIS 3.18.3.

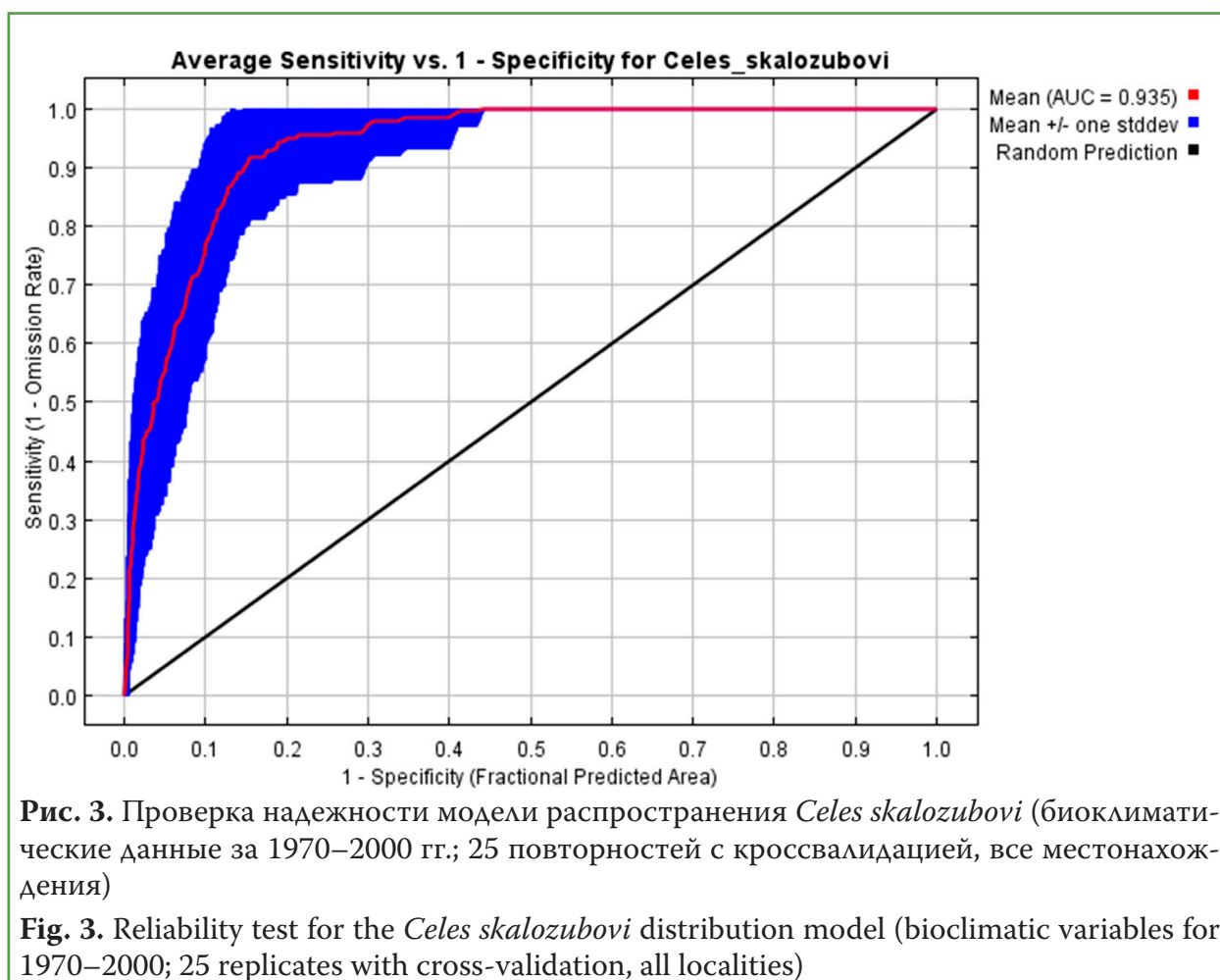
Обилие вида в основных местообитаниях каждого района исследований оценивалось по результатам количественных учетов на время стандартным энтомологическим сачком в определенный промежуток времени с пересчетом на 1 ч (Gause 1930; Сергеев 1986; Sergeev 2021) в основных местообитаниях каждого района исследований.

Модели распространения кобылки Скалозубова в современную эпоху и в периоды 2021–2040 и 2041–2060 гг. генерировались на основе подхода максимальной энтропии (пакет MaxEnt 3.4.4) (Phillips et al. 2006; Morales et al. 2017; Phillips 2017) и наборов из 19 так называемых стандартных биоклиматических переменных с разрешением 30

угловых секунд (Fick, Hijmans 2017). Реализация данного алгоритма характеризуется высоким уровнем стандартизации, возможностью подбора пользовательских настроек и дружелюбным интерфейсом. Модели генерировались с кросс-валидацией (25 повторностей) и оценивались с помощью теста на надежность (по площади под кривой отклика — AUC). Значимость отдельных переменных определялась по учтенной дисперсии и с помощью теста складного ножа. Для периодов 2021–2040 и 2041–2060 гг. использовались прогнозные климатические оценки, рассчитанные по модели CNRM-ESM2-1 (Séférian et al. 2019) и нескольким сценариям изменения концентрации парниковых газов в атмосфере (1–2.6, 2–4.5, 3–7.0) (Meinshausen et al. 2020).

### Результаты и обсуждение

Кобылка Скалозубова широко распространена в лесостепных и степных регионах азиатской части России — от юга Зауралья до юга Хабаровского края и Приморья. Вид так-



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

Таблица 1

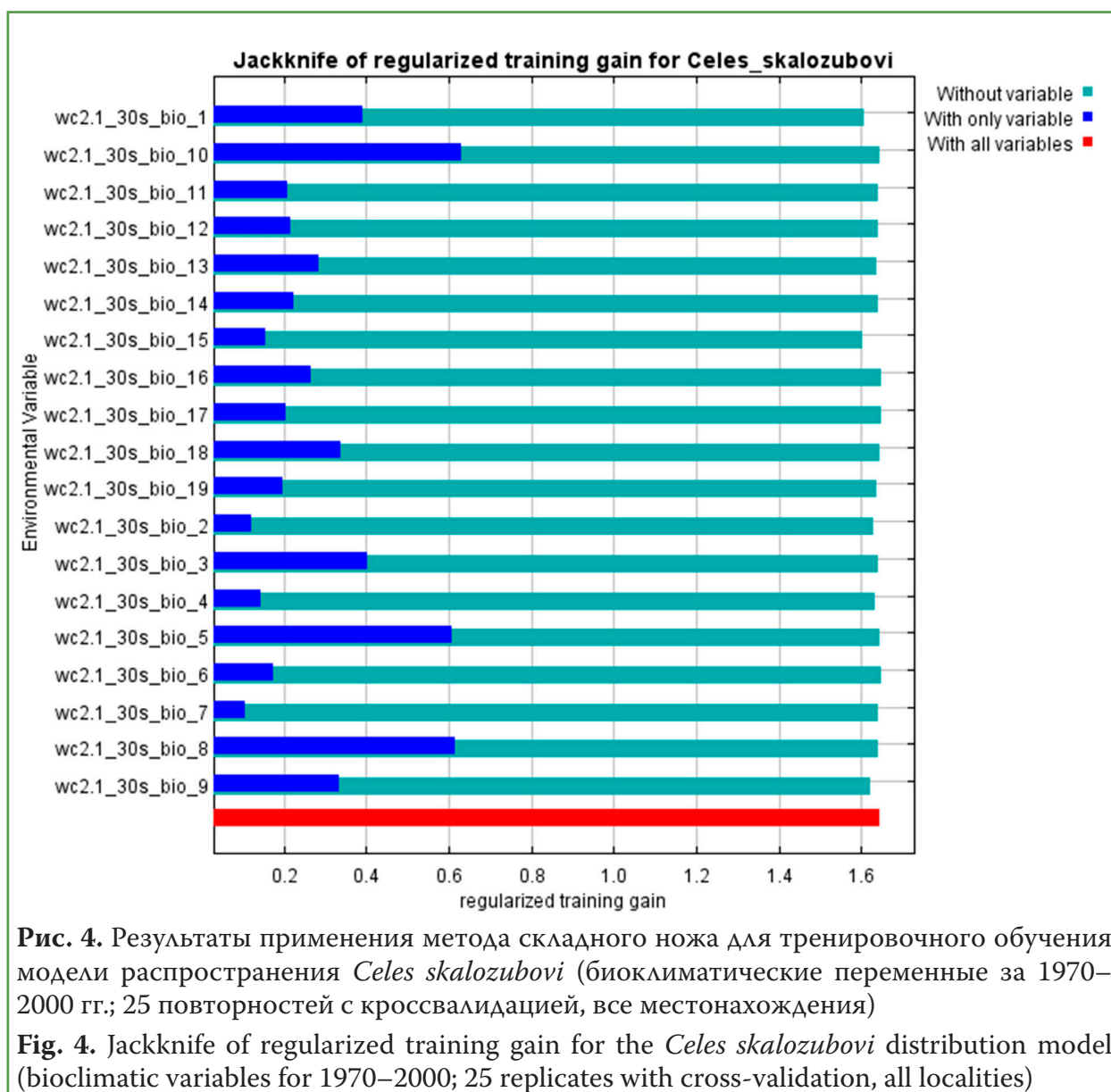
**Предсказательный вклад биоклиматических переменных**

Table 1

**Predictive contributions of bioclimatic variables**

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.



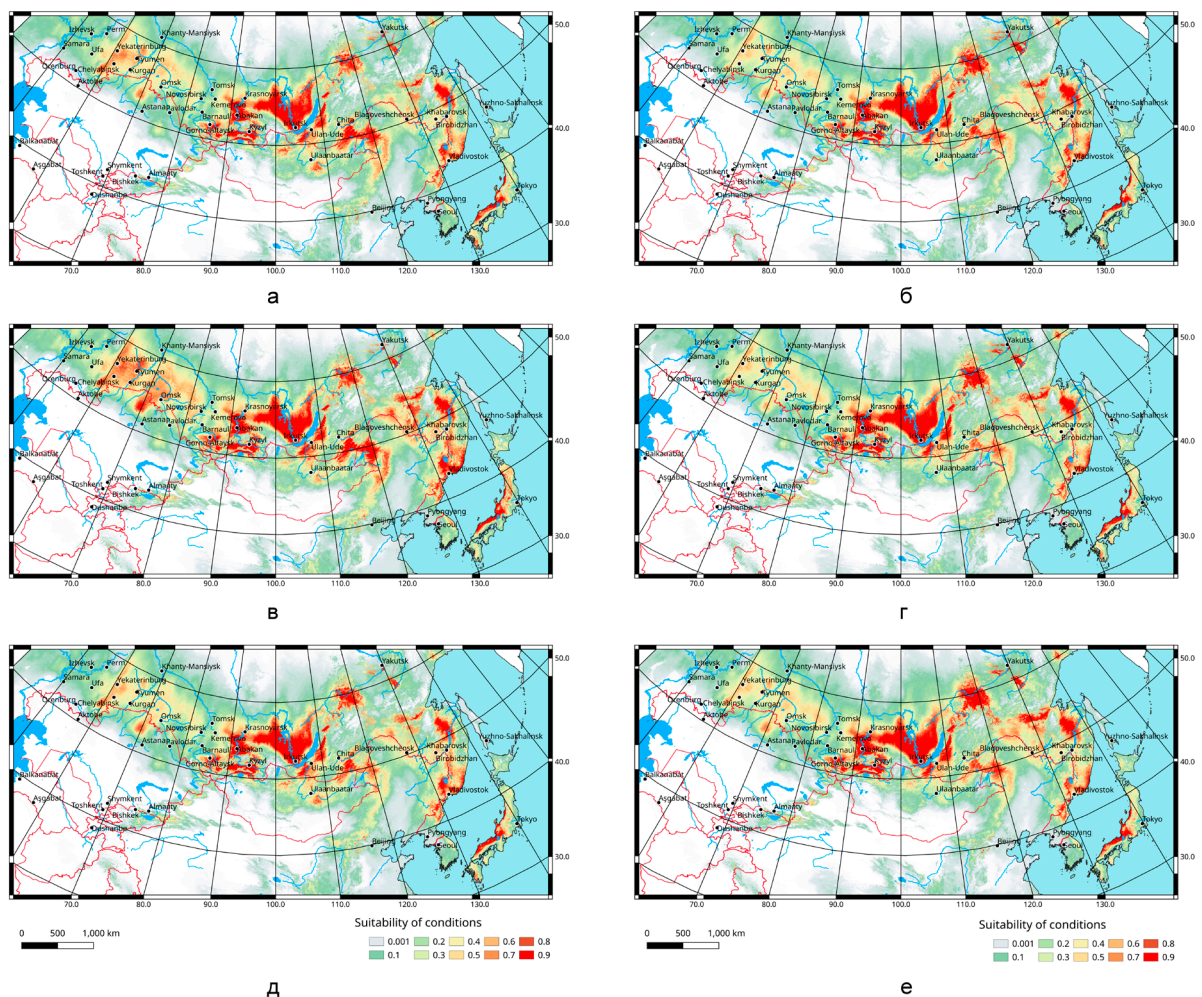
**Рис. 4.** Результаты применения метода складного ножа для тренировочного обучения модели распространения *Celes skalozubovi* (биоклиматические переменные за 1970–2000 гг.; 25 повторностей с кроссвалидацией, все местонахождения)

**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).



## Заключение

*Celes skalozubovi* — один из немногих представителей лесостепной фауны саранчовых, ареалы которых не выходят за пределы Азии (Сергеев 1986; Sergeev 2021). Способность вида заселять весьма разнообразные станции — от ксеротермных горных степей до разнообразных лугов и даже сухих дубовых лесов — позволяет ему существовать и за пределами основной части ареала, например, в центральной части Якутии и на острове Хонсю (Япония). Вместе с тем популяции вида повсеместно (кроме юга Алтае-Саянской горной системы) локальны, а обилие его невелико. Эколого-географическое моделирование распространения кобылки Скалозубова, в том числе прогнозное, дает возможность выявить разнонаправленные тренды изменений ее вероятного распределения к середине XXI в., а именно, с одной стороны, значительное ухудшение условий обитания вида в значительной части ареала (особенно в Западной Сибири и на севере Казахстана), а с другой — улучшение таковых в Восточной Сибири (север Прибайкалья, юго-восток и центр Якутии) и в Приохотье. Подобная разнонаправленность значительно отличает *C. skalozubovi* от других изученных прямокрылых региона. Так, для тяготеющих к степным экосистемам крошечного кузнечика *Miramiola pusilla* (Miram) и чернополосой кобылки *Oedaleus decorus* (Germar) на юге Западно-Сибирской равнины прогнозируется значительное смещение самых благоприятных для их обитания районов на север и северо-восток (Popova et al. 2022; Sergeev, Molodtsov 2024), тогда как модели, созданные для связанного преимущественно с южно-таежными ландшафтами юга Дальнего Востока России реликтового роющего предкузнечика *Parasyphoderris erebeus*

Storozhenko, демонстрируют почти полную неизменность характера его распределения (Storozhenko et al. 2023).

## Благодарности

Мы искренне благодарны нашим коллегам (особенно О. В. Ермолаевой, И. Г. Казаковой, А. И. Ли, О. В. Ефремовой), студентам и водителям за их неоценимую помощь во время сбора полевых данных. Мы также признательны покойному Л. Л. Мищенко и В. М. Муравьевой за содействие в работе с коллекционными фондами.

## Acknowledgements

We cordially thank all our colleagues (especially O. V. Ermolaeva, I. G. Kazakova, A. I. Lee, O. V. Yefremova), students and drivers for their valuable help during collecting field data. We are also indebted to the late L. L. Mistshenko and V. M. Murav'eva for their cooperation during studies of zoological collections.

## Финансирование

Исследования выполнены за счет гранта Российского научного фонда № 22-66-00031 (<https://rscf.ru/project/22-66-00031>). Значительная часть исходных данных о точках нахождения видов (до 2022 г.) собрана благодаря поддержке других программ, в том числе уже завершено гранта РФФИ (16-04-00706).

## Funding

Our researches were financially supported by the grant of the Russian Science Foundation № 22-66-00031 (<https://rscf.ru/en/project/22-66-00031>). The significant part of original data on species distribution (until 2022) was collected with support of other programs, including the Russian Foundation for Basic Researches (16-04-00706).

## Литература

- Аделунг, Н. Н. (1906) К познанию фауны прямокрылых Тобольской губернии. В кн.: *Ежегодник Тобольского губернского музея. Вып. 15*. Тобольск: Тобольский государственный историко-архитектурный музей-заповедник, 18 с.
- Акулова, Г. А. (2008) *Прямокрылые насекомые (Orthoptera) Восточного Забайкалья. Диссертация на соискание степени кандидата биологических наук*. Новосибирск, Институт систематики и экологии животных СО РАН, 122 с.

- 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)

- Latchininsky, A. V., Sergeev, M. G. (2023) Vrednye saranchovye Rossii i sopredel'nykh stran: problemy monitoringa populatsij [Pest grasshoppers of Russia and adjacent countries: Problems of population monitoring]. *Zashchita i karantin rastenij — Plant Protection and Quarantine*, no. 9, pp. 23–31. (In Russian)
- Latchininsky, A. V., Sergeev, M. G., Fedotova, A. A. et al. (2023) *Marokkskaya sarancha Dociostaurus maroccanus* (Thunberg, 1815). *Morfologiya, rasprostraneniye, ekologiya, upravleniye populyatsiyami [Moroccan locust Dociostaurus maroccanus (Thunberg, 1815). Morphology, distribution, ecology, population management]*. Rome: FAO Publ., 596 p. <https://doi.org/10.4060/cc7159ru> (In Russian)
- 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> (In English)
- Mishchenko, L. L. (1968) Ortopteroidnye nasekomye (Orthopteroidea), sobrannyye entomologicheskoy ekspeditsiej Zoologicheskogo instituta Akademii Nauk v Mongol'skoj Narodnoj Respublike v 1967 g. [Orthopterooid insects (Orthopteroidea) collected by the entomological expedition of the Zoological Institute, USSR Academy of Sciences in the Mongolian People's Republic in 1967]. *Entomologicheskoe obozrenie — Entomological Review*, vol. 47, no. 3, pp. 482–498. (In Russian)
- Mishchenko, L. L. (1972) Otryad Orthoptera (Saltatoria) [Orthoptera (Saltatoria)]. In: O. L. Kryzhanovskiy, E. M. Danzig (eds.). *Nasekomye i kleshchi — vrediteli sel'skokhozyajstvennykh kul'tur. T. 1. Nasekomye s nepolnym prevrashcheniem [Insects and mites — pests of agriculture. Vol. 1. Insects with incomplete metamorphosis]*. Leningrad: Nauka Publ., pp. 16–115. (In Russian)
- 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> (In English)
- 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). (In English)
- 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> (In English)
- Popov, G. A. (1964) O faune saranchovykh (Acridoidea) Yugo-Vostochnogo Zabajkal'ya [About acridid fauna (Acrididae) of south-east Transbaikalia]. *Zoologicheskij zhurnal — Zoological Journal*, vol. 43, no. 9, pp. 1309–1316. (In Russian)
- 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> (In English)
- Rubtsov, I. A. (1932) Mestoobitaniya i usloviya massovogo razmnozheniya saranchovykh Priangar'ya [The habits and conditions of grasshopper outbreaks in East Siberia]. *Trudy po zashchite rastenij. Seriya 1. Entomologiya — Bulletin of Plant Protection. Series 1. Entomology*, iss. 3, pp. 33–130. (In Russian)
- 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> (In English)
- Sergeev, M. G. (1986) *Zakonomernosti rasprostraneniya pryamokrylykh nasekomykh Severnoy Azii [Distribution patterns of Orthoptera in North Asia]*. Novosibirsk: Nauka Publ., 237 p. (In Russian)
- 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> (In English)
- Sergeev, M. G., Latchininsky, A. V. (2007) Vrednye saranchovye: mirovoj obzor [Pest grasshoppers: World overview]. *Zashchita i karantin rastenij — Plant Protection and Quarantine*, no. 11, pp. 24–28. (In Russian)
- 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> (In English)
- 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> (In English)
- Shiraki, T. (1910) *Acrididen Japans*. Yokohama: Fukuin Printing, 90 p. (In English)
- 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. (In English)
- 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. (In German)

- 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> (In English)
- Tsyplenkov, E. P. (1970) *Vrednye saranchovye nasekomye v SSSR [Pest grasshoppers of the USSR]*. Leningrad: Kolos Publ., 272 p. (In Russian)
- 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> (In English)
- Umnov, N. N. (1926) К фауне саранчовых (Acridodea) Урал'ской области [About the fauna of Acridodea of the Uralsk Province]. *Byulleten' Ural'skogo oblastnogo zemel'nogo upravleniya — Bulletin of Ural Regional Land Administration*, no. 15-16, pp. 3–5, 7–16. (In Russian)
- 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> (In English)

**Для цитирования:** Аллаярова, Э. Р., Молодцов, В. В., Попова, К. В., Сергеев, М. Г., Стороженко, С. Ю. (2024) Кобылка Скалозубова *Celes skalozubovi* Adelung (Orthoptera: Acrididae) как модельный объект эколого-географических исследований. *Амурский зоологический журнал*, т. XVI, № 3, с. 645–657. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2024-16-3-645-657>

**Получена** 6 мая 2024; прошла рецензирование 24 мая 2024; принята 1 июня 2024.

**For citation:** Allayarova, E. R., Molodtsov, V. V., Popova, K. V., Sergeev, M. G., Storozhenko, S. Yu. (2024) *Celes skalozubovi* Adelung (Orthoptera: Acrididae) as a model object for ecological and geographic research. *Amurian Zoological Journal*, vol. XVI, no. 3, pp. 645–657. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2024-16-3-645-657>

**Received** 6 May 2024; reviewed 24 May 2024; accepted 1 June 2024.