

Закономерности эколого-географического распределения дальневосточной бескрылой кобылки *Prumna primnoa* (Motschulsky, 1846) (Orthoptera: Acrididae: Melanoplinae)

© М.Г. Сергеев^{1,2}, С.Ю. Стороженко³, В.В. Молодцов¹,
В.Д. Жарков¹, А.И. Пашкова¹, А.А. Шамычкова¹

¹Новосибирский государственный университет, ул. Пирогова, 1, Новосибирск 630090 Россия. E-mail: mgs@fen.nsu.ru

²Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Фрунзе, 11, Новосибирск 630091 Россия

³Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук, пр. 100-летия Владивостока, 159, Владивосток 690022 Россия

Резюме. Охарактеризован современный ареал дальневосточной бескрылой кобылки *Prumna primnoa* (Motschulsky, 1846) по данным о ее известных местонахождениях. Сгенерированы модели эколого-географического распространения вида на основе подходов максимальной энтропии и эллипсоидальных многомерных экологических ниш и по набору биоклиматических переменных. Модели (особенно максимальной энтропии) хорошо описывают современное распределение кобылки. Оценена значимость разных факторов для распространения вида. Сформулирована гипотеза о том, что в условиях глобального потепления благоприятные для дальневосточной бескрылой кобылки территории заметно сократятся. Потенциальная вредоносность *P. primnoa* в перспективе, возможно, будет проявляться только в агроландшафтах Нижнего Приамурья и Сахалина, тогда как общий тренд вероятных изменений – сокращение заселяемых местообитаний и, скорее всего, числа и численности локальных популяций – будет характерен для большей части ареала вида.

Ключевые слова: саранчовые, *Prumna primnoa*, ареал, Евразия, экомоделирование, прогноз, глобальное потепление.

Patterns of ecologo-geographic distribution of the grasshopper *Prumna primnoa* (Motschulsky, 1846) (Orthoptera: Acrididae: Melanoplinae)

© M.G. Sergeev^{1,2}, S.Yu. Storozhenko³, V.V. Molodtsov¹,
V.D. Zharkov¹, A.I. Pashkova¹, A.A. Shamychkova¹

¹Novosibirsk State University, Pirogov Street, 1, Novosibirsk 630090 Russia. E-mail: mgs@fen.nsu.ru

²Institute of Systematics and Ecology of Animals of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11, Frunze Street, Novosibirsk 630091 Russia

³Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 100-letiya Vladivostoka Avenue, 159, Vladivostok 690022 Russia

Abstract. *Prumna primnoa* (Motschulsky, 1846) is the species of the acridid subfamily Melanoplinae. The species is widely distributed across the temperate Asia and sometimes can damage different crops. The goals of this article are to characterize the actual distribution of the species, to generate species distribution models for the contemporary and future conditions and to estimate possible shifts in its distribution patterns. The modern range of the grasshopper *P. primnoa* is characterized by the data on its known localities. The species distribution models are generated on the basis of two approaches, namely the maximum entropy and the multidimensional ellipsoid envelope, and the set of bioclimatic variables. These models, especially the maximum entropy one, describe well the contemporary distribution of *P. primnoa*. The predictive contributions of bioclimatic variables and their significances were estimated. The hypothesis that as a result of global warming the areas of suitable conditions for the species will noticeably decline is proposed. In the future, the potential harmfulness of *P. primnoa* may be revealed in the agricultural landscapes of the Lower Amur region and Sakhalin Island, however, the general trend of possible shifts in the species distribution, namely decreasing of habitats, probably, number and abundance of local populations, may be evident for the main parts of the species range.

Key words: grasshopper, *Prumna primnoa*, range, Eurasia, ecomodelling, forecast, global warming.

Введение

Дальневосточная бескрылая кобылка *Prumna primnoa* (Motschulsky, 1846) – представитель подсемейства Melanoplinae, отличающегося от большинства остальных семейств и подсемейств Acridoidea своеобразным распространением (с одной стороны – преимущественно внетропическая Евразия, с другой –

Северная и Южная Америка) и хорошо выраженной у многих родов и видов редукцией крылового аппарата. Большая часть палеарктических видов подсемейства характеризуется очевидными приспособлениями к обитанию среди широколистного разнотравья либо на листьях деревьев и кустарников [Стебаев и др., 1984]. Соответственно, заселяют они преимущественно луга и лесные опушки [Sergeev, 1999, 2011]. Преобладание

короткокрылых или даже бескрылых форм определяет высокое видовое богатство и эндемизм представителей данного подсемейства в наиболее благоприятных для него районах внетропической Евразии, таких как юг Европы, Кавказ и юг Дальнего Востока [Sergeev, 1998, 1999]. Наряду с многочисленными видами с небольшими ареалами подсемейство включает и несколько широко распространенных саранчовых, в том числе и потенциальных вредителей [Предтеченский и др., 1935; Мищенко, 1972]. Такими бескрылая, или пешая бескрылая, и дальневосточная бескрылая кобылки (*Podisma pedestris* (Linnaeus, 1758) и *Prumna primnoa*). Оба вида характеризуются боковыми надкрыльями, хотя в некоторых популяциях *P. pedestris* встречается и макроторная форма [Nadig, 1984; Lemonnier-Darcemont, Darcemont, 2014]. Ареал *P. pedestris* охватывает значительную часть Евразии – от Западной Европы до Центральной Якутии [Сергеев, Ванькова, 2003], тогда как *P. primnoa* расселен от Тувы до Сахалинской области и от Центральной Якутии до северо-востока Монголии и Китая [Сергеев, 1986; Стороженко, 1986; Sergeev et al., 2019]. Это самый широко распространенный представитель рода *Prumna* Motschulsky, 1859, объединяющего 25 известных видов [Мищенко, 1974; Ito, 2015; Cigliano et al., 2024], ареалы большинства которых невелики и ограничены югом Дальнего Востока России, Северо-Восточным Китаем, Корейским полуостровом и Японскими островами [Sergeev, 1999, 2011].

Климатические изменения, особенно последних лет, а также трансформация местных экосистем могли и могут влиять на характер расселения саранчовых, в том числе и дальневосточной бескрылой кобылки, потенциальная вредоносность которой в ходе потепления климата и сокращения площади лесов может возрасти. Задача исследования – выявить закономерности эколого-географического распределения *Prumna primnoa* по данным о точках нахождения вида, имеющимся оценкам его численности, современным и прогнозным биоклиматическим данным, построить модели его распространения и на основе сопоставления таких моделей выявить основные тренды возможных смещений границ ареала и оптимальных для вида районов.

Материал и методы

Исходные данные о распространении *P. primnoa* в пределах ареала собраны в основном в 1977–2022 годах как в ходе качественных сборов, так и с помощью мето-

дов, позволяющих оценить численность саранчовых, в первую очередь количественных учетов на время стандартным энтомологическим сачком в определенный промежуток времени с пересчетом на 1 час [Gause, 1930; Сергеев, 1986; Sergeev, 2021]. Для каждой точки определялись географические координаты, абсолютные высоты, описывалось состояние растительного покрова и почв. Проанализированы также материалы коллекционных фондов Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, Россия), Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (Владивосток, Россия), Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, Россия) и Новосибирского государственного университета (Новосибирск, Россия), а также доступные публикации. Для определения географических координат точек учетов, проведенных до 2000 года, использовали пакет Google Earth Pro 7.3.3 с уточнением при необходимости по доступным топографическим картам и последующей валидацией. Для построения моделей использованы данные по 124 точкам находок [Sergeev et al., 2024].

Эколого-географическое распространение видов моделировалось на основе двух разных подходов: максимальной энтропии (пакет MaxEnt 3.4.4) [Phillips et al., 2006; Morales et al., 2017] и эллипсоидальных многомерных экологических ниш (пакет «ellipsenm» в среде R) [Cobos et al., 2023]. В качестве параметров моделей использованы данные по климатическим показателям (19 так называемых стандартных биоклиматических переменных) для 1970–2000 годов с разрешением 30 угловых секунд [Fick, Hijmans, 2017]. Из них для построения модели эллипсоида отобраны шесть некоррелирующих или очень слабо коррелирующих (в границах региона исследований) переменных, поскольку данный алгоритм чувствителен к зависимости параметров, а именно: среднегодовая температура, максимальная температура самого теплого месяца, минимальная температура самого холодного месяца, среднегодовая сумма осадков, осадки самого теплого квартала, осадки самого холодного квартала. Пакет MaxEnt (3.4.4) отличается высоким уровнем стандартизации, довольно широкими возможностями 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 переменных определялась по учетной дисперсии и с помощью теста складного ножа. Для прогнозных моделей распространения вида использованы климатические оценки, рассчитанные по модели CNRM-ESM2-1 [Séférian et al., 2019], и предсказание дальнейшего увеличения концентрации парниковых газов в атмосфере по сценариям изменения концентрации парниковых газов 2–4.5 и 3–7.0 [Meinshausen et al., 2020]. Модель эллипсоидальной экологической ниши построена по средним значениям для 25 вариантов, при этом по расстоянию Махалянобиса оценивалось расстояние от центра эллипсоида (по ковариационной матрице) после отбора 99% значений. Базовая карта создана в равноугольной конической проекции Ламберта, а сами карты распространения построены с помощью пакета QGIS 3.18.3.

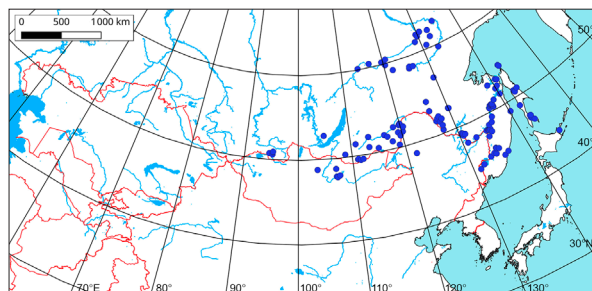


Рис. 1. Распространение *Prumna primnoa*.

Fig. 1. Distribution of *Prumna primnoa*.

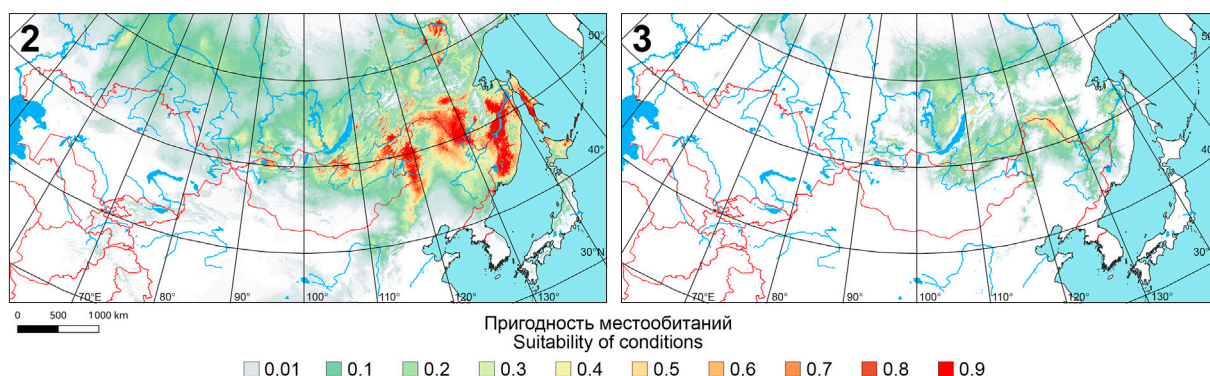


Рис. 2–3. Оценка пригодности местообитаний *Prumna primnoa*.

2 – по модели максимальной энтропии (все биоклиматические переменные для периода 1970–2000 годов; средние по пикселям по 25 повторностям с кросс-валидацией) для всех местонахождений; 3 – по модели эллипсоидной многомерной экологической ниши (шесть биоклиматических переменных для периода 1970–2000 годов; средние по пикселям по 25 повторностям) для всех местонахождений.

Figs 2–3. Predicted probabilities of suitable conditions for *Prumna primnoa*.

2 – according to the maximum entropy model (all bioclimatic variables for 1970–2000; point-wise means for 25 replicates with cross-validation) for all localities; 3 – according to the ellipsoid envelope model (six bioclimatic variables for 1970–2000; point-wise means for 25 replicates) for all localities.

Особенности распространения и экологии вида

Дальневосточная бескрылая кобылка широко распространена на юге Дальнего Востока России: в Амурской области [Лаптева, 2023], в южной части Хабаровского края, в Приморском крае (кроме юга), на острове Сахалин (рис. 1). Указание для острова Кунашир [Мищенко, 1974] нуждается в подтверждении. Как и в других частях ареала, на юге Дальнего Востока *P. primnoa* обитает на лесных полянах и опушках [Стебаев и др., 1988]. Кроме того, попадает под пологом разреженных дубняков и в зарослях кустарников (особенно *Lespedeza* spp.), а также на открытых ксеротермных участках с присутствием кустарников и разнотравья. Обилие вида невелико, обычно от 1 до 8 экз./ч. Кроме того, кобылка также указана для северо-востока Монголии [Чогсомжав, 1972; Mařan, Šejchan, 1974] и Китая [Bey-Bienko, 1929, 1930; Xia, 2006].

В западной части ареала дальневосточная бескрылая кобылка известна из Тувы (рис. 1), откуда впервые была указана Бережковым [1951] как *Prumna primnoides* aust. Позже была установлена ошибочность этого определения [Сергеев, 1982] и было показано, что *Prumna primnoa* встречается локально, в основном на периферии степных котловин центральной и южной частей Тувы, где обитает на разнотравных лугах и опушках, в том числе ельников [Сергеев, 1982; Sergeev et al., 2019]. Обилие вида здесь выше, на уровне 10–36 экз./ч. Кобылка также найдена в Усинской котловине на самом юге Красноярского края, то есть сопредельно с Тувой [Иванова, 1968]. Вид известен из Предбайкалья, обитает также в Забайкалье, причем его типовое местонахождение – окрестности Верхнеудинска (сейчас Улан-Удэ) [Fischer de Waldheim, 1849; Мищенко, 1974]. Довольно обычен в Восточном Забайкалье [Попов, 1964; Акулова, 2008], но встречается почти исключительно в лесной зоне, незначительно проникая в лесостепи. В Забайкалье кобылка заселяет луга, лесные опушки, однако проникает и в горно-склоновые

степи с кустарниками и разнотравьем ([Стороженко, 1997], данные авторов). Обилие вида примерно на том же уровне, что и в Туве. В Якутии вид найден не только в ее южной части, но и немного севернее 62°N [Ермакова, 2014]. Здесь он также обитает на лесных опушках и полянах, а численность его невелика.

Модели распространения

Модели распределения оптимальных для вида местообитаний, сгенерированные с помощью двух разных подходов (рис. 2, 3), очень похожи, однако уровни пригодности заметно различаются: оценки, полученные в результате реализации алгоритма максимальной энтропии, заметно выше рассчитанных для многомерно-

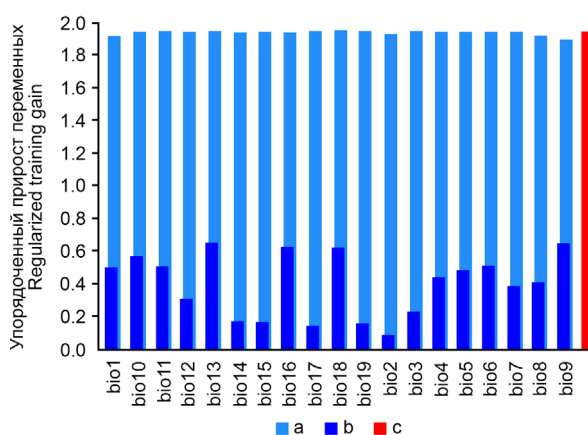


Рис. 4. Тест складного ножа для модели распространения *Prumna primnoa* (все биоклиматические переменные для периода 1970–2000 годов; 25 повторностей с кросс-валидацией) для всех местонахождений: а – без данной переменной; б – только с этой переменной; с – по всем переменным; bio1–bio19 – биоклиматические переменные (см. табл. 1).

Fig. 4. Jackknife test for the *Prumna primnoa* (Motschulsky) distribution model (all bioclimatic variables for 1970–2000; 25 replicates with cross-validation) for all localities: а – without a variable; б – with the only variable; с – with all variables; bio1–bio19 – bioclimatic variables (see Table 1).

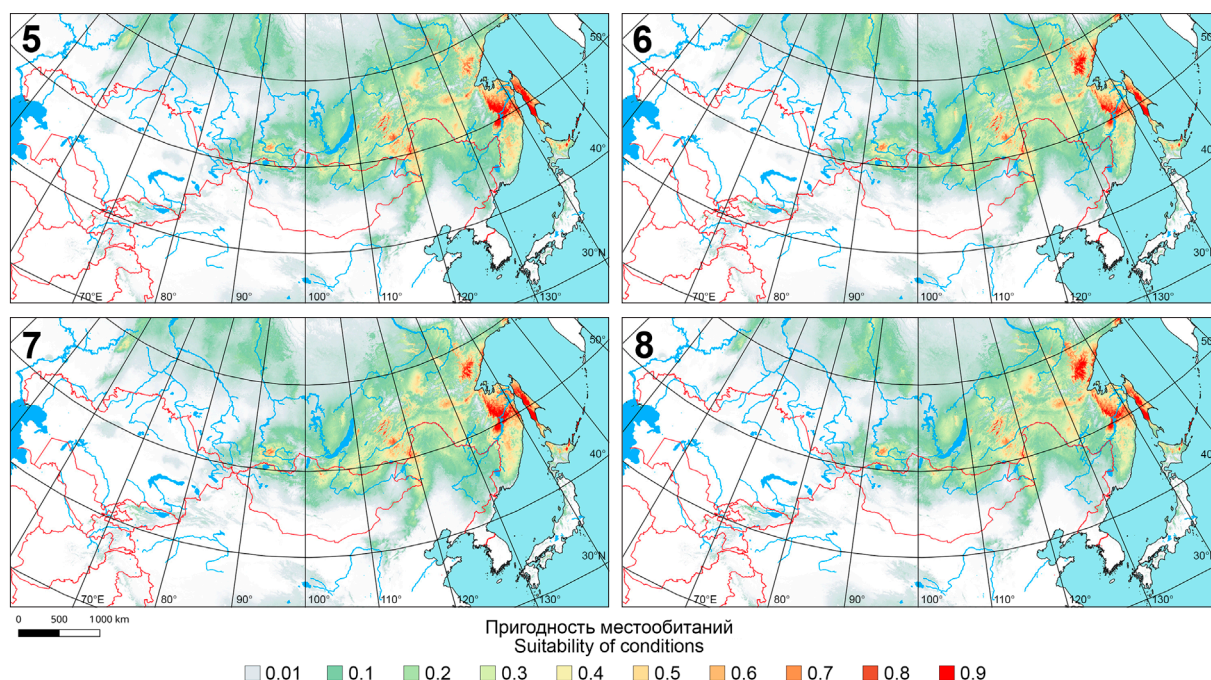


Рис. 5–8. Прогнозируемые вероятности распределения подходящих условий для *Prumna primnoa* (модель максимальной энтропии, прогнозы биоклиматических переменных за 2021–2040 и 2041–2060 годы в соответствии с глобальной климатической моделью CNRM-ESM2-1 [Séférian et al., 2019]; средние по пикселям для 25 повторностей с кросс-валидацией, все местонахождения).

5, 7 – 2021–2040 годы; 6, 8 – 2041–2060 годы; 5–6 – сценарий изменения концентрации парниковых газов в атмосфере 2–4.5, основанный на средних уровнях эмиссии парниковых газов; 7–8 – сценарий изменения концентрации парниковых газов в атмосфере 3–7.0, основанный на высоких уровнях эмиссии парниковых газов [Meinshausen et al., 2020].

Figs 5–8. Predicted probabilities of suitable conditions for *Prumna primnoa* (Motschulsky) (maximum entropy model, forecasts of bioclimatic variables for 2021–2040 and 2041–2060 according to the global climate model CNRM-ESM2-1 [Séférian et al., 2019]; point-wise mean for 25 replicates with cross-validation, all localities).

5, 7 – 2021–2040; 6, 8 – 2041–2060; 5–6 – the 2–4.5 Shared Socioeconomic Pathway based on intermediate greenhouse gas emissions; 7–8 – the 3–7.0 Shared Socioeconomic Pathway based on high greenhouse gas emissions [Meinshausen et al., 2020].

го эллипсоида. При этом уровень статистической поддержки первой весьма высок ($AUC = 0.952$), а второй – заметно ниже (0.612 для 1000 итераций). Кроме того, на карте, построенной на основе первого подхода (рис. 2), хорошо видна обширная и находящаяся внутри известного ареала благоприятная для вида область на севере Внутренней Монголии (Китай), в основном вдоль западного макросклона Большого Хингана. Интересны и два более или менее изолированных района с оптимальными для дальневосточной бескрылой кобылки условиями: это остров Хоккайдо и западный макросклон Среднего Урала (рис. 2), – но на Хоккайдо этот вид замещен близким *Prumna fauriei* (I. Bolívar, 1890), а участок на Урале скорее выглядит потенциально пригодным для обитания вида. Заметные различия между моделями, построенными с помощью двух подходов, определяются как принципиальным несходством алгоритмов, лежащих в их основе, так и ограниченным набором переменных, использованных для генерации многомерного эллипсоида.

Моделирование распространения *P. primnoa* позволяет оценить значимость различных переменных. Как оценка их предсказательного вклада (табл. 1), так и метод складного ножа (рис. 4) в первую очередь выделяют две из них, а именно осадки самого влажного месяца и самого теплого квартала, то есть осадки второй половины лета, что типично для региона, находящегося

в значительной степени под влиянием летних муссонов. Заметно также влияние сезонных варьирований температуры, среднегодовой температуры, средней температуры самого засушливого квартала, а также минимальной температуры самого холодного месяца. Последний параметр может быть существенным в континентальной части ареала вида, поскольку малоснежные зимы могут приводить к глубокому промерзанию почвы и гибели яйцекладок. Метод складного ножа позволяет добавить к числу основных факторов еще и осадки самого влажного квартала.

Прогнозные модели для двух последовательных периодов и разных сценариев увеличения концентрации парниковых газов в атмосфере (рис. 5–8) демонстрируют возможное значительное ухудшение условий существования вида в западной и особенно в южной части его современного ареала – от северо-востока Монголии и Забайкалья до Приморского края. Наиболее благоприятные для вида районы, вероятно, сместятся в Приохотье и Нижнее Приамурье, а также будут охватывать весь Сахалин.

Таким образом, есть основания предполагать, что в условиях глобального потепления благоприятные для дальневосточной бескрылой кобылки территории заметно сократятся. Потенциальная вредоносность *P. primnoa* в перспективе, возможно, будет проявляться только в агроландшафтах Нижнего Приамурья и Саха-

Таблица 1. Предсказательный вклад биоклиматических переменных.
Table 1. Predictive contributions of bioclimatic variables.

Биоклиматическая переменная Bioclimatic variable		Процентный вклад переменной Percent contribution	Важность перестановки Permutation importance
bio1	Среднегодовая температура Average annual temperature	7.1	20.2
bio2	Средний суточный диапазон температур (помесячно) Average daily temperature range (monthly)	3	1.1
bio3	Изотермичность Isothermality	0.1	0
bio4	Сезонное варьирование температуры Seasonal temperature variation	17.3	14.9
bio5	Максимальная температура самого теплого месяца Maximum temperature of the warmest month	0.5	1.9
bio6	Минимальная температура самого холодного месяца Minimum temperature of the coldest month	6.9	7.7
bio7	Абсолютная амплитуда температур Absolute temperature amplitude	4.5	0.6
bio8	Средняя температура самого влажного квартала Average temperature of the wettest quarter	3.2	5
bio9	Средняя температура самого засушливого квартала Average temperature of the driest quarter	8.6	7.3
bio10	Средняя температура самого теплого квартала Average temperature of the warmest quarter	4.4	10.8
bio11	Средняя температура самого холодного квартала Average temperature of the coldest quarter	1.8	0.6
bio12	Годовая сумма осадков Annual precipitation	1.3	3.2
bio13	Осадки самого влажного месяца Precipitation of the wettest month	19	5.5
bio14	Осадки самого засушливого месяца Precipitation of the driest month	2.2	5.5
bio15	Сезонное варьирование осадков Seasonal variation of precipitation	1.2	3.1
bio16	Осадки самого влажного квартала Precipitation of the wettest quarter	1.2	10.4
bio17	Осадки самого засушливого квартала Precipitation of the driest quarter	0	0
bio18	Осадки самого теплого квартала Precipitation of the warmest quarter	16.3	2.2
bio19	Осадки самого холодного квартала Precipitation of the coldest quarter	1.5	0

Примечание. Полужирным шрифтом выделены пять наиболее значимых переменных.
Note. The five most significant variables are highlighted in bold.

лина, тогда как общий тренд вероятных изменений – сокращение заселяемых местообитаний и, скорее всего, числа и численности локальных популяций – будет характерен для большей части ареала вида.

Заключение

Анализ данных о распространении дальневосточной бескрылой кобылки *Primna primnoa* подтверждает ее широкое распространение на востоке Палеарктики – от Тувы до Сахалина и от Центральной Якутии до примерно 44°N. При этом ареал вида явно сужается с востока на запад. Модели распространения кобылки, очевидно, отличаются от таковых, сгенерированных для других прямокрылых, связанных преимущественно

но с Дальним Востоком России, таких как *Decticus nigrescens* (Serg. Tarbinsky, 1930) [Sergeev et al., 2023] и *Paracyphoderris erebeus* Storozhenko, 1980 [Storozhenko et al., 2023], особенно для периодов 2021–2040 и 2041–2060 годов, демонстрирующих в основном относительную пространственную устойчивость оптимальных для этих видов районов. Прогнозируемое значительное сокращение благоприятных для *P. primnoa* территорий не подтверждает гипотезу о вероятном нападении хозяйственного значения вида, актуальную, например, для чернополосой кобылки *Oedaleus decorus* (Germar, 1817) [Porova et al., 2022], а скорее свидетельствует о возможном сокращении числа популяций и снижении численности дальневосточной бескрылой кобылки при глобальном потеплении.

Благодарности

Мы искренне признательны всем коллегам, особенно участникам многочисленных экспедиций, в первую очередь В.М. Муравьевой, А.Г. Бугрову, И.Г. Казаковой, А.И. Ли, Л.И. Поповой, а также студентам и водителям экспедиционного транспорта за разнообразную помощь в сборе исходных данных. Мы благодарны покойным И.В. Стебаеву, Н.Н. Соболеву и Л.А. Мищенко за поддержку наших исследований и переданный ими бесценный опыт работы с саранчовыми. Выражаем признательность А.В. Горохову за возможность работы с коллекционными фондами Зоологического института РАН, а также рецензенту за полезные замечания.

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 2019 года) собрана благодаря поддержке завершеного гранта РФФИ (16-04-00706).

Литература

- Акулова Г.А. 2008. Прямокрылые насекомые (Orthoptera) Восточного Забайкалья. Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 122 с.
- Бережков Р.П. 1951. Саранчовые Тувинской области. *Известия Запдно-Сибирского филиала АН СССР. Серия биологическая*. 4(1): 17–23.
- Ермакова Ю.В. 2014. Фауна и экология прямокрылых (Orthoptera) Якутии. Дис. ... канд. биол. наук. Якутск. 175 с.
- Иванова И.В. 1968. Саранчовые и другие прямокрылые юга Красноярского края. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград – Пушкин. 16 с.
- Лаптева С.В. 2023. Прямокрылые насекомые (Orthoptera) Амурской области. В кн.: Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 34. Владивосток: Дальнаука: 84–102. DOI: 10.25221/kurentzov.34.7
- Мищенко Л.А. 1972. Отряд Orthoptera (Saltatoria) – Прямокрылые (прыгающие прямокрылые). В кн.: Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. I. Насекомые с неполным превращением. Л.: Наука: 16–115.
- Мищенко Л.А. 1974. Ревизия рода *Primnoa* F.-W. (Orthoptera, Acrididae, Catantopinae). В кн.: Труды Всесоюзного энтомологического общества. Т. 57. Систематика и экология прямокрылых насекомых. Л.: Изд-во Академии наук СССР: 7–37.
- Попов Г.А. 1964. О фауне саранчовых (Acridoidea) Юго-Восточного Забайкалья. *Зоологический журнал*. 43(9): 1309–1316.
- Предтеченский С.А., Жданов С.П., Попова А.А. 1935. Вредные саранчовые в СССР (обзор за 1925–1933 года). Л. – М.: Изд-во Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук имени В.И. Ленина. 168 с.
- Сергеев М.Г. 1982. Новые места нахождения прямокрылых (Orthoptera) в Сибири и их возможное зоогеографическое значение. Сообщение 1. В кн.: Полезные и вредные насекомые Сибири. Новосибирск: Наука: 42–46.
- Сергеев М.Г. 1986. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск: Наука. 237 с.
- Сергеев М.Г., Ванькова И.А. 2003. Зонально-ландшафтное распределение бескрылой кобылки – *Podisma pedestris* L. (Orthoptera, Acrididae). *Евразийский энтмологический журнал*. 2(3): 157–165.
- Стебаев И.В., Бугров А.Г., Высоцкая Л.В. 1984. Анализ филогенетических отношений короткоусых прямокрылых (Orthoptera, Caelifera, Eumastacoidea и Acridoidea) фауны СССР на основании синтеза цитогенетических, таксономических и экологических данных. *Журнал общей биологии*. 45(4): 456–471.
- Стебаев И.В., Муравьева В.М., Сергеев М.Г. 1988. Специфика экологических стандартов прямокрылых (Orthoptera) в ландшафтах с травянистой растительностью на Дальнем Востоке. *Энтомологическое обозрение*. 67(2): 241–250.
- Стороженко С.Ю. 1986. Фауна и стациальное распределение прямокрылых насекомых (Orthoptera) Амурской области. В кн.: Систематика и экология насекомых Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР: 3–12.
- Стороженко С.Ю. 1997. Экологические группировки прямокрылых насекомых южных отрогов Нерчинского хребта. *Сибирский экологический журнал*. 4(3): 311–314.
- Чогсомжав Л. 1972. Саранчовые (Acridoidea) и кузнечиковые (Tettigoniidae) Монгольской Народной Республики. В кн.: Насекомые Монголии. Вып. 1. Л.: Наука: 151–198.
- Bey-Bienko G.Ya. 1929. Studies on the Dermaptera and Orthoptera of Manchuria. *Konowia*. 8(2): 97–110.
- Bey-Bienko G.Ya. 1930. XLIX. – Further studies on the Dermaptera and Orthoptera of Manchuria. *The Annals and Magazine of Natural History. Series 10*. 5(29): 493–500. DOI: 10.1080/00222933008673159
- Cigliano M.M., Braun H., Eades D.C., Otte D. 2024. Orthoptera Species File. URL: <http://orthoptera.speciesfile.org/> (дата обращения 23.05.2024).
- Cobos M.E., Osorio-Olvera L., Soberón J., Peterson A.T., Barve V., Barve N. 2023. ellipsenm: An R package for ecological niche's characterization using ellipsoids. URL: <https://github.com/marloncobos/ellipsenm#ellipsenm-an-r-package-for-ecological-niches-characterization-usingellipsoids> (дата обращения: 10.08.2023).
- Fick S.E., Hijmans R.J. 2017. WorldClim 2: new 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 37(12): 4302–4315. DOI: 10.1002/joc.5086
- Fischer de Waldheim G. 1849. *Entomographia Rossicae*. Vol. IV. Orthoptera Imperii Rossici. Mosquae: Alexandre Semen. 413 p., 37 pls.
- Gause G.F. 1930. Studies on the ecology of the Orthoptera. *Ecology*. 11(2): 307–325. DOI: 10.2307/1930266
- Ito G. 2015. A systematic study of the grasshopper tribe Podismini in Japan (Orthoptera: Acrididae). *Insecta Matsumurana. New Series*. 71: 1–119.
- Lemonnier-Darcemont M., Darcemont C. 2014. New observation of *Podisma pedestris* (Linné, 1758) forma macroptera (Orthoptera, Acrididae), in the Republic of Macedonia. *Articulata*. 29(1): 1–7.
- Mařan J., Čejchan A. 1974. Ergebnisse der mongolisch-tschechoslowakischen entom.-bot. Expeditionen (1965, 1966) in der Mongolei No. 27: Orthoptera: Caelifera und Dermaptera. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*. 15(171–178): 5–20.
- Meinshausen M., Nicholls Z.R.J., Lewis J., Gidden M.J., Vogel E., Freund M., Beyerle U., Gessner C., Nauels A., Bauer N., Canadell J.G., Daniel J.S., John A., Krummel P.B., Luderer G., Meinshausen N., Montzka S.A., Rayner P.J., Reimann S., Smith S.J., van den Berg M., Velders G.J.M., Vollmer M.K., Wang R.H.J. 2020. The shared socio-economic pathway (SSP) greenhouse gas concentrations and their extensions to 2500. *Geoscientific Model Development*. 13(8): 3571–3605. DOI: 10.5194/gmd-13-3571-2020
- Morales N.S., Fernández I.C., Baca-González V. 2017. MaxEnt's parameter configuration and small samples: are we paying attention to recommendations? A systematic review. *PeerJ*. 5: e3093. DOI: 10.7717/peerj.3093
- Nadig A. 1984. Über die macroptere Form von *Podisma pedestris* (Linné, 1758). *Articulata*. 2: 61–74.
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 190(3–4): 231–259. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Popova K.V., Baturina N.S., Molodtsov V.V., Yefremova O.V., Zharkov V.D., Sergeev M.G. 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*. 13(1): 49. DOI: 10.3390/insects13010049
- Séférian R., Nabat P., Michou M., Saint-Martin D., Voldoire A., Colin J., Decharme B., Delire C., Berthet S., Chevallier M., Sénéci S., Franchisteguy L., Vial J., Mallet M., Joetzer E., Geoffroy O., Guérémy J.-F., Moine M.-P., Msadek R., Ribes A., Rocher M., Roehrig R., Salas-y-Méla D., Sanchez E., Terray L., Valcke S., Waldman R., Aumont O., Bopp L., Deshayes J., Éthé C., Madec G. 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*. 11(12): 4182–4227. DOI: 10.1029/2019MS001791
- Sergeev M.G. 1998. Conservation of orthopteran biological diversity relative to landscape change in temperate Eurasia. *Journal of Insect Conservation*. 2(3/4): 247–252. DOI: 10.1023/A:1009620519058
- Sergeev M.G. 1999. Distribution and biological diversity of the Melanoplina grasshoppers (Orthoptera: Acrididae: Catantopinae). *Journal of the Entomological Research Society*. 1(1): 1–12.
- Sergeev M.G. 2011. Distribution patterns of grasshoppers and their kin in the Boreal zone. *Psyche*. 2011(1): 324130. DOI: 10.1155/2011/324130
- Sergeev M.G. 2021. Distribution patterns of grasshoppers and their kin over the Eurasian steppes. *Insects*. 12(1): 77. DOI: 10.3390/insects12010077

- Sergeev M., Storozhenko S., Molodtsov V., Zharkov V., Pashkova A., Shamyckova A. 2024. Geographic coordinates of known localities of *Prumna primnoa* (Orthoptera: Acridoidea) [Data set]. *Zenodo*. DOI: <https://doi.org/10.5281/zenodo.13378834>
- Sergeev M.G., Molodtsov V.V., Storozhenko S.Yu. 2023. New data on distribution of *Decticus nigrescens* Tarbinsky, 1930 (Orthoptera: Tettigoniidae) in Russia. *Far Eastern Entomologist*. 487: 21–28. DOI: 10.25221/fee.487.2
- Sergeev M.G., Storozhenko S.Yu., Benediktov A.A. 2019. An annotated check-list of Orthoptera of Tuva and adjacent regions. Part 2. Suborder Caelifera. Tridactylidae, Tetrigidae, Acrididae: Melanoplinae, Calliptaminae, and Gomphocerinae (except Gomphocerini). *Far Eastern Entomologist*. 389: 7–44. DOI: 10.25221/fee.389.2
- 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*. 14(10): 789. DOI: 10.3390/insects14100789
- Xia K. 2006. (145) *Primnoa primnoa* Fischer-Waldheim, 1846–1849. In: Fauna Sinica. Insecta. Volume 43. Orthoptera. Acridoidea. Catantopidae. Beijing: Science Press: 280–282 (in Chinese).

Поступила / Received: 18.06.2024

Принята / Accepted: 7.09.2024

Опубликована онлайн / Published online: 17.12.2024