

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ
ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«КУБАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Факультет защиты растений

Кафедра фитопатологии, энтомологии и защиты растений

Актуальные проблемы интегрированной экологизированной и биологической защиты растений от вредителей

Курс лекций

для обучения по программам подготовки научно-педагогических
кадров в аспирантуре – 06.06.01 Биологические науки,
направленность (профиль) – Энтомология



Краснодар

КубГАУ

2015

Составители: А. С. Замотайлов, И. В. Бедловская

Актуальные проблемы интегрированной экологизированной и биологической защиты растений от вредителей : курс лекций для обучения по программам подготовки научно-педагогических кадров в аспирантуре – 06.06.01 Биологические науки, направленность (профиль) – Энтомология / сост. А. С. Замотайлов, И. В. Бедловская. – Краснодар : КубГАУ, 2015. – 65 с.

Задачей изучения данной дисциплины имеет важное значение, так как комплекс насекомых играет существенную роль в существовании и функционировании агроэкосистемы. Если этот комплекс хорошо сбалансирован и представлен не только фитофагами, но и в достаточном количестве хищниками и паразитами, то есть все основания полагать, что и агроэкосистема в целом может быть устойчивой. Здесь имеют большое значение фитофаги, не повреждающие культурные растения, и детритофаги, как дополнительные жертвы для энтомофагов. Однако их роль в агроэкосистеме практически не изучена.

В курс лекций вошли следующие темы: динамика подавления популяций как основа подавления вредных насекомых; понятие об агроэкосистеме и её основные свойства; взаимодействия между фитофагами и растениями; формирование и пространственное распределение энтомофауны агроландшафта; развитие и концепции защиты растений и формирование представлений об экологизированной защите растений; понятие об «экологическом» управлении популяциями вредителей

Рассмотрено и одобрено методической комиссией факультетов защиты растений, агрохимии и почвоведения Кубанского госагроуниверситета, протокол № ___ от «__» «_____» 2015 г.

Председатель
методической комиссии

В. И. Терпелец

© Замотайлов А. С., Бедловская И. В.,
2015

© ФГБОУ ВПО «Кубанский
государственный
аграрный университет», 2015

1 ДИНАМИКА ЕСТЕСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ КАК ОСНОВА ПОДАВЛЕНИЯ ВРЕДНЫХ НАСЕКОМЫХ

Рассматриваемые вопросы:

1.1 Основные правила динамики популяций. Не требуются ни длительные исследования, ни большой опыт, чтобы увидеть некоторые основные характеристики популяций насекомых. Например, некоторые виды встречаются всегда в больших количествах (т. е. они обычны), а другие сравнительно редки. Являются ли плотности популяций, которые мы регистрируем, внутренне присущими каждому виду, или же они обусловлены воздействием какого-то внешнего фактора или нескольких факторов? Эти и другие вопросы очень давно волнуют и озадачивают экологов и энтомологов, им посвящена огромная литература, а между исследователями, пытавшимися ответить на них, происходит множество горячих споров и дискуссий.

Изучение динамики природных популяций имеет длинную историю, используемые при этом подходы – в основном наблюдение и построение гипотез. Любопытно, что среди самых ранних важных работ на эту тему – труды одного экономиста, в которых обсуждаются философские вопросы морали и истории человечества. Томас Мальтус был, видимо, первым, кто стал рассматривать способы, с помощью которых поддерживаются уровни популяций. Занявшись этим вопросом, он получил мировую известность благодаря созданной им так называемой мальтузианской теории. Он пришел к выводу, что «население, если его ничто не ограничивает, увеличивается в геометрической прогрессии, тогда как средства существования увеличиваются только в арифметической прогрессии ... Это означает, что трудности добывания средств к существованию постоянно сильно ограничивают рост населения ... Племя растений и племя животных сокращаются этим великим сдерживающим законом ... Необходимость, этот всеобщий, всеохватывающий закон природы, сдерживает их в предписанных границах... Этот закон проявляется в бесполезной трате семян, в болезнях и преждевременной смерти. А среди человечества - в нищете и пороке».

Хотя Мальтус интересовался главным образом дальнейшей судьбой человечества, он не упустил случая провести некоторые параллели с факторами, ограничивающими развитие растительных и животных популяций. К 1859 г. идеи Мальтуса стали хорошо известны, и для Чарльза Дарвина они были одной из отправных точек в создании его теории, изложенной в «Происхождении видов».

«Каждое существо, в течение своей жизни производящее несколько яиц или семян, неминуемо должно подвергаться истреблению в каком-нибудь возрасте своей жизни, в какое-нибудь время года или, наконец, в какие-нибудь случайные годы, иначе в силу начала размножения в геометрической прогрессии численность его достигла бы таких размеров, что ни одна страна в мире не могла бы прокормить или вместить его потомства.

Отсюда, так как особей производится больше, чем может выжить, в каждом случае должна быть борьба или между особями одного и того же вида, или между особями различных видов, или с физическими условиями жизни. Это учение Мальтуса с еще большей силой применимо ко всему растительному и животному миру, так как здесь не может оказывать влияния ни искусственное увеличение пищи, ни благоразумное воздержание от брака... Не существует ни одного исключения из правила, по которому любое органическое существо естественно размножается в такой прогрессии, что, не подвергаясь оно истреблению, потомство, одной пары покрыло бы всю землю... Вглядываясь в природу, мы никогда не должны упускать из виду изложенные выше соображения: мы не должны забывать, что каждое единичное органическое существо, можно сказать, напрягает все свои силы, чтобы увеличить свою численность; что каждое из них живет, только выдерживая борьбу в каком-нибудь возрасте своей жизни; что жестокое истребление неизменно обрушивается на старого и молодого, в каждом поколении с повторяющимися промежутками. Уменьшите препону, смягчите истребление, хотя бы в самых малых размерах, и численность вида почти моментально возрастет до любых размеров».

Обсуждая природу «препон», сдерживающих геометрический прирост, предсказываемый теорией, Дарвин далее пишет:

«Причины, сдерживающие естественное стремление каждого вида к размножению, крайне темны... Количество пищи, необходимое для каждого вида, конечно, определяет крайний предел его размножения, но очень часто средняя численность вида зависит не от добывания им пищи, а от того, что он служит пищей другим животным... Климат играет важную роль в определении средней численности видов, и периоды очень низкой температуры или засухи, по-видимому, самые действенные из препон для размножения... Действие климата на первых порах может показаться совершенно независимым от борьбы за существование, но в силу того, что климат влияет главным образом на сокращение пищи, он вызывает самую жестокую борьбу между особями, все равно того же или различных видов, питающимися одной и той же пищей. Даже и в тех случаях, когда климатические условия, как, например, сильный холод, действуют непосредственно, всегда более страдают самые слабые особи или те, которые добыли зимой меньше пищи ... Когда какой-нибудь вид благодаря особенно благоприятным обстоятельствам несоразмерно размножается в ограниченной области, очень часто обнаруживаются эпидемии... здесь мы имеем препону для размножения, независимую от борьбы за жизнь... Зависимость одного организма от другого, как, например, паразита от его жертвы, обыкновенно связывает между собой существа, отстоящие далеко одно от другого на ступенях органической лестницы. То же можно сказать и об организмах, в строгом смысле борющихся за существование, как, например, в случае саранчи и травоядных четвероногих. Но борьба почти неизменно будет наиболее ожесточенной между представителями одного и того же вида, так как они обитают в той же местности, нуждаются в той же пище и

подвергаются тем же опасностям ... На каждом виде, вероятно, отражается влияние самых разнородных препятствий, действующих в различные возрасты, в различные времена года или в различные года, и хотя одно из них или небольшое число окажется более могущественным, тем не менее средняя численность или даже существование вида будет зависеть от их совокупного действия».

Дарвина интересовал не столько контроль абсолютного размера животных популяций, осуществляемый благодаря конкуренции и «борьбе за существование», сколько другой результат этой борьбы – «естественный отбор или выживание наиболее приспособленного». Тем не менее, в своем труде он перечислил и обсудил различные процессы, определяющие плотность популяций, и, сделав это, стал одним из первых биологов, которые занялись вопросами сравнительной роли конкуренции, хищничества и климатических факторов в этом случае. Но только в работе Говарда и Фиске (1911 г.) по непарному шелкопряду был предложен четкий механизм функционирования различных факторов в регуляции популяций насекомых. За прошедшее с тех пор время основные идеи, предложенные Говардом и Фиске, частично были отвергнуты, а частично приняты, обсуждены и разработаны довольно детально. Выполнены исследования регуляторных процессов в популяциях многих животных и растений, но, по видимому, самый важный вклад в эту работу сделали энтомологи, и особенно специалисты по биологическим методам борьбы.

1.2 Естественное регулирование: экологическая основа экологизированного и биологического подавления вредных насекомых. В устойчивых местообитаниях (т. е. таких, которые не подвержены катастрофическим изменениям из-за деятельности человека или сил стихии) стабильность характерна для всех живых организмов. И все же следует отметить, что плотность популяций никогда не бывает абсолютно стабильной, на самом деле она постоянно меняется. На протяжении года особи, из которых состоит популяция, умирают от старости, гибнут от нехватки пищи, нападений хищников, от действия климатических факторов или от случайностей; вместе с тем происходит размножение, популяция пополняется новыми особями, имеют место также иммиграция и эмиграция. По видимому, популяции могут быть в одно и то же время и стабильными и меняющимися в численности. Объясняя этот феномен, для наглядности часто приводят удачную аналогию. Считается, что уровень моря постоянен и от него можно отмерять все другие высоты, и все же, как редко можно найти такой момент и такое место, где поверхность океана идеально ровна и неподвижна! «Уровень моря» - это некая средняя величина, рассчитанная за долгое время и на большом пространстве, около которой постоянно колеблется реальный уровень воды. Точно так же мы видим, что, хотя плотность популяции какого-то организма может постоянно меняться, ее величина имеет тенденцию колебаться около сравнительно неизменного среднего значения, которое, впрочем, при некоторых обстоятельствах тоже

может изменяться.

В этом положении заложены основные компоненты концепции естественного регулирования. Естественное регулирование – это поддержание динамического равновесия в конкретных верхних и нижних пределах за какой-то период времени в результате действия сложной комбинации всех факторов внешней среды, воздействующих на популяцию. «Упругость» популяции, выражающаяся в возврате к характерной для нее средней плотности после периодов положительного или отрицательного отклонения особенно важна. Хотя на первый взгляд такая способность кажется странной, легко понять, что она необходима, иначе затянувшееся увеличение или уменьшение численности вида через некоторое время тяжело отразилось бы на нем. Это и есть так называемое «природное равновесие», о котором говорили еще во времена Линнея.

Природное равновесие – результат естественных регуляторных процессов, идущих в окружающей среде; благодаря ему численность вида не падает до вымирания и не увеличивается до бесконечности. Независимо от того, многочислен или малочислен вид, средняя характерная плотность его популяции в данном местообитании постоянна. В других местообитаниях плотность может быть выше или ниже, и если в данном местообитании некоторые условия изменятся, может измениться и плотность, но в ненарушенной окружающей среде, если брать достаточно долгий срок, популяция всегда стабильна. Важность этого экологического принципа очевидна, поскольку без него живая природа перестала бы существовать.

1.3 Процессы, ответственные за изменения численности популяций насекомых. Изучение численных изменений, происходящих в популяциях, разные авторы называют динамикой популяций, демологией или ларитмикой, но на самом деле это просто-напросто количественная экология популяций. Исследования динамики популяций заключаются не только в наблюдении и описании того, как размер популяции вида колеблется во времени и пространстве, но и в вычленении и выяснении процессов, вызывающих эти колебания. Первые экологи в основном посвящали свои исследования аутэкологии и влиянию среды на отдельные организмы. Постепенно по мере накопления фактов и усложнения концепций экологии, а также разработки биометрических методик внимание сместилось на синэкологию и количественную экологию популяций. Некоторые ранние экологи, работавшие в этом направлении, интересовались в основном математическим описанием изменений размеров популяций, и им мы обязаны теоретической и практической разработкой таких концепций, как логистический закон роста популяций, биотический потенциал и сопротивление среды. Они подробно изучали также взаимодействия двух видов в системе хищник - жертва. Ранние экологи отмечали, что правильные методы отбора проб позволяют оценивать плотность популяции или общую численность особей определенного вида насекомых на данной площади через небольшие отрезки времени. На основании получаемых при этом данных

можно построить график, отражающий изменения численности со временем. Такой график называется кривой динамики популяций. Форма этой кривой может быть описана математически посредством трех переменных: рождаемости, смертности и скорости передвижения особей в данную область и из нее. Таким образом, процессы, влияющие на скорость изменения каждой из упомянутых трех переменных, тоже ответственны за наблюдаемые изменения плотности популяции.

Процессы, ответственные за изменения численности насекомых, людей или других существ, многообразны, а их взаимодействия чрезвычайно сложны. Как мы уже отметили, из ранних авторов Мальтус и Дарвин перечислили несколько факторов, влияющих на эти процессы (война, вступление в брак в более позднем возрасте, ограниченные пищевые ресурсы, болезни, конкуренция и т. д.), а в дальнейшем другими исследователями были найдены еще десятки таких факторов. Кларк и др. (1967 г.) выделяют только два основных элемента, от которых зависит скорость изменения трех переменных: особенности, присущие виду, и влияние внешней среды. На каждую из переменных связанные между собой факторы действуют по-разному. Так, рождаемость в популяции определяется главным образом присущими данному виду особенностями, а факторы среды влияют на нее лишь незначительно. Скорость расселения зависит более или менее одинаково и от характеристик данного вида, и от влияния среды; в результате совместного действия этих факторов на особей популяции некоторые особи эмигрируют, а некоторые остаются. Смертность зависит в основном от факторов внешней среды и в гораздо меньшей степени - от особенностей вида. Учитывая это, а также то, что мы заинтересованы главным образом в биологическом подавлении насекомых-вредителей, следует сделать вывод, что для нас наиболее интересны процессы, подпадающие под раздел «Влияние внешней среды». Достаточно трудно представить себе, как можно было бы изменять в нашу пользу особенности вида-вредителя. Есть некоторые указания на то, что это может случаться естественно, например когда в результате увеличения плотности популяции насекомых фенотипические или генетические особенности этой популяции изменяются таким образом, что численность следующего поколения снижается по крайней мере локально. Такое изменение может произойти и непрямым путем, когда под действием какого-либо избирательного по возрасту фактора смертности значительное количество самок удаляется из популяции до того, как они успеют дать потомство. Однако непосредственно воздействовать в нужную для нас сторону на факторы, определяющие плотность популяции насекомых, мы можем только в случае факторов внешней среды, особенно тех из них, от которых зависит смертность.

Говард и Фиске первыми предложили механизм, который включал все известные им факторы смертности, отвечающие за популяционную регуляцию насекомых. В своем классическом исследовании непарного шелкопряда и златогузки Говард и Фиске выделили три типа факторов смертности:

- факультативные факторы, уничтожающие по мере повышения численности все большую и большую часть популяции;
- катастрофические факторы, эффект которых совершенно не зависит от редкости или обилия вида;
- факторы, в том числе птицы и другие хищники, действующие противоположно факультативным факторам; они обеспечивают уничтожение определенного числа особей каждый год, независимо от общей численности (хищники потребляют их в необходимом для себя количестве).

Сейчас для концепций, впервые сформулированных Говардом и Фиске, широко приняты термины, предложенные Смитом (1935 г.), поскольку эти термины более наглядно отражают данные процессы. Факультативные факторы называют зависящими от плотности, а катастрофические - не зависящими от плотности. Третью категорию факторов обычно называют сейчас обратно зависящими от плотности, и, как принято считать, такие факторы мало влияют на определение средней плотности популяции.

Раннюю школу математически ориентированных исследователей динамики популяций (Пирл, его последователи и другие) сменила и дополнила другая группа экологов, которая пыталась разъяснить, усовершенствовать и расширить предложенные теории и математические модели, изучая естественные популяции. Многие из них были энтомологами. Исследования и труды этих и многих других экологов популяций привели к оживленным, временами горячим дебатам об относительной важности различных регуляторных механизмов, участвующих в установлении обилия живых существ. Центральным в этих спорах был вопрос, управляются ли уровни популяций независимыми от плотности факторами, такими, как климатические, как считали Томпсон, Уваров и Андреуорта и Берч, или же зависящими от плотности, такими, как конкуренция, действие паразитов, хищников и инфекционных болезней, как считали Мальтус, Говард и Фиске, Никольсон и Смит. По сути дела, все они, разумеется, изучали и оценивали одни и те же биологические процессы, а теории и модели, предлагавшиеся ими, были лишь разными способами описания того, что каждый из них наблюдал. Возникали терминологические проблемы, проблемы определения используемых слов. Некоторые авторы делали ударение на одном аспекте проблемы, другие – на другом, третьи пытались занять беспристрастную позицию и рассмотреть проблему в целом. И, разумеется, каждый исследователь часто основывал свои выводы на наблюдениях популяций, отличных от тех, с которыми работал другой, а ведь, возможно, в некоторых популяциях отдельные аспекты видны четче, чем в других. Большое разнообразие теорий, несомненно, отражает крайне сложную природу взаимодействия процессов, которые должны охватываться данными теориями.

Сравнительно недавно появилось несколько более или менее подробных работ, касающихся динамики популяции насекомых, в которых делаются попытки рассмотреть весь предмет в перспективе, особенно в

связи с подавлением вредителей. Из этих работ вытекают два вывода. Во-первых, как и ранее, подчеркивается сложность взаимодействующих процессов, ответственных за численность насекомых, но даже при достаточной сложности благодаря использованию моделей популяций и машинному анализу изучение этих процессов вполне реально. Во-вторых, сейчас теоретики склонны считать, что плотность популяций в природе определяется не каким-то одним, а совокупностью различных компонентов механизма. Они полагают, что не следует преувеличивать роль отдельных элементов, по-видимому, каждый из них имеет значение в той или иной ситуации. Эти компоненты делят на две группы: особенности вида, на которые мы мало можем влиять, и факторы внешней среды, которые человек может изменить в ущерб вредному насекомому.

Факторы смертности, относящиеся к факторам внешней среды, делятся для удобства на две группы:

– силы, не зависящие от плотности, – это в основном капризы погоды и климата;

– силы, зависящие от плотности, часто обусловленные действием паразитов, хищников, инфекционных болезней или конкуренции за ограниченный запас пищи или ограниченное пространство. Здесь опять можно видеть, что для подавления популяций вредителя в настоящее время мы вряд ли способны влиять на физические (абиотические) факторы, например погоду или климат.

Наконец, среди элементов, ответственных за природное равновесие, есть и факторы смертности, зависящие от плотности. В эту группу входят в основном биотические факторы, и к ним мы чаще всего обращаемся, когда ищем естественные регуляторные факторы, которые можно использовать для подавления популяций вредителя.

Кратко рассмотрим современные представления о естественном регуляторном механизме. Следует отметить, что из-за большого разнообразия жизни в целом и насекомых в частности невозможно составить даже в виде программы для ЭВМ какое-либо единое общее математическое выражение, которое правильно бы описывало каждую ситуацию в изучаемой нами популяции. И все же из споров вышеупомянутых экологов и выдвинутых ими идей сложилась некоторая обобщенная, выражаемая словами концепция. В соответствии с этой концепцией все элементы естественного регулирования считаются в зависимости от обстоятельств по-своему важными и каждый из них может служить компасом в исследовании любой конкретной популяции.

Как принято формулировать в настоящее время, механизм естественного регулирования - это сложный процесс, на одно из звеньев которого обязательно действует по крайней мере один фактор, зависящий от плотности. Как правило, к необходимым элементам, участвующим во взаимодействии популяции со своей средой, относят три обширных класса компонентов:

– особенности, присущие популяции;

– так называемые «формирующие силы», или формирующее воздействие среды, которые в основном не зависят от плотности, но обеспечивают тесные рамки потенциальной емкости среды для данной популяции;

– зависящий от плотности управляющий и стабилизирующий механизм, по принципу работы напоминающий механизм обратной связи в кибернетике; он регулирует размер популяции в зависимости от особенностей вида и от рамок среды. Зависящий от плотности регулирующий механизм в некоторых случаях можно идентифицировать как ключевой фактор, который несет основную ответственность за определение размера популяции, в других случаях он может представлять собой комплекс нескольких факторов, действующих в разное время, но одинаково приводящих к общей стабилизации численности.

Если стабилизирующий механизм состоит только из одного ключевого фактора, то другие зависящие от плотности (но не участвующие в регуляции) факторы, воздействующие на популяцию, вполне можно рассматривать как внутренние компоненты формирующего воздействия среды.

По-видимому, численность большинства природных популяций стабилизируется или регулируется на уровне какой-то средней характерной плотности таким управляющим механизмом, который действует большую часть времени. У каждого из видов эти аддитивные процессы регулируются и приводятся в равновесие благодаря отрицательному воздействию сил данной среды (например, плохой погоды, недостатка пищи или убежищ). Наконец, каждый вид подвержен одному или нескольким регуляторным отрицательно действующим процессам (например, воздействию паразитов, хищников или инфекционных болезней), за счет более сильного или более слабого (в зависимости от плотности) действия которых плотность популяции снижается до сравнительно стабильного характерного уровня, наблюдаемого нами. Плотность популяции некоторых видов, например саранчи, может длительное время значительно колебаться, что, видимо, связано с крайней вариабельностью некоторых важных факторов среды, например погодных условий или непрямого воздействия последних на доступные ресурсы среды. Но, хотя в данном случае отсутствуют зависящие от плотности стабилизирующие процессы, происходящие в стабильных местообитаниях большинства видов при гораздо более низких плотностях, даже эти виды подвержены регуляции численности в их изменчивых местообитаниях за счет связанных с плотностью ограничений (например, внутривидовой конкуренции и массовой миграции).

1.4 Биологическое подавление вредных насекомых: прикладная количественная экология. Для подавляющего большинства насекомых в природе характерны такие плотности популяций, которые не позволяют отнести их к вредителям. В самом деле, по оценке Де Баха (1974 г.), вредителями можно считать всего 1% видов насекомых, живущих в Северной Америке. Благодаря процессам естественного регулирования плотность

популяций остальных 99% видов снижается до безвредного уровня. Возможны 4 пути появления вредных видов:

- проникновение вида, часто благодаря деятельности человека, в не заселенные им до того области;

- эволюционные изменения в свойствах ранее безвредного вида, приводящие его к столкновению с интересами человека;

- изменения деятельности человека, сталкивающие его с видом, ранее для него безразличным,

- увеличение численности вида, который до того лишь незначительно мешал деятельности человека, так как численность его популяций была низкой.

Увеличение плотности обычно случается либо из-за того, что ранее ограниченные ресурсы становятся более доступными, либо из-за того, что процессы, ранее сдерживавшие полную реализацию репродуктивного потенциала вида, становятся менее эффективными, либо из-за комбинации двух этих изменений. Если не принимать во внимание эволюционные изменения (п. 1.2), то можно сказать, что вид обычно приобретает статус вредителя из-за экологических изменений, связанных с взаимодействием людей, видов-вредителей и среды, общей для них. Как считают Кларк и сотрудники, «возможности борьбы с вредителями по существу ограничены способностью человека использовать потенциально полезные экологические взаимоотношения. У него нет надежды избежать взаимодействий с вредителями, но он может стремиться свести к минимуму их последствия для своего хозяйства, изменяя образ жизни участвующих в этих взаимодействиях видов. Таким образом, для целей контроля проблему вредителей лучше всего рассматривать как задачу, решение которой в идеале сводится к стабилизации численности жизненных форм, участвующих в этих взаимоотношениях на уровнях, где обеспечивается наименьший возможный ущерб в данных экономических условиях». Другими словами, когда из-за экологических изменений возникают новые вредители, логичной реакцией человека должно быть противодействующее изменение внешней среды, направленное на постоянное подавление численности вредителей или их экономического эффекта, или и того, и другого.

Все биологическое подавление вредителей покоится на представлении, что плотность многих видов-вредителей можно уменьшить изменением подходящих биологических или экологических процессов, направленным на ухудшение условий существования вредителей. Эти изменения могут касаться особенностей вида, ограничивающих факторов внешней среды или зависящих от плотности управляющих процессов. В случае классических методов биологической борьбы теория естественного регулирования, которую мы только что обсудили, прилагается к практике следующим образом: в окружающую среду вредителя вводят агенты, участвующие в зависящих от плотности регуляторных процессах, или же поощряют деятельность уже имеющихся таких агентов. К этим агентам обычно относятся паразитоиды, болезнетворные организмы или хищники

различных типов. Если выбор сделан правильно, то плотность вредителя может быть понижена до уровня, на котором он уже не является вредителем. Пользуясь терминологией теории естественного регулирования, характерная средняя плотность или положение равновесия популяции сдвигается с точки, на которой деятельность вида сталкивается с интересами человека, на такую, при которой эффект этой деятельности ничтожно мал. Это достигается внесением естественного врага вредителя, способного регулировать плотность популяции вблизи нового положения равновесия, действуя зависящим от плотности образом.

При иных методах биологического подавления насекомых-вредителей цель может достигаться вмешательством в другие процессы. Например, с помощью генетических приемов можно подавить характерные для вида репродуктивные и поведенческие функции, а также функции развития; к такому же результату приводит применение гормонов и феромонов. Агротехническими мероприятиями, введением конкурентов или устойчивого хозяина можно соответственным образом изменить не зависящие от плотности факторы среды до такой степени, что потенциальная емкость среды, а с ней и средняя плотность популяции вредителя падают.

Накопление знаний, касающихся механизма динамики популяций, а также развитие разных способов приложения этих знаний к подавлению вредителей можно только приветствовать. Но как мы определим, какую стратегию применить к определенному виду в конкретной ситуации? Вопрос о том, когда вредоносность вида начинает требовать применения подавляющих мер, тесно связан с вопросом о наилучшей стратегии: ответ на оба вопроса, мы считаем, можно найти в призыве «знай свое насекомое». Приложение наших знаний в количественной экологии и динамике популяций к практике биологического подавления насекомых-вредителей требует большего внимания к этому лозунгу, чем требовалось когда-либо для применения любых соответствующих химических методов подавления.

Для получения информации о насекомых энтомологи применяют несколько различных подходов. Существуют методы описания, наблюдения и экспериментальный метод; при этом проводят таксономические, морфологические, гистологические, генетические, физиологические и различные биологические исследования. Все эти подходы вносят свой вклад в сокровищницу знаний, из которой мы можем в любой момент получить необходимую помощь для применения биологических методов подавления вредителей. В прикладной количественной экологии популяций, возможно, самый важный подход к сбору данных о вредных насекомых - составление таблиц выживания. При исследовании динамики популяций изучают меняющиеся плотности насекомых во времени и пространстве, и процессы, вызывающие эти изменения, а таблицы выживания представляют собой способ выражения этих наблюдений упорядоченным образом, исходя из распределения смертности и ее причин по возрастам. Таблицы выживания исходно применялись для изучения демографии людей, особенно компаниями страхования жизни, которых интересовала выживаемость по раз-

личным возрастам (или, если хотите, обратный показатель – процент смертности). Эти таблицы оказались очень полезными и при изучении динамики популяций насекомых, особенно моновольтинных видов, для которых гораздо легче получить данные по возрастным группам, чем для поливольтинных видов.

Чтобы составить таблицу выживания, необходимо измерить с помощью проб одинакового размера число особей каждой стадии в данной популяции и все существующие здесь факторы смертности. При отборе проб на протяжении нескольких поколений в нескольких различных районах составляют отдельные таблицы выживания, но можно собрать полученные данные в одну таблицу. Здесь очень важен выбор и разработка подходящих обоснованных методик для сбора данных по пробам, и не меньшее внимание следует обратить на измерение независимых переменных - погоды, естественных врагов и т. д. – наряду с зависимой от них переменной - плотностью популяции вредителя. Собранные данные организуются с соблюдением некоторых общепринятых правил в таблицу выживания, в которой представлены начальная плотность и выживаемость на каждой стадии развития и факторы смертности каждой стадии, а также указан их сравнительный эффект. Если важными факторами смертности являются паразитоиды или хищники, то можно составить частично перекрывающиеся между собой таблицы выживания и для каждого из них.

Таблица выживания – простой и эффективный способ уменьшить объем большого количества данных и представить их в удобной для анализа форме. Из накопленной информации сразу выявляются некоторые данные, полезные непосредственно для практики, например даты появления и продолжительность имеющих экономическое значение стадий, а возможно, и корреляция между плотностью вредителя и уровнем повреждения урожая (экономический порог); они могут быть использованы фермерами, когда перед ними встанет вопрос о необходимости и расписании применения инсектицидов или других мер.

Экономический порог – это понятие, помогающее решить, когда плотность популяции вредителя дошла до уровня, при котором необходимо принять меры к подавлению вредителя, чтобы предотвратить экономический ущерб. Например, анализ обратной связи между данными о популяции вредителя, полученными по пробам, и данными о нанесенном ущербе может показать, что присутствие 10 или меньшего количества вредных насекомых в пробе данного размера вызовет уменьшение собранного урожая на порядок меньше того ущерба, который можно перенести без значительных экономических потерь. В этом случае превентивную химическую обработку можно не проводить. Согласно другому определению экономического порога, решение надо принимать на основании того, будет ли потенциальный ущерб меньше или больше стоимости превентивных мер. Кларк и сотрудники обсуждают важный момент, часто упускаемый в таких определениях, - связь всего сообщества вредителей и их естественных врагов с экономическим ущербом, причиняемым одним из этих вредителей. В

терминах теории динамики популяций цель подавления насекомых-вредителей заключается в поддержании равновесной плотности популяции вредителя на уровне ниже экономического порога плотности у видов, которые лишь изредка значительно превышают этот порог. Такая ситуация типична для вредителей леса, численность которых, как правило, стабильна довольно долго и находится на низком уровне, но иногда внезапно дает кратковременные пики. Особое внимание здесь уделяется таким изменениям, которые вызывают или предупреждают эти пики. У других видов, более типичных для сельскохозяйственных экосистем, плотность вредителя в норме поддерживается на равновесных уровнях выше экономического порога либо из-за большого размера популяций вредителя, либо из-за того, что порог очень низок и вредителями становятся даже редкие виды. В этом случае колебания численности популяций с практической точки зрения не имеют большого значения, и поэтому вполне достаточно уделить внимание лишь определению уровня средней характерной плотности.

Из таблицы выживания можно извлечь много другой полезной информации. Благодаря улучшенному и углубленному пониманию динамики конкретной популяции, возникающему после изучения таблицы, появляется возможность выделить с помощью биометрических методов ту стадию, которая определяет варьирование плотности популяции внутри одного поколения или между разными поколениями, и найти факторы, ответственные за это варьирование. Процесс выявления фактора, наиболее тесно связанного с изменениями плотности популяции причинной связью, называется анализом ключевого фактора. Выявление ключевого фактора полезно при планировании стратегии борьбы с вредителем, поскольку после того, как фактор выявлен, он в принципе позволяет предсказывать дальнейшие тенденции развития популяции (а значит, оценивать наносимый ущерб), постоянно измеряя лишь одну независимую переменную. Но применять методы предсказания следует с осторожностью, так как в биологии, как известно, события не всегда так точно следуют математическим расчетам, как это бывает, например, в физике, и ключевые факторы в разное время и в разных местах могут быть разными. Еще одно преимущество работ, в которых составляются таблицы выживания, - это накопление большого фактического материала, полезного при создании математических моделей популяции. Большое количество данных обычно лучше всего анализировать, разбивая их на группы, соответствующие разным периодам времени, и строя для них субмодели. Эти субмодели затем можно соединить последовательно в одну всеобъемлющую модель всего поколения. Благодаря полноте информации, собранной в таблицах выживания, модели, опирающиеся на данные этих таблиц, оказываются более обобщающими, чем другие, основанные на менее полных данных. Модели должны быть, кроме того, реалистичными и точными, т. е. они должны соответствовать биологическим процессам, имитировать их и правильно предсказывать количественные изменения. Поскольку из-за повышения требований модели постепенно становятся все более сложными, включают механизмы обратной связи и

других взаимодействий, в последнее время для их построений стали применять компьютеры. Наконец, данные, поставляемые исследованиями, в которых строятся таблицы выживания, могут быть использованы для изучения различных экологических процессов, например паразитизма, хищничества, внутривидовой конкуренции и влияния абиотических факторов - температуры или количества осадков. Разработка математических выражений, которые описывают и моделируют эти экологические процессы, позволит включить их в общую модель популяции, а это в свою очередь позволит усовершенствовать и модель, и математические выражения. Когда, наконец, построена работоспособная модель, на ней можно проводить имитационные исследования, добавляя и отнимая отдельные параметры, или увеличивая и уменьшая их значения и предсказывая, как эти изменения отразятся на плотности популяции. Этим способом можно, например, найти слабое звено в жизненном цикле вредителя и определить, на какой стадии введение естественного врага будет полезнее всего и каким должен быть этот враг. Или же можно изучить, как следует изменять ключевой фактор, уже присутствующий в окружающей среде, чтобы это изменение было наиболее эффективным.

Хотя моделирование популяций является мощным орудием биологического метода борьбы, все модели в конце концов лишь приближаются к реальности и могут давать более или менее ценную информацию. В настоящее время нам требуется как можно более полное знание динамики популяций насекомых-вредителей (и не вредителей) за долгие периоды в полевых условиях, как при низких, так и при высоких плотностях популяций. Независимо от того, насколько сложны применяемые методы математического анализа или ЭВМ, результат анализа не может быть лучше, чем анализируемые данные. Насколько нам известно, сейчас не существует уравнений или ЭВМ, которые сами были бы способны убивать насекомых; поэтому по-прежнему очень важно знать свое насекомое.

2 ПОНЯТИЕ ОБ АГРОЭКОСИСТЕМЕ И ЕЕ ОСНОВНЫЕ СВОЙСТВА

Рассматриваемые вопросы:

2.1 Агроэкосистема. Термины "экосистема" и "биоценоз" очень близки по смыслу. И в том, и в другом случае речь идет о комплексе организмов, обитающих совместно и так или иначе связанных друг с другом. Понятие "экосистема" является более широким и универсальным и в нем большее значение придается внешним связям организмов в пределах разных биотопов. Экосистема пространственно не обязательно совпадает с территорией, занятой одним геоботаническим комплексом, в случае агроэкосистемы, - культурой сельскохозяйственного растения, и функционально включает в себя биологически тесно связанные с полем обочины - срав-

нительно узкие полосы вокруг поля, как правило, покрытые дикой травянистой растительностью. Далее с увеличением расстояния от поля взаимосвязи не столь резко выражены, хотя приток мигрантов, особенно с помощью ветра, возможен с расстояний в сотни километров и более.

Кроме того, у большинства видов членистоногих имеет место сезонная смена биотопов и жизнь их популяции может быть описана только в понятиях комплекса экосистем, т. е. ландшафта в целом, по терминологии А. Ф. Зубкова – агробиоценоза. Теперь уже невозможно представлять себе природу как набор граничащих друг с другом "железных клеток" – биотопов, в пределах которых живут те или иные группы организмов.

Любая экосистема пространственно неоднородна, причем одни организмы более тесно связаны с типом растительности, а другие свободно переходят с одного участка на другой. Так, при рассмотрении территории, занятой агроэкосистемой, следует выделять по меньшей мере три зоны. Это центральная часть поля, краевая зона поля (от самого края и в среднем не менее 7–15 м вглубь него) и примыкающая к полю обочина, которая лишена культурных растений, как правило, покрыта травянистой растительностью и не подвергается никаким агротехническим воздействиям. Комплекс членистоногих постепенно изменяется от краевой зоны поля к его центру. Эти различия гораздо более резки между краевой зоной и обочиной.

Обочина начинается от края поля и может быть различной ширины (но не более нескольких метров). Дальше от края поля эта полоса даже при том же геоботаническом составе растений на ней имеет значительно меньшую связь с полем.

Все эти зоны существенно отличаются по микроклимату. Обычно наиболее сухая и контрастная по температурам зона – центр поля, наименее – обочина. Растения и их остатки на обочине замедляют изменения температуры поверхностного слоя почвы. Поэтому весной в дневное время обочина значительно холоднее, чем поле, осенью, наоборот, на обочине теплее. В зимнее время остатки растительности на обочине замедляют промерзание почвы. Эти различия могут быть одной из причин весьма распространенных сезонных миграций членистоногих весной с обочины на поле, а осенью в обратном направлении.

Освещенность на уровне почвы, особенно в начале вегетационного сезона, на поле гораздо выше, чем на обочине. Поле отличается также значительно большей разрыхленностью почвы и, конечно, в первую очередь, наличием искусственно возделываемой монокультуры сельскохозяйственного растения, в то время как на обочине имеет место сложный естественный геоботанический комплекс.

2.2 Естественная устойчивость агроэкосистем. Комплекс членистоногих играет существенную роль в существовании и функционировании агроэкосистемы. Если этот комплекс хорошо сбалансирован и представлен не только фитофагами, но и в достаточном количестве хищниками

и паразитами, то есть все основания полагать, что и агроэкосистема в целом может быть устойчивой. Здесь имеют большое значение фитофаги, не повреждающие культурные растения, и детритофаги, как дополнительные жертвы для энтомофагов. Однако их роль в агроэкосистеме практически не изучена.

Наблюдающиеся часто, а иногда и ежегодно, вспышки массовых размножений фитофагов в свое время привели к ложному, как будет показано далее, выводу, что "агроценоз практически не обладает собственной устойчивостью". Действительно, агроэкосистема возникает в результате действий человека и, благодаря монокультуре, производит впечатление весьма упрощенного и обедненного комплекса видов. Без постоянной поддержки человека культурные травянистые растения за 2–3 года полностью вытесняются дикой растительностью. Наиболее важен для земледельца, конечно, первый год после посева. В это время именно устойчивый комплекс членистоногих на поле является, наряду с малым количеством сорняков, гарантией сохранения урожая.

Возникающие на месте заброшенных сельскохозяйственных угодий экосистемы отличаются всегда более богатым видовым составом как животных, так и растений, и способны сами по себе длительно сохраняться в природе. Однако естественные экосистемы на более поздних стадиях сукцессии могут отличаться гораздо меньшим видовым богатством и при этом их устойчивость остается очень высокой. Например, ельники в средней полосе России на протяжении многих десятилетий не претерпевают существенных изменений. Следовательно, устойчивость любой экосистемы положительно коррелирует с видовым богатством только на ранних стадиях сукцессии, в число которых можно включить и агроэкосистему. Устойчивость же определяется не столько видовым разнообразием, сколько отработанностью (постоянством) экологических взаимосвязей, для чего требуется несравненно больший период времени, чем несколько тысяч лет культурного земледелия.

Агроэкосистема создается искусственно, хотя ее энергетическая основа та же, что и у естественных экосистем – солнечный свет. Человек прилагает колоссальные усилия, чтобы на ограниченном участке земли сплошным покровом произрастали обычно чуждые данному району растения. Естественно, что набор фитофагов в поле достаточно мал, зато объекты, приспособившиеся к питанию культурным растением, имеют практически неограниченную кормовую базу и, следовательно, возможности для массового размножения. Однако монокультура почти не влияет на комплекс энтомофагов, разнообразие которых на поле может не уступать естественному. Только сугубо специализированные паразиты могут выпадать из комплекса видов из-за отсутствия на поле их хозяев. Обычно на поле присутствуют также и детритофаги, служащие дополнительным источником питания для хищников.

Поскольку на поле обилие хищников и паразитов в ряде случаев достаточно, чтобы сдерживать массовое размножение фитофагов, то есть до-

статочно оснований считать, что в принципе агроэкосистема в течение срока возделывания сельскохозяйственной культуры может быть устойчивой. Отметим однако, что большое количество энтомофагов на поле может быть гарантировано только при отказе от применения химических средств защиты растений.

Едва ли можно согласиться с тем, что неустойчивость агроэкосистем связано со значительным изъятием продукции. Во-первых, для большинства сельскохозяйственных растений агроэкосистема существует лишь на протяжении одного вегетационного сезона, практически до уборки урожая, и на следующий год заменяется другой. Во-вторых, кроме изъятия продукции, агроэкосистема получает дополнительную энергию и питание за счет агротехнических мероприятий.

Несколько иное объяснение частым вспышкам массового размножения дал Саузвуд. Не без оснований он утверждает, что значительная часть вредных фитофагов принадлежит к числу r-стратегов, т. е. они способны к быстрому размножению и расселению. Энтомофаги буквально не успевают сдержать массовое размножение фитофагов, и вся агроэкосистема оказывается неустойчивой. Однако зависимость от уровня численности хозяина проявляют только высокоспециализированные паразиты. Основными же регуляторами численности фитофагов являются энтомофаги - генералисты. Если на поле или же поблизости есть и другие жертвы, такие энтомофаги могут еще до вспышки численности вредителя быть в достаточном количестве, чтобы остановить его массовое размножение. При этом энтомофагам не обязательно быть r-стратегами.

Территория вспаханного поля, лишенная растений, действительно, заселяется прежде всего растениями и животными r-стратегами, среди которых имеются и фитофаги, и энтомофаги, и детритофаги. Однако уже засеянное поле резко отличается от пионерных сообществ, так как культурные растения образуют обычно достаточно плотный покров.

Мало того, что поле, временно лишенное растительности, с её появлением должно заново заселяться фитофагами и энтомофагами. Голая почва создает также крайне неблагоприятные для большинства членистоногих микроклиматические условия, особенно для перезимовки или переживания других неблагоприятных условий. Правда, если на таком поле имеются какие-то остатки мертвой растительности, на поле остаются детритофаги и питающиеся ими хищники.

Наблюдения, проведенные не только на самом поле, но и в соседних биотопах, показывают, что в принципе агроэкосистема может быть устойчивой, благодаря постоянному притоку на поле энтомофагов из других биотопов. Однако это возможно только при условии бережного отношения к природе и рациональной организации агроландшафта.

2.3 Биологическое разнообразие в пределах агроэкосистемы. Под биоразнообразием мы понимаем показатель, который складывается из двух параметров: количества видов и степени выравненности обилия всех этих

видов. Следовательно, биоразнообразие возрастает с увеличением количества видов в данном биотопе и уменьшается, если присутствуют какие-то существенно доминирующие по численности виды. Общее уменьшение биоразнообразия при высокой антропогенной нагрузке на местность – печальный и давно известный факт. Разрушение природных биоценозов, обеднение флористического богатства в связи с занятием площади под сельскохозяйственные культуры, загрязнение среды и урбанизация неизбежно ведут к гибели многих видов животных и растений. Общепринято, что со снижением биоразнообразия уменьшается и устойчивость экосистемы в целом.

Однако антропогенное воздействие до определенного предела может привести даже к увеличению биоразнообразия. Так, лесные "островки" в индустриальном и сельскохозяйственном ландшафтах сохраняют биоразнообразие, которое оказывается больше, чем в крупных лесных массивах. Как известно, наиболее богат видами экотон, т.е. переходная зона между биотопами, а мозаичность ландшафта, естественно, увеличивает площадь, занятую экотонами. С другой стороны, не без оснований высказывается, что высокая мозаичность ландшафта может затруднять поиск жертв энтомофагами и, таким образом, повышать возможность возникновения вспышек массового размножения фитофагов.

Интересно, что даже многократное применение пестицидов иногда приводит в дальнейшем к повышению видового разнообразия. Возможно, что такое явление может быть связано и со снижением уровня межвидовой конкуренции после падения численности массовых видов.

Как отмечалось выше, биоразнообразие зависит от количества видов в данной выборке и от степени выравненности численностей входящих в эту выборку видов. Чем больше доминирует какой либо вид, тем меньше индексы биоразнообразия. Видовое богатство членистоногих агроэкосистемы определяется рядом факторов - агротехникой, включая использование пестицидов и гербицидов, географическим районом, сохранностью естественной флоры и фауны. Общее количество видов, собранных на поле, часто ниже, чем в ближайших луговых и лесных биотопах. На обочинах же видовое богатство, как правило, наиболее высокое. Именно поэтому умеренное распаивание участков и их занятие сельскохозяйственными культурами может увеличить биоразнообразие членистоногих всей местности в целом. Доминирование отдельных видов в агроэкосистеме проявляется прежде всего у фитофагов – вредителей сельскохозяйственных растений. Среди энтомофагов такое же доминирование можно ожидать, прежде всего, у специализированных паразитов в конце вспышки массового размножения их хозяина.

Если возрастание обилия отдельных видов фитофагов на поле совершенно очевидно, то вопрос о доминировании среди энтомофагов гораздо сложнее. Так, в средней полосе России с помощью ловушек Барбера четко выявляются два вида супердоминантов (жужелицы – *Poecilus cupreus* L. и *Harpalus rufipes* Deg). Эти виды сменяют друг друга в течение веге-

тационного сезона. Похожая картина наблюдается и в других регионах и странах, в том числе и в Краснодарском крае. Тем не менее, вывод о снижении биоразнообразия жужелиц на поле был бы преждевременным. Почвенные пробы, взятые там же, показывают, что на самом деле численность этих видов на поле не так уж велика. По данным почвенных проб в Московской области самыми многочисленными являются представители нескольких видов рода *Bembidion*. Различия между результатами, полученными с помощью напочвенных ловушек и почвенных проб, связаны с тем, что напочвенные ловушки выборочно вылавливают жужелиц, наиболее активно "сканирующих" поверхность почвы и относительно крупных, что увеличивает их инерцию. Данные, полученные с помощью любых ловушек и вообще любых привлекающих факторов, существенно искажают представление о структуре доминирования в экосистеме, повышая уровень доминирования отдельных видов и снижая индекс биоразнообразия Шеннона не менее чем в 1,5–2 раза по сравнению с реальной картиной в экосистеме. Следовательно, к индексам биоразнообразия надо подходить очень осторожно, так как большинство методов сбора не адекватно отражают реальное соотношение численностей видов. По-видимому, наиболее близкую к истине картину дают биоценометрические исследования, в том числе и почвенные пробы. К сожалению, эти методы очень трудоемки.

Четко прослеживается связь между разнообразием растений и биоразнообразием членистоногих, при обогащении флоры всегда уменьшается численность доминирующих фитофагов и увеличивается доля энтомофагов в общем списке видов. Был отмечен реальный факт - отрицательная корреляция между биоразнообразием всех насекомых на поле и обилием тлей на сельскохозяйственных злаках. Взаимосвязь между биоразнообразием растений и насекомых не является прямолинейной. Так, при зарастании ранее распаханых полей в умеренной зоне максимум флористического разнообразия достигается через 7–5 лет. За ним следует постепенное снижение биоразнообразия растений. Разнообразие же фитофагов и хищников сначала тоже быстро увеличивается, но потом остается примерно на прежнем уровне. Эти же авторы считают, что биоразнообразие насекомых связано не столько с флористическим богатством, сколько с гетерогенностью местообитаний.

Биоразнообразие насекомых, в свою очередь, может влиять на флористическое богатство. Уничтожение с помощью инсектицида листогрызущих насекомых приводит к мощному развитию многолетних злаков, вытесняющих прочее разнотравье и, таким образом, снижает флористическое разнообразие. Наоборот, гибель от специального пестицида корнегрызущих насекомых увеличивает количество видов растений на опытных площадках.

Кроме того, биоразнообразие в центре поля, на его краях и травянистых обочинах представляет собой результат сложных взаимодействий и подвержено сезонным изменениям.

Обочина – это главный источник энтомофагов на поле. Энтомофаги

кормятся на поле, но обычно не в состоянии на нём перезимовывать. Соответственно, полевые энтомофаги в неблагоприятный сезон собираются в массе на обочине. В результате выравнивается обилие видов на обочине снижается. Но обочина является частью агроэкосистемы и многие энтомофаги, зимующие на ней, с наступлением весны опять заселяют поле и уничтожают размножающихся там вредителей.

По-видимому, сходное явление имеет место и в течение суток. Многие герпетобионты не могут найти на самом поле подходящие укрытия и поэтому ежедневно мигрируют на поле с обочин в поисках пищи, а потом возвращаются обратно. Во всяком случае, в Подмосковье почвенные пробы, отражающие реальную численность жуужелиц, показывают её снижение по направлению к центру поля, в то время как сборы почвенных ловушек, зависящие от уровня активности насекомых на поверхности почвы, наоборот, максимальны в центре поля.

Только в результате таких перемещений насекомых в пределах агроэкосистемы она может стать устойчивой. В принципе, и для каждой экосистемы имеет место свой оптимальный уровень биоразнообразия, при котором она будет наиболее устойчива.

Можно сделать общий вывод, что, чем больше биоразнообразие в данной местности, тем больше шансов на то, что поле заселят хищники и паразиты и агроэкосистема будет устойчивой и саморегулирующейся, т.е. охрана природы сама по себе является важнейшей частью защиты растений. Однако сельскохозяйственное использование местности само по себе может снижать биоразнообразие, в основном, только в центральной части поля. Биоразнообразие на обочине, как правило, существенно выше, чем даже в окружающих поле биотопах. Число видов жуужелиц в плодовом саду, давно не подвергавшемся обработке пестицидами, почти вдвое выше, чем в лесу, граничащем с этим садом.

2.4 Число видов и общая экологическая характеристика комплекса членистоногих агроэкосистем. Число видов членистоногих, обнаруживаемых на полях с любой сельскохозяйственной культурой и в любых географических зонах, обычно достигает нескольких сотен. На первом месте по числу видов чаще всего оказываются энтомофаги (паразиты и хищники), на втором – фитофаги, а на третьем – детритофаги. Примерно столько же, как и детритофагов, вылавливается членистоногих, не имеющих прямого отношения к агроэкосистеме. Очень незначительно число видов антофилов. После внесения органических удобрений на поле могут быть найдены некоторые виды копрофагов, в основном, жуков и двукрылых.

Приведем некоторые примеры. Так, в СНГ на хлопчатнике обнаружено 350 видов членистоногих, из них 64,0% составляют паразиты и хищники, 22,7% – фитофаги. Среди последних только 4,0% – потенциальные вредители хлопчатника. На посевах люцерны в Туркменистане было зарегистрировано даже 560 видов членистоногих. Здесь фитофагов несколько

больше, чем других форм – 45,7%. Из них 9,35% – монофаги люцерны. 24,7% от общего количества составили хищники, 16,54% – паразиты и 5,56% – сапрофаги. Информация о комплексах членистоногих яблоневых садов более противоречива. В штате Вирджиния (США) обнаружено 162 вида членистоногих, из которых 35% – энтомофаги, 33% – фитофаги, 14% – детритофаги и 18% – случайно попавшие в сад виды. Однако Ф. Козар, пользуясь разными методами сбора, обнаружил в яблоневых садах в Венгрии 1759 видов насекомых. Из них 51% видов он относит к так называемой аэроэнтомофауне, 31% видов были в сборах на яблоневых деревьях и 18% видов – в почве. Он указывает, что на многолетних посадках примерно в 3 раза больше насекомых, чем на однолетних. Согласно И. Я. Полякову и Л.М. Копаневой с культурой пшеницы в бывшем СССР было связано 669 видов насекомых, из них 416 видов фитофагов и 253 – энтомофагов. Эти авторы объединили данные по многим географическим районам.

Следует подчеркнуть, что выше речь шла о количестве видов. При определении суммарного обилия на первом месте оказываются фитофаги, численность же хищников и паразитов примерно в 3 раза меньше.

Как мы отмечали выше, монокультура существенно снижает видовое разнообразие фитофагов на поле. Число их видов заметно увеличивается в том случае, если на поле есть сорняки. Набор паразитических видов, хотя и связан с комплексом фитофагов, но значительно меньше зависит от сельскохозяйственной культуры.

Хищники – генералисты почти всегда одни и те же на всех культурах, хотя разный микроклимат на полях и даже в пределах одного поля может влиять на количественное соотношение видов.

Самое высокое видовое богатство по всем группам членистоногих всегда имеет место в переходной зоне, т. е. на обочинах (экотон). Это касается не только фитофагов, связанных с флористическим разнообразием, но также и таких хищников - генералистов, как пауки и жуужелицы. Меньше всего видов всегда в центре поля. Края поля как пространственно, так и по количеству видов занимают промежуточное положение. Важно отметить, что влияние обочины положительно сказывается на видовом богатстве членистоногих даже на расстоянии от нее в 200 м вглубь поля.

Представляет большой интерес сравнение комплекса членистоногих поля и прилегающих биотопов. Так, в Центральной зоне России смешанный лес без включения опушек и полей отличается очень низким видовым богатством, примерно таким же, как в центре поля. Однако в лесу обитают, прежде всего, специализированные виды, почти не попадающиеся на поле. В принципе, на поле проникают, прежде всего, виды, приспособленные к открытым пространствам. Но даже в степных районах на поле оказываются далеко не все виды, обитающие в целинной степи. По данным Г. Я. Бей-Биенко, в окрестностях Орска в целинной степи обнаружено 330 видов наземных беспозвоночных, из которых только 142 вида проникает на поля. Правда, численность особей на 1 кв² в степи равна 199, а в поле – 351. После распахивания степи на поле появляются даже новые виды, такие как

тли – *Brachycolus noxius* Mordv. и питающаяся этими тлями божья коровка – *Adonia variegata* Goeze.

Подобным же образом, далеко не все виды, принадлежащие к луговой фауне, способны заселять поля. Так, в Татарстане на лугах найдено 59 видов мух семейства *Chloropidae*. Из них только несколько видов способны заселять поля с сельскохозяйственными культурами, однако численность этих видов на поле может быть исключительно высокой.

Такое поведение фитофагов можно было бы объяснить их пищевой специализацией. Однако, и некоторые хищники, в большом количестве встречающиеся вокруг поля на участках с естественной травянистой растительностью, отказываются переходить на него. К числу таких хищников можно отнести некоторых мух семейства *Empididae* (*Empis* spp. и виды других родов), многих пауков семейств *Salticidae* и *Clubionidae*.

2.5 Хищники и паразиты в агроэкосистеме. Комплексы фитофагов хорошо изучены и подробно описаны в учебниках сельскохозяйственной энтомологии. Значение детритофагов как дополнительных жертв энтомофагов может быть очень большим, потому что они встречаются на поле даже при отсутствии там наземной растительности и, соответственно, и фитофагов. Однако роль этой экологической группы в привлечении энтомофагов на поле и поддержании естественного баланса совершенно неизвестна. Здесь мы остановимся только на основных группах энтомофагов и акарифагов, наиболее типичных для агроэкосистем и обеспечивающих экологическое равновесие в пределах комплекса членистоногих. Особое внимание мы уделим неспециализированным энтомофагам, так как именно они играют ключевую роль в регуляции численности вредителей. Некоторая специализация - преимущественное питание тлями - имеет место у афидофагов, однако большинство из них способны использовать и другую пищу, например, яйца насекомых. Конечно, видовой состав членистоногих зависит от географического района. Здесь мы остановимся на представителях членистоногих, типичных для полей Центральной России и Краснодарского края.

Среди хелицероных на поле постоянно присутствуют пауки (*Aranea*). Как правило, их обилие довольно значительно. Есть основания считать, что их роль в естественном балансе агроэкосистемы достаточно велика.

Пауки-волки *Lycosidae* ищут добычу преимущественно на поверхности почвы и в этом отношении подобны жукам-жужелицам. Они, как и другие пауки, охотно поедают тлей, двукрылых на разных стадиях развития и ногохвосток. Многие из этих пауков также охотно питаются цикадами и клопами. Лишь некоторые пауки-волки могут подниматься по растительности и попадать в сачок при энтомологическом кошени. В особых случаях, как, например, на посевах риса, именно эти, также способные ходить и по поверхности воды пауки, являются главным фактором, сдерживающим размножение бабочек-огневок – основных вредителей риса во многих районах Юго-восточной Азии. В Венгрии на полях озимой пшени-

цы именно пауки-волки доминируют среди пауков – герпетобионтов.

На растительности в поле часто попадаются пауки семейств *Thomisidae*, *Tetragnathidae* и *Linyphiidae*. Пауки-бокоходы (*Thomisidae*) – подстерегающие хищники, представители двух других семейств делают паутину разных типов. Показано, что все эти пауки поедают большое количество фитофагов и могут иметь большое значение для сохранения естественного баланса агроэкосистемы. Правда, пауки-бокоходы рода *Misumena*, подстерегающие жертву на цветах, уничтожают не только вредные формы, но также паразитических перепончатокрылых и мух-сирфид. Роль пауков высока не только на полях, но также в садах и виноградниках. Так, пауки *Clubionidae* в большом количестве заселяют гроздья винограда и поедают там гусениц гроздовой листовёртки. Пауки *Linyphiidae* поедают, в основном, ногохвосток, в меньшей степени тлей и двукрылых, и предпочитают делать свою паутину в тех частях поля, где больше всего их жертв. В целом, в Англии пауки этого семейства довольно равномерно заселяют поля с озимой пшеницей.

Следует подчеркнуть, что пауки, будучи сами хищниками, играют также важную роль альтернативных жертв для других хищных форм, особенно для жуужелиц.

По-видимому, особенно велико значение в сохранении природного баланса пауков, обитающих на растительности. Эти пауки относительно медленно заселяют поле, особенно его центральную часть. Это, скорее всего, связано с тем, что, в отличие от пауков-герпетобионтов, передвигающихся по поверхности почвы, пауки-хортобионты мигрируют в растительном ярусе, который смыкается на поле относительно поздно. В итоге, такие важные вредители как тли, клопы-черепашки и некоторые листоеды, начиная заселение тоже с краев поля, позже оказываются наиболее обильными именно в центре поля, т. е. там, где на растительности меньше всего хищников-генералистов. Герпетобионты же, как пауки, так и жуужелицы, заселяют поле гораздо равномернее.

Сенокосцы (*Opiliones*) встречаются довольно часто, но только на полях с определенными прилегающими биотопами. Эти хелицеровые заселяют преимущественно краевую зону поля. Они уничтожают там насекомых как на растительности - прежде всего тлей, так и на поверхности почвы. Сенокосцы активны в основном в ночное время. Их роль в естественном равновесии агроэкосистемы пока не ясна.

Клещи-краснотелки (*Trombidiphormes*, *Parasitengona*) довольно крупных размеров и легко отличаются от других клещей по их интенсивно красной и бархатистой окраске. Эти клещи в Средней полосе России почти не заходят на поле, хотя могут быть довольно обильны на обочине. Наоборот, в Краснодарском крае клещи-краснотелки – массовые формы в поле на поверхности почвы, особенно в весеннее время. Эти клещи способны уничтожать яйца других членистоногих, откладываемые ими у основания стеблей растений, в частности яйца кукурузного мотылька. Не исключено, что клещи-краснотелки являются главным фактором, сдерживающим раз-

множество растительноядных двукрылых, хотя есть основания считать, что их основной пищей на поле являются ногохвостки, которые очень обильны весной на поверхности почвы, К сожалению, роль краснотелок в жизни агроэкосистемы почти не изучена.

Известно большое количество видов хищных клещей, принадлежащих к другим группам. Размеры всех этих клещей очень малы. Роль клещей в регулировании агроэкосистемы может быть очень значительной. Необходимо специальное изучение альтернативных (дополнительных) жертв клещей, чтобы поддержать их популяцию при отсутствии или малом количестве фитофагов на поле.

Многоножки, по-видимому, не играют большой роли в жизни агроэкосистемы, хотя возможно, что некоторые хищные формы уничтожают вредителей в скважинах почвы.

Наибольшее количество важнейших хищников и паразитов относится к классу насекомых. Многие из видов насекомых сравнительно легко различимы и могут быть индикаторными для практических работников. В некоторых случаях, когда в одно время и в одном месте встречается несколько близких и трудно различимых видов, по-видимому, можно ограничиться группой видов. Остановимся вкратце на энтомофагах, относящихся к классу насекомых, по порядку, принятому систематикой.

Уховертки (*Dermaptera*) активно хищничают, поедая на растениях тлей и различных личинок насекомых, особенно гусениц. Правда, иногда уховертки могут употреблять и растительную пищу. Их активность приходится в основном на ночное время, поэтому легче всего уховерток выявить энтомологическим кошением после захода солнца. Уховертки могут передвигаться и по поверхности почвы, и время от времени попадают в почвенные ловушки. Присутствие уховерток в поле существенно зависит от окружающих биотопов. Они больше всего активны в краевой зоне, подобно сенокосцам.

Среди клопов (*Hemiptera*) много хищных форм. Здесь следует отметить представителей четырех семейств - *Nabidae*, *Anthocoridae*, *Miridae* и *Pentatomidae*. Клопы *Nabidae* – относительно крупные формы, они легко отличимы от представителей других семейств и способны поедать цикадок, других клопов, мух и тлей. К сожалению, по крайней мере в Средней полосе России, эти клопы в основном держатся по краям поля и гораздо чаще встречаются за его пределами.

Хищники-крошки (*Anthocoridae*), несмотря на свои мелкие размеры, сравнительно легко различимы, благодаря характерной форме тела. Они уничтожают тлей, червецов, мелких гусениц и особенно паутиных клещей. К сожалению, на полях, которые были под нашим наблюдением, они встречались относительно редко, хотя, по-видимому, они заселяют практически только краевую зону поля. По данным О. Д. Ниязова и др., эти клопы являются важными хищниками-генералистами на хлопковых полях Туркменистана, но, в основном тоже на краях поля. Из хищников-крошек особенно распространены такие, как *Anthocoris nemorum* L. и *Orius niger*

Wolff.

Среди относительно трудно различимых клопов-слепняков (*Miridae*) преобладают растительноядные формы. Однако многие из этих клопов наряду с растительной пищей способны активно хищничать. Таковы клопы родов *Deraeocoris* и *Campylomma*, которые в Средней Азии оказываются важнейшими регуляторами численности паутиных клещей и тлей. Очень обильный в Средней полосе России клоп *Lygus rugulipennis* Popr., известен как фитофаг. Клопы этого вида могут питаться на еще мягких зернах пшеницы, но как указывает А. Варис, это не ухудшает качество муки и даже уменьшает преждевременный опад зерен. Вообще, эти клопы-слепняки явно предпочитают питаться на сорняках, в Московской области - на ромашке непахучей. Кроме того, клопы этого вида могут хищничать, что немало важно, если принять во внимание их обилие. В частности, они высасывают яйца мух и колорадского жука.

Клопы-щитники (*Pentatomidae*) – чаще всего растительноядные формы. Среди них попадаются и активные хищники, которые редко встречаются на полях. Правда, сейчас можно встретить специально выпускаемых на поля против колорадского жука завезенных из Америки клопов-щитников родов *Podisus* и *Perillus*. Эти клопы, которых разводят на биофабриках, иногда могут выживать и размножаться в природе, что наблюдается, в частности, и в Краснодарском крае.

Многие жуки (*Coleoptera*) играют важнейшую роль в естественной устойчивости агроэкосистемы. Среди них особенно массовыми являются жужелицы (*Carabidae*). Основное место деятельности этих активных хищников - поверхность почвы, пространство под растительными остатками и поверхностный слой почвы. Так как значительная часть фитофагов для окукливания спускается с растения на землю или откладывает яйца на растения на уровне земли, то именно жужелицы могут иметь особое значение в регулировании их численности. Жужелицы поедают также любых членистоногих, случайно упавших с растений. Личинки жужелиц живут в скважинах почвы и также почти всегда являются активными хищниками. Имаго некоторых видов жужелиц способны довольно глубоко проникать в почву. Таковы представители родов *Clivina* и *Scarites*. Некоторые жужелицы поднимаются и на растения (в основном представители родов *Amaga* и *Harpalus*). Однако здесь они, по-видимому, скорее выступают как фитофаги, поедающие, прежде всего, семена сорняков. В определенной степени на растения способны подниматься и жуки легко различимого вида *Anchomenus dorsalis* Pont., которые в Европе считаются важнейшими регуляторами численности тлей. Правда, в Краснодарском крае жуки этого вида держатся, в основном на обочинах, хотя отдельные особи встречаются даже в центре поля на расстоянии до 400 м от его края. Среди жужелиц также имеется серьезный вредитель хлебная жужелица – *Zabrus tenebrioides* Goeze. Имаго и личинки этого вида являются растительноядными формами.

Наиболее распространенные виды жужелиц и в ряде стран Европы, и

в европейской части России, которые могут быть индикаторными. Весной и в начале лета – медная жужелица – *Poecilus cupreus* L., характеризующаяся расширением тела на уровне надкрыльев и типичной медно-бронзовой или голубоватой окраской, а позже по сезону – жужелица волосистая – *Harpalus rufipes* Deg., которую легко отличить по смоляно-черной окраске, рыжим ногам и нежному рыжеватому пушку, покрывающему тело. На Кубани к этим видам следует добавить ярко окрашенный вид *A. dorsalis* и группу жуков-бомбардиров рода *Brachinus*. Последние легко выделяются по синим надкрыльям и голове и ярко оранжевой переднеспинке, однако виды этого рода относительно трудно различимы.

Все указанные выше виды жужелиц могут быть легко учтены с помощью напочвенных ловушек Барбера, но реально наиболее обильны как на поле, так и за его пределами, не указанные выше виды, а жужелицы рода *Bembidion*. Значение этих видов может быть очень существенным, благодаря их большой численности и возможной способности поедать яйца насекомых, особенно мелких двукрылых. Представители этого рода плохо вылавливаются напочвенными ловушками. Они невелики и их сравнительно трудно отличать от других мелких жуков, поэтому они не могут быть индикаторными видами. Напомним также, что эффект хищника определяется не только его обилием, но и размерами.

К сожалению, роль жужелиц в общем балансе существенно снижается, так как, во-первых, большинство видов заселяют практически только краевую зону поля и, во-вторых, они, за редкими исключениями, неспособны освоить травянистый ярус.

Другая важная для агроценоза группа жуков – это жуки-хищники семейства *Staphylinidae*. Относительно крупные представители нескольких видов рода *Philonthus* заселяют поле и активно передвигаются по поверхности почвы и в её скважинах. Эти жуки могут быть относительно массовыми и существенно дополнять роль жужелиц. К сожалению, численность жуков-хищников, в отличие от жужелиц, резко меняется от года к году. Более мелкие виды жуков-хищников также могут играть существенную роль в агроэкосистеме. Так, жуки *Aleochara bilineata* Gill. уничтожают яйца и личинок капустной и луковой мух. Этот вид в массе разводят для практических нужд. Некоторые жуки из рода *Tachyporus* охотно поднимаются на нижние листья растений, где поедают грибковые нарастания, а также тлей. Особенно активными хищниками являются их личинки. Все жуки-стафилины, в отличие от большинства массовых видов жужелиц, отлично летают и способны быстро заселять поле, что очень важно для естественного баланса в экосистеме. К сожалению, популяции этих жуков нестабильны по численности, виды трудно различимы и большинство из них очень мелкого размера. Поэтому вряд ли возможно выделить среди них индикаторные виды.

На растительности нередко попадаются хищные жуки-мягкотелки (*Cantharididae*), которые в Средней полосе России особенно обильны в начале лета. Наряду с хищничеством, они также поедают цветочную пыль-

цу. Как хищники они могут иметь большое значение в регулировании комплекса насекомых на поле, тем более, что они бывают многочисленны и, согласно Н. М. Пшеничниковой, предпочитают центральную часть поля.

Специально выделяют большой комплекс хищников-афидофагов, а также поедающих щитовок, ложнощитовок и червецов. Основными афидофагами являются имаго и личинки жуков-коровок (*Coccinellidae*), личинки златоглазок (*Chrysopidae*), личинки некоторых цветочных мух (*Syrphidae*), а также личинки некоторых галлиц (*Itonididae*). В регулировании численности тлей существенную роль играют златоглазки (*Chrysopidae*). Личинки, а также имаго некоторых видов поедают тлей и яйца других насекомых. Пища имаго более разнообразна и включает также зерна пыльцы и медвяную росу – сладкие выделения тлей. Среди насекомых, уничтожающих тлей, червецов и представителей близких к ним групп, особенно выделяются жуки-коровки, которые также могут питаться медвяной росой и сахаристыми выделениями растений, в том числе нектаром. Практически все эти насекомые могут быть отнесены к числу индикаторных групп или видов. Имаго жуков-коровок хорошо летают и способны быстро заселять поле, включая его центральную часть.

Паразитов, среди которых много перепончатокрылых и двукрылых, достаточно трудно отличить по внешнему облику от нейтральных для агроэкосистемы видов. Однако их относительно легко учесть, если собрать яйца или личинок вредителя в поле и содержать их в лаборатории. В ряде случаев их обилие легко определить, например по цвету яиц (яйца, зараженные трихограммой, темнеют), а в некоторых случаях после вылета имаго паразитов остаются характерные вздутые шкурки на растениях - так называемые мумии тлей после выхода наездников *Aphidiinae*. Роль паразитов в регулировании численности ряда массовых видов фитофагов, например клопа-черепашки, исключительно велика. Поэтому необходимо тщательное изучение биологии паразитов. Среди наиболее важных аспектов их жизни особенно ограничивают их численность условия зимовки, а также наличие альтернативных хозяев, которых паразиты могут использовать при отсутствии или недостаточной численности их основных жертв.

3 ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЕЖДУ ФИТОФАГАМИ И РАСТЕНИЯМИ

Рассматриваемые вопросы:

3.1 Свойства системы растение – фитофаг. Устойчивый баланс в агроэкосистеме может достигаться не только в результате взаимодействий между фитофагами и энтомофагами, но также в результате влияния растений и членистоногих-фитофагов друг на друга. Роль растений в жизни членистоногих исключительно велика. Растения предоставляют им самые разнообразные укрытия, пищу и в ряде случаев материал для постройки

жилищ. Растения значительно увеличивают поверхность, на которой могут существовать членистоногие, так, общая площадь всей листвы может в 10 и более раз превышать её проекцию на поверхность почвы, обеспечивают многоярусное размещение животных.

Взаимоотношения между членистоногими и растениями очень разнообразны и охватывают весь спектр от несомненного мутуализма, когда растение и насекомое не могут существовать друг без друга, как в случае опыления цветков, и до подобия хищничества, когда членистоногое полностью уничтожает растение. Роль опылителей хорошо известна. Многие растения, например люцерна, не могут дать семена в отсутствие насекомых, питающихся на цветках и способных их опылять.

Ниже охарактеризованы различные аспекты способности агроэкосистемы сохранять устойчивость на основе взаимодействий между фитофагами и растениями. В принципе, такие отношения обычно могут быть охарактеризованы как взаимоотношения между паразитом и хозяином. Однако растения и насекомые настолько приспособились друг к другу за сотни миллионов лет их совместного существования, что питание фитофагов нередко оказывается даже полезным для растений. Продемонстрировано, что растения, умеренно поврежденные насекомыми, растут быстрее, благодаря ускорению фотосинтетических процессов. Во многих случаях наблюдается также дополнительное ветвление растения, что повышает его жизнеспособность. Разреживание некоторых посевов в результате повреждения фитофагом также может оптимизировать условия произрастания. С другой стороны, фитофаги чаще всего устраняют слабые и отмирающие растения, тем самым увеличивая пространство для других более жизнеспособных. Экскременты фитофагов, падающие на поверхность почвы, существенно повышают ее плодородие, а медвяная роса, накапливающаяся под растениями, зараженными тлями, увеличивает обилие азотфиксирующих бактерий в почве.

Необходимо также подчеркнуть, что использование устойчивых к вредителям сортов культурных растений является важнейшей частью интегрированной системы защиты растений и обязательно должно быть одной из основ экологизированной (экологической) защиты, так как не представляет никакой опасности для экосистем и может быть высокоэффективным.

3.2 Поиск насекомым кормового растения. При поиске кормового растения насекомое использует как зрительные, так и обонятельные ориентиры. Расстояние, на котором может быть обнаружено растение, обычно удивительно мало. Так, колорадский жук начинает привлекаться растением картофеля с расстояния меньше 1 метра, что может быть причиной особенно массового его скопления на больших полях картофеля.

Зрительные ориентиры обычно воспринимаются на большем расстоянии, чем химические. Так, в экспериментах с искусственными моделями растений было показано, что гессенская муха способна реагировать на модель растения, не имеющую запаха, на расстоянии, начиная с 25 см, в

то время как запах растения эффективен для привлечения этого объекта лишь в пределах нескольких сантиметров. В зрительном восприятии большую роль играет цветовая гамма и общий облик растения. Бабочки-белянки, например, отказываются откладывать яйца на краснокочанную капусту. Иногда определенную роль играют даже такие признаки, как форма листьев, что было показано для некоторых бабочек.

Запах растений определяется очень сложным комплексом химических веществ. Так, было показано, что воздух поблизости от растения хлопчатника содержит 54 химических вещества, причем этот комплекс зависит не только от вида растения, но и от его физиологического состояния. Если запах одного растения смешивается с запахом других растений, непригодных для питания данного фитофага, привлекательность кормового растения заметно снижается. По-видимому, это одна из причин большей защищенности растений при совместном посеве нескольких культур на одном поле или поблизости друг от друга. Аналогичное снижение привлекательности растений может быть получено, если в естественной комбинации химических веществ, выделяемых растением, искусственно увеличить концентрацию одного из компонентов.

В ряде случаев поиск кормового растения существенно зависит от абиотических факторов. Так, мухи – *Anastrepha obliqua* в тропических районах предпочитают откладывать яйца на кормовые растения, затененные стоящими вблизи деревьями. Для одного из видов бабочек было показано предпочтение разных кормовых растений на протяжении сезона, явно связанное с абиотическими факторами. Эта бабочка откладывает яйца на растительность только в тех местах, где температура варьирует в пределах 24–30 градусов. В результате весной гусеницы этого вида могут быть найдены на растениях, заселяющих открытые солнечные места, а летом только на таких растениях, которые растут в тени деревьев. Такое влияние абиотических факторов на поиск кормовых растений в ряде случаев может объяснить приуроченность некоторых видов фитофагов либо к центру поля, либо к его краям, где возможно затенение деревьями.

3.3 Поведение насекомого на поверхности растения. Следующим этапом является анализ нелетучих химических веществ на поверхности растений, который производится с помощью антенн, щупиков или яйцеклада. Так, бабочка – монарх *Danaus plexippus* способна определить кормовое растение только после посадки на него. Бобовые тли – *Aphis fabae* садятся одинаково часто как на кормовые растения, так и не являющиеся ими. Однако после непродолжительного контакта с не кормовым растением тли его покидают. Экстракт некоторых растений, таких, как например дикий табак, нанесенный на поверхность кормового растения другого вида, отпугивает от него фитофагов.

Физические свойства поверхности кормового растения могут также влиять на его выбор фитофагом. Скользкий восковой слой на листьях может препятствовать внедрению в ткань листа некоторых минирующих ли-

чинок. У ряда насекомых имеются специальные приспособления для жизни на таких поверхностях, например тарзальные пульвиллы у цикадок – *Empoasca* spp., служащие как присоски, или же крохотные железы на тарзальных пульвилах некоторых жуков-листоедов, выделяющие липкое вещество. Закреплению и движению насекомых по поверхности растения могут существенно мешать волоски - трихомы. Так, длинные трихомы механически препятствуют маленьким сосущим насекомым, например, тлям, добираться до эпидермиса растения своим хоботком. Паразит – *Encarsia formosa* заражает своего хозяина - белокрылку - гораздо охотнее на листьях огурца с гладкой поверхностью, чем на покрытых волосками. Самки листоеда – *Oulema melanopus* обычно отказываются откладывать яйца на густо опушенные листья пшеницы. Личинки первого возраста, оказавшись на таких листьях, не могут нормально питаться и почти все погибают. В свою очередь, обилие белокрылки зависит от угла наклона трихом. Если трихомы с помощью электробритвы удалить с поверхности листьев, такие листья более охотно заселяются тлями.

Трихомы часто содержат специальные железы. Секрет этих желез может быть липким, что особенно опасно для мелких насекомых, репеллентным, детеррентным, т.е. препятствующим питанию, или токсичным для насекомых. В частности, выделения трихом дикого картофеля *Solanum berthaultii* содержит вещество, препятствующее питанию и влияющее на поведение колорадского жука. Отметим, что выделения трихом могут иногда наносить и косвенный вред растению. Так, экскреты трихом ядовиты для паразитических насекомых.

Волоски на поверхности растения, с другой стороны, могут быть полезны фитофагам при их ориентации на поверхности растения. Так, только что выведшиеся гусеницы бабочки – *Chilo partellus* находят места на растениях, пригодные для их питания, ориентируясь по наклону волосков. Известно также, что некоторые насекомые предпочитают садиться на волосистые листья. В частности, ряд бабочек охотно откладывает яйца на такие поверхности.

3.4 Химический состав растения. Насекомое, питающееся на растении, поглощает химические вещества, принадлежащие к двум основным группам.

Первая группа – это пищевые вещества (в основном первичные метаболиты). К ним относятся белки и аминокислоты, липиды, сахара, нуклеотиды, минеральные соли и витамины. Отметим, что концентрация этих веществ в растении практически всегда значительно ниже, чем в животных тканях. Таким образом, растительные ткани имеют гораздо меньшую пищевую ценность, чем пища хищников и паразитов. Показано, что ассимиляция растительных тканей меняется в пределах 2–38%, а животных тканей – в пределах 38–51%. Правда, переваривание растительной пищи существенно облегчается благодаря микросимбионтам, обитающим в кишечнике насекомого. В некоторых случаях реальной пищей фитофага яв-

ляются не сами растительные ткани, а грибы и другие микроорганизмы внутри или на поверхности растения.

Состав этого комплекса веществ примерно одинаков у всех растений, но концентрации отдельных компонентов могут существенно различаться.

Концентрация пищевых веществ может несколько возрасти в растениях под влиянием стресса, например в результате длительной засухи. Это является одной из причин массовых размножений фитофагов в засушливые годы.

Другая группа химических веществ – это, так называемые, вторичные вещества. Они не являются обязательными продуктами метаболизма растений. Большинство из них специфично только для определенных видов растений. Правда, все же не имеется четкой границы между первичными и вторичными веществами. Известно более 100 000 химических соединений, которые могут быть причислены к вторичным веществам. Все они не имеют пищевой ценности для насекомых. Некоторые из этих веществ давно известны и широко используются человеком. Приведем далее основные группы вторичных веществ.

Алкалоиды (никотин, папаверин, кокаин, стрихнин, хинин, кофеин и другие). Некоторые из этих веществ являются пищевыми детеррентами или токсинами для насекомых.

Терпеноиды и стероиды – самая большая группа вторичных соединений. Гераниол, лимонен, пинен и некоторые другие вещества определяют характерный запах растения и могут служить аттрактантами для насекомых, питающихся растениями этого вида. С другой стороны, некоторые из веществ этой группы являются пищевыми детеррентами. Таковы сапонины, которые также могут выступать как ингибиторы протеазы, т. е. затруднять пищеварение у фитофагов. Некоторые растения, особенно папоротники и голосеменные, продуцируют экдостероиды. Их концентрация в растении может быть в 5 раз выше, чем концентрация этих гормонов в насекомых. Поэтому такие вещества являются прекрасной защитой против большинства фитофагов. К той же группе веществ принадлежат фитогормон гибберелин и токоферолы (например, витамин Е). Сескитерпены, обнаруживаемые на поверхности листьев томатов, являются очевидной защитой от фитофагов. Удаление этих веществ путем обмывания листьев в метаноле приводит к увеличению выживаемости гусениц *Spodoptera exigua*.

Фенолы включают в себя группу флавоноидов. Например, такие вещества как лютеолин и антоциан, определяют окраску лепестков цветка. Некоторые вещества из этой группы являются пищевыми детеррентами, но они же могут быть использованы специализированными по питанию фитофагами для распознавания своего кормового растения. Широко распространены и относящиеся к этой же группе вещества – танины. Они существенно снижают активность ферментов у насекомых, так как химически связывают белки и насекомые не способны переварить их в своем кишечнике.

Глюкозинолаты – это глюкозиды, присутствующие в горчичном

масле. Такие вещества типичны в основном для крестоцветных растений и служат очень сильными пищевыми стимуляторами для видов, питающихся ими. Среди этих веществ особенно известен синигрин, который, как известно, стимулирует питание листогрызущих насекомых даже совершенно непригодными для переваривания субстратами, например бумагой. Для многоядных фитофагов эти же самые вещества препятствуют питанию и могут быть токсичными.

Цианогены – вещества, которые при повреждении растительных тканей генерируют очень токсичную синильную кислоту. Так, хорошо известно, что смятые листья черемухи имеют характерный запах этого вещества.

Таким образом, многие вторичные вещества могут быть дистантными репеллентами, ингибиторами процесса питания и/или пищеварения, а в ряде случаев являются токсинами. Однако одновременно те же самые вещества могут быть аттрактантами и стимуляторами питания или откладки яиц у других видов. Поэтому более правильно рассматривать вторичные вещества в растениях как регуляторные механизмы при взаимодействиях растения со всеми его окружающими организмами. Эти вещества ограничивают количество видов насекомых, питающихся на растении.

Интересно, что растения, зараженные некоторыми эндофитными грибами, продуцирующими алкалоиды, оказываются ядовитыми для листогрызущих насекомых. Сами растения мало страдают от этих грибов.

Концентрация вторичных веществ в растении зависит от условий, в которых произрастают растения. В благоприятных для них местах растения развиваются быстро и их ткани содержат лишь небольшое количество алкалоидов и цианогенов. Такие растения мало нуждаются в физической или химической "обороне", так как они способны быстро компенсировать вред, нанесенный им фитофагами. В частности, быстро растущие листья содержат меньше танинов, чем медленно растущие.

Подчеркнем, что исследование особенностей растения, препятствующих их повреждению фитофагами, имеет также большое практическое значение в связи с селекцией устойчивых сортов.

3.5 Изменение химического состава растений под влиянием насекомых. Повреждения, наносимые насекомыми, обычно приводят к увеличению концентрации вторичных веществ в тканях растения, например никотина в листьях растения табака, танинов в листьях дуба и фенолов в листьях березы. Растения картофеля и томатов реагируют на питание на них колорадских жуков увеличением концентрации ингибиторов протеиназы. Интересно, что даже искусственное повреждение листы березы тоже отрицательно влияет на развитие и размножение некоторых бабочек-пядениц. Подобные взаимодействия, очевидно, могут быть существенными регуляторами, препятствующими массовому размножению фитофагов и поддерживающими общий баланс в экосистеме.

По-видимому, взаимодействие внутри самого комплекса членисто-

ногих (регулирующее влияние хищников и паразитов) обычно оказывается более значительным. Если же роль энтомофагов в регулировании численности фитофага невелика, изменения пищевого субстрата в результате питания фитофагов становятся основным фактором, сдерживающим размножение последних. Так, для листовичной моли – *Coleophora sibiricella* было показано, что массовое размножение этой бабочки приводит к такому биохимическому изменению хвои, которое резко снижает как выживаемость гусениц, так и плодовитость бабочек.

Описан пример еще более резких взаимодействий между фитофагом и растением, напоминающим взаимосвязь между популяциями хищника и жертвы. Гусеницы бабочки – *Tyria jacobacea* могут почти полностью уничтожать популяцию их кормового растения-крестовника (*Senecio jacobae*). В результате из-за отсутствия корма популяция бабочки почти сводится на нет. За несколько лет популяция крестовника восстанавливается и после этого опять начинает возрастать численность бабочек. Период таких колебаний численности этих двух связанных друг с другом популяций занимает несколько лет, причем максимум численности яиц, откладываемых бабочками, имеет место через 1–2 года после максимального расцвета популяции крестовника.

Важно подчеркнуть, что изменения биохимического состава растительной ткани под влиянием питания фитофагов не являются специфическими. Такие же изменения могут быть вызваны механическим повреждением растения или засухой. При этом не только увеличивается концентрация вторичных соединений, но также возрастает пищевая ценность растения. Засуха приводит к увеличению содержания в тканях таких веществ как аминокислоты, а в результате она может стимулировать массовое размножение фитофагов. Противоречие между повышением концентрации отрицательно действующих на насекомых вторичных соединений и одновременным увеличением пищевой ценности растения приводит в результате к разным общим реакциям популяций фитофагов на растения, подверженные стрессу. Насекомые, делающие ходы в растительных тканях, а также сосущие насекомые обычно воспринимают эти изменения состояния растений в целом как положительные, а членистоногие, образующие галлы, и грызущие листья чаще чувствуют себя хуже на таких растениях.

Вторичные соединения, выделяющиеся из растения при его повреждении фитофагом, могут быть также сигналами для других организмов. Имеются отдельные сообщения о том, что летучие вещества, дополнительно испускаемые растением при повреждении фитофагом, могут восприниматься рядом стоящими растениями того же вида. Такие вещества являются сигналом опасности и соседние растения повышают концентрацию вторичных веществ, например фенолов, в своих тканях еще до прихода фитофагов. Такая информация получена только для древесной растительности. К сожалению, травянистые растения в этом отношении, по видимому, не исследованы.

Если такая коммуникация между растениями пока еще подвергается сомнению, то особая привлекательность растений, повреждаемых фитофагами, для хищников и паразитов хорошо доказана. Образно говоря, растение как бы зовет энтомофагов на помощь. Важно отметить, что эти сигнальные летучие вещества нередко отсутствуют в неповрежденном растении и вырабатываются только как реакция на повреждение фитофагом. Так, растения *Phaseolus lunatus*, зараженные паутинным клещом *Tetranychus urticae*, продуцируют особые вещества – терпеноиды, которые не обнаруживаются в здоровом растении. С помощью ольфактометров было четко показано, что именно эти терпеноиды активно привлекают хищных клещей *Phytoseiulus persimilis*. Механически поврежденные растения тоже могут привлекать хищных клещей, но не в такой степени как поврежденные паутинным клещом. Сходным образом, паразитические мухи *Cysenis albicans* находят своего хозяина-гусениц зимней пяденицы *Operophtera brumata* по запаху поврежденных ими листьев. Правда, к чисто растительным источникам этого запаха может примешиваться еще и отрыжка гусениц. Не исключено, что такой механизм привлечения энтомофагов играет большую роль в естественной устойчивости агроэкосистемы.

3.6 Приспособления фитофагов к вторичным соединениям. Фитофаги регулируют свой жизненный цикл и меняют свое размещение на растении с тем, чтобы по возможности избежать вредного для них воздействия вторичных веществ. Так, гусеницы бабочки пяденицы *Operophtera brumata* могут питаться только молодой весенней листвой дуба. Более зрелые листья этого дерева содержат слишком много для них таннинов. Некоторые личинки, минирующие листья, питаются только губчатыми тканями – мезофильными клетками листвы и не трогают верхние палисадные слои. Показано, что в палисадном слое 38% сухого веса составляют сапонины, в то время как в оставшейся части листа содержание этих веществ – не более 1,3%.

В некоторых случаях растительные насекомые способны при питании избегать мест в тканях растения, где концентрация вторичных веществ особенно высока. Так, сосущие насекомые-фитофаги, проникая хоботком вглубь растения, обходят такие места и добиваются своими стилетами до флоэмы или же ксилемы, где концентрация этих веществ очень мала. В других случаях слюна, выделяемая насекомыми, способна разрушать некоторые из вторичных веществ. Вредное действие таннинов может быть также нейтрализовано высоким рН в кишечнике насекомого.

Ряд насекомых способен использовать едкие или ядовитые вторичные вещества кормового растения для своих собственных целей. Благодаря этому, насекомые становятся токсичными или несъедобными для своих естественных врагов. Подобным же образом может быть использована и смола растений. Так, личинки пилильщиков, питающихся на хвойных деревьях, накапливают в себе смолу и выплевывают ее на приближающихся хищников или паразитов. Мы указывали выше, что таннины, содержа-

щиеся в дубовых листьях, тормозят рост и развитие насекомых. Однако гусеницы непарного шелкопряда, питающиеся дубовыми листьями с высоким содержанием таннинов, более устойчивы к бакуловирусным инфекциям.

Не все вещества, которые насекомые заимствуют у растений, ядовиты или вредны для энтомофагов. Так, гусеницы некоторых бабочек, например бражников, приобретают окраску благодаря сохранению в кожных покровах хлорофилла и каротиноидов, взятых из кормовых растений.

3.7 Опорные структуры растения, смолы и питание насекомых.

Опорные структуры растений представлены в основном целлюлозой, которая может механически защищать растение от повреждений. Особенно этот эффект выражен у семян растений. Далеко не всякое насекомое способно прогрызть скорлупу ореха. Широко известно, что внедрение панцирных сортов подсолнечника, в семена которых гусеница подсолнечниковой огневки (*Homoeosoma nebulellum* Нв.) не в силах проникнуть, спасло эту культуру в СССР.

Показана отрицательная корреляция между уровнем грубости ткани листа, с одной стороны, и привлекательностью для фитофагов и скоростью развития последних, с другой. Смола и млечный сок иногда затапливают ходы, сделанные насекомыми внутри ствола. Эти же вещества приводят к тому, что у насекомого склеиваются челюсти, крылья и лапки или насекомое целиком приклеивается к субстрату. Мы отмечали выше, что массовое размножение фитофагов, возникающее под влиянием засухи, связано с повышенной концентрацией питательных веществ в растительных тканях. Однако возможна и другая причина массового размножения фитофагов на хвойных растениях – снижение давления смол в растительных тканях.

4 ФОРМИРОВАНИЕ И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЭНТОМОФАУНЫ АГРОЛАНДШАФТА

4.1 Формирование комплекса членистоногих агроэкосистемы.

Членистоногие, заселяющие пространство агроценоза, безусловно, существовали и в дикой природе до появления человека. Формирование комплекса членистоногих на поле – довольно сложный процесс. При распашке целинной степи членистоногие, в основном, погибают или уходят на оставшиеся места со степной растительностью. Причины их гибели следующие: изменение структуры почвы, ее температурного и влажностного режима, исчезновение кормовых растений, как центров консорций, а также воздействие агротехнических приемов.

Ряд членистоногих всё же приспособляются к жизни на посевах. Среди них виды, размножающиеся вне пределов поля, но мигрирующие на дальние расстояния и охотно питающиеся культурными растениями (многие саранчовые), насекомые, мигрирующие на зиму на опушки леса

или на обочины поля, например, клоп-черепашка, листоед-пьявица и значительная часть хищников и паразитов, обитатели взрыхленных грызунами почв и растений на этих местах (многие клопы и листоблошки, такие важные вредители, как жуки *Anisoplia austriaca* Hbst, *Pentodon idiota* Hbst, озимая совка *Agrotis segetum* Schiff.). На полях оказываются также насекомые, предпочитающие изреженный травостой (жужелицы *Poecilus cupreus* (L.) и многие виды родов *Harpalus* и *Amara*, шелкоуны родов *Melanotus*, *Agriotes*, чернотелки *Opatrum sabulosum* L.). Часто встречаются и насекомые, зимующие в многолетних или озимых растениях, а также в растительных остатках (двукрылые *Oscinella*, *Chlorops*, *Mayetiola*).

Таким образом, фауна поля формируется в основном за счет местных видов. Так, при вспашке целинных земель в Казахстане в 50-е годы доминантными видами на пшенице оказались: пшеничный трип *Haplothrips tritici* Kurd., серая зерновая совка *Hadena sordida* Vkh., сибирский остроголовый клоп *Aelia sibirica* Reutt., хлебная полосатая блоха *Phyllotreta vittula* Reutt). Все эти олигофаги обитали до распаивания на степных злаках. Резкое увеличение пищевых ресурсов и более высокая пищевая ценность культурной пшеницы, по сравнению с зернами диких злаков, явились причиной небывало массового размножения серой зерновой совки в первые годы освоения целины. По-видимому, в это время произошло "ускользание" этого вида из-под пресса паразитов и хищников. Однако через 5-6 лет возделывания пшеницы на целинных землях возник новый уравновешенный комплекс насекомых. При этом значительно увеличилось число видов насекомых на полях, снизилась их суммарная численность, возросло видовое разнообразие и количество энтомофагов. Таким образом, местные виды хищников и паразитов быстро приспособились к сдерживанию популяции этой совки в новых условиях на низком уровне.

Следует сравнить с последним процессом еще далеко не закончившееся за много десятилетий становление комплекса энтомофагов у такого важного завезенного из Америки вредителя, как колорадский жук.

В случае распашки целинных земель, лежащих поблизости от давно окультуренных, происходит постепенное заселение новых посевов без каких-либо вспышек массового размножения. Это явно связано с наличием там устойчивого комплекса членистоногих агроэкосистемы.

На культурных растениях обычно поселяются местные олигофаги и полифаги. Если же растение чуждо местной флоре, его фитофагами становятся только многоядные насекомые. Примерно так происходит заселение лесопосадок. Заметим, что переход насекомых на новые для них растения осуществляется очень постепенно, что, по-видимому, связано с выработкой новых пищевых рас.

4.2 Историческое становление комплекса членистоногих агроэкосистемы. Несколько сложнее обстояло дело при распаивании новых участков в лесной зоне России. Здесь, казалось бы, исходно таких открытых мест, которые могли бы поставлять насекомых для полей, практически

нет. Действительно, сукцессия растительных сообществ на этой широте всегда приводит к появлению леса. Зброшенные поля через определенное время заселяются древесной растительностью. Без вмешательства человека, уничтожающего эту растительность, все пространство суши должно быть занято лесом. Однако же на полях мы, действительно, видим большой комплекс растений и животных открытых пространств. Помимо членистоногих, здесь следует вспомнить, например, о птицах, таких как полевой жаворонок и перепел.

Люди появились на Среднерусской равнине около 20 тысяч лет назад. Это конец плейстоцена – ледникового периода. В это время ландшафт был совершенно иным. Гигантские горы льда поднимались над долинами. Летом они постепенно таяли, освобождая значительные пространства суши, бывшие под ними. Конечно, на этих пространствах растительность сначала полностью отсутствовала. Мощные потоки воды, образующиеся при таянии льда, размывали почву. Именно в это время возникли необычайно широкие долины таких относительно небольших в наше время рек как Москва-река и Клязьма. Поблизости от воды в низинах рос лес, во многом сходный с современным. На плакоре же оставались громадные пространства, занятые травянистой растительностью, так называемая, тундростепь. Её заселение древесной растительностью было маловероятным из-за очень умеренного количества осадков. Климат в то время был исключительно сухим, во-первых, по тому, что ледники вобрали в себя громадное количество воды и площади морей и океанов существенно уменьшились, во-вторых, горы льда "забирали" на себя влагу из воздуха (подобно морозилке холодильника).

В то время древесная растительность также интенсивно уничтожалась крупными животными, населявшими равнину. Мамонты ломали деревья и отдельные ветви, съедая их листву, а шерстистые носороги объедали верхушки подроста и кустарники. Именно в это время, когда климат был сухим и холодным, образовалась фауна Средней полосы России. Сообщества тундростепи, по-видимому, были относительно устойчивыми, но рядом с ними должны быть существовать участки, иногда обширные, с изреженной растительностью или совсем без неё, местами с взрыхленной почвой. На плакоре таковыми были колонии степных грызунов, а также места с интенсивным вытаптыванием копытными животными. Ниже в долинах, благодаря мощной водной эрозии, возникали многочисленные речные размывы грунта и сбросы. Мы уже упоминали выше об обширных пространствах, лишенных растительности, оставшихся после отступления ледников, долговременного или сезонного. На всех таких участках возникали пионерные сообщества растений и соответствующие ему комплексы членистоногих. Потом там полностью проходила флористическая сукцессия, а иногда они вновь размывались водой или покрывались льдом. Соответственно, им необходимо было постоянно искать новые, пригодные для пионерной растительности и комплекса животных участки, поэтому здесь выработалась r-стратегия, характеризующаяся прежде всего высоки-

ми миграционными способностями и большой плодовитостью. Так сформировался комплекс сорняков, а с ними вместе комплекс вредителей, уже заранее нацеленный на любые, благоприятные для них растения, а с ними вместе комплекс их паразитов и хищников.

Неоднократно подчеркивалось, что большинство вредителей являются г-стратегамии, поэтому энтомофаги буквально не успевают сдержать размножение фитофагов и агроэкосистема оказывается очень неустойчивой. Вероятно, это лишь констатация ситуации, имеющей место в наше время на полях, благодаря варварскому отношению человека к природе. К питанию фитофагами г-стратегамии приспособлены многие массовые и быстро размножающиеся хищники и паразиты. Типичные обитатели мест с разреженной растительностью, например такие жуки как *Poecilus cupreus* и пауки семейства *Lycosidae*, успешно заселяют поля и процесс приспособления хищников и паразитов к сельскохозяйственным угодьям, по-видимому, идет и в настоящее время, потому что большие распаханное пространства появились в России только, начиная с XVIII-XIX вв. Задача защиты растений в настоящее время – максимально способствовать этому процессу, создавая оптимальные условия для энтомофагов.

По-видимому, жизнь в агроландшафте приводит к определенным эволюционным изменениям морфологии и физиологии. Так широко распространенная жука *Poecilus cupreus* в Подмосковье, как правило, не способна к полету, летают очень немногие особи этого вида. В то же время в Мордовии, которая находится не так уж далеко от Подмосковья, летающие жуки этого вида попадаются очень часто. Не исключено, что на землях, регулярно распаханых на протяжении столетий, как в обследованном нами районе Подмосковья, способность к полету утрачивается. В нем нет необходимости – открытые полевые пространства всегда присутствуют на одних и тех же местах. В Мордовии же земли были освоены значительно позже и жуки еще не успели к этому приспособиться. Можно предположить, что по той же причине утратил полет другой массовый вид жуков *Harpalus rufipes*, тоже типичный для нарушенных биотопов. По-видимому, оба эти вида до появления распаханых пространств были г-стратегамии.

В дикой природе участки с нарушенным по различным причинам растительным покровом попадают редко и из года в год на разных местах. Членистоногие, не обладающие способностью к активному полету или к пассивному переносу ветром, практически не могут их найти.

В принципе, потеря способности к полету типична для процесса доместикации животных. Яркий пример такого процесса - разводимый в неволе тутовый шелкопряд, бабочки которого уже на протяжении тысячелетий не могут летать. Однако разведение в лаборатории комнатных мух на протяжении даже нескольких десятков поколений приводит к появлению особей, почти потерявших способность к полету.

Как мы отмечали выше, г-стратеги благодаря своим миграционным способностям быстрее всего способны заселять местность после катастро-

фических воздействий. Так, во фруктовых садах, при обработке пестицидами резко повышается количество видов г-стратегов, которые постепенно сменяются К-стратегами.

4.3 Комплексы членистоногих в разных частях поля и на обочинах. Рассмотрим обилие массовых видов членистоногих в разных зонах поля, на обочинах, а также в прилегающих биотопах за весь сезон суммарно. Минимальное количество видов клопов, жуков и пауков вылавливается в центре поля, независимо от географической зоны. Больше всего видов насекомых всех групп встречается на обочине. Как более подробно будет показано выше, практически все фитофаги, сначала заселяют края поля, но лишь отдельные виды позже оказываются наиболее массовыми в центре поля. К числу последних можно отнести клопа-черепашку, клопов *Lygus rugulipennis*, некоторых массовых тлей. Преимущественно остаются в краевой зоне листоеды разных видов *Phyllotreta* и *Oulema melanopus*. Примерно такую же картину распределения в поле показывают перепончатокрылые – хлебные толстоножки (*Eurytomidae*) на стерне яровой пшеницы.

Видовое богатство хищников также убывает от обочины к центру поля. Это очень четко прослеживается на примере пауков-герпетобионтов и пауков, заселяющих травянистый ярус, а также жужелиц и многих других форм.

Однако численность особей, собранных в разных местообитаниях, не всегда соответствовала этому правилу. Так, количество выкашиваемых сачком особей хищных клопов всех семейств действительно максимально на обочине и меньше всего в центре поля. Однако, в Краснодарском крае больше всего особей жужелиц было собрано ловушками в краевой зоне поля, а в Подмосковье - в центре поля. Некоторые жужелицы; явно предпочитали для охоты центральную часть поля, как например массовый вид *Poecilus cupreus* в Московской области. В Австрии к этому виду присоединяется *Brachinus eximius*, а в Краснодарском крае – *B. elegans*. Как мы отмечали выше, пауков в Средней полосе России оказывалось на обочине всегда существенно больше, чем на краю поля. Но на юге России в лесополосах обилие пауков, пойманных как сачком, так и напочвенными ловушками, было максимальным. Важно отметить, что соотношение между результатами сборов герпетобионтных форм (жужелицы и часть пауков) на обочине и в центре поля было равно примерно 2–3, в то время как сборы пауков, обитающих на растительности в этих зонах, различались в 7–20 раз. Следовательно, герпетобионты (обитатели поверхности почвы) значительно более равномерно распределяются в агроэкосистеме, чем хортобионты (обитатели травяного яруса).

Последний вывод имеет очень большое значение для разработки экологического управления популяциями вредных форм. Наиболее уязвимыми, т.е. наименее обеспеченными хищниками-генералистами, оказываются надземные части растений в центральной зоне поля. Именно в этой части поля достигается максимальная плотность популяций и начинается

вспышка массового размножения большинства фитофагов-вредителей.

4.4 Сезонные изменения размещения членистоногих в пределах агроэкосистемы. Естественно, что каждый вид членистоногого имеет свою сезонную циклику, в результате чего наличие имаго или личинок на поле ограничено определенным временем. Кроме того, членистоногие большинства видов не остаются постоянно на поле, а мигрируют с него на обочину и в близлежащие биотопы с разнообразной растительностью или на соседние поля.

Возможны несколько причин таких миграций. Наиболее обычная из них – это трудности зимовки. Иногда миграции, особенно у крупных членистоногих связаны с суточными изменениями абиотических факторов. Здесь особую роль могут играть различия в температуре поверхностного слоя почвы на обочине и на поле. Как уже отмечалось выше, изменения температуры на обочине заметно запаздывают. В итоге, членистоногие, весной покидая обочины в благоприятное время суток, остаются на поле, где теплее. Наоборот, осенью членистоногие, оказавшись на обочине, уже не покидают её, так как поверхность почвы на поле значительно холоднее. Однако сезонные миграции могут быть связаны с различиями в освещенности и влажности воздуха.

Сезонные миграции могут быть нацелены на поиск мест размножения. Часто они вызваны трудностями, возникающими у членистоногих в связи с агротехническими мероприятиями, особенно обработкой поля пестицидами, или же поиском необходимого корма и/или убежищ.

Лишь немногие виды членистоногих способны перезимовывать на поле. Естественно такие возможности больше в южных районах. Так, несомненно, всю зиму проводят на поле имаго клещей-красотелок в Краснодарском крае. По-видимому, на поле с озимыми культурами в южных районах также способны перезимовывать пауки семейств *Araneidae*, *Tetragnathidae* и *Thomisidae*. Пауки-волки *Lycosidae* способны зимовать на полях, по-видимому, в любых географических районах и независимо от сельскохозяйственной культуры. В поле на озимых культурах могут перезимовывать яйца, личинки, куколки некоторых растительноядных двукрылых. Ряд паразитических перепончатокрылых, а также некоторые жуки, особенно *Staphylinidae*, также способны перезимовывать на поле в растительных остатках. Возможности зимовки, по-видимому, расширяются на полях с многолетними травами. Однако даже на озимых посевах почва зимой промерзает гораздо интенсивнее, чем на обочинах, покрытых травянистой растительностью, и в примыкающих к полю естественных биотопах. Многие зимующие насекомые погибают от холода при снижении температуры субстрата, в котором они находятся ниже – 7,5 градусов. Экспериментально показано, что выживание жужелиц и стафилинид в зимнее время минимально на местах, лишенных растительности. Остатки прошлогодней травянистой растительности, гниющая листва и древесная труха особенно благоприятны для зимовки, так как колебания температуры здесь суще-

ственно сглажены.

4.5 Суточные миграции членистоногих. Хорошо летающие или способные к быстрому передвижению насекомые могут мигрировать на поле и обратно с обочин и из окружающих биотопов в зависимости от времени суток. Так, показано, что крупные кузнечики день проводят на опушке близлежащего леса, а вечером переходят на поле. Подобным же образом мигрируют некоторые сверчки, которые ночью выходят из леса на поле, а утром возвращаются назад и прячутся в лесной подстилке. Как мы отмечали выше, сходные миграции могут иметь место у жужелиц, которые выходят для охоты на обильное пищей поле, но не находят там подходящих мест для укрытий на время покоя. Именно недостаток укрытий в поле может служить причиной слабого заселения его центральной части хищниками-герпетобионтами. Последнее более очевидно на полях большого размера.

Иногда суточные миграции ограничиваются перемещением из почвы или из нижнего яруса растительности в верхний. Только днем на верхних листьях растений находятся имаго и личинки жуков-коровок и личинки златоглазок. В это же время наверху можно найти яйцеедов-теленомин. Наоборот, в основном в сумерки и ночью на верхних листьях растений оказываются личинки цветочной мухи *Melanostoma mellinum* L. и имаго златоглазок, клопы-черепашки. После захода солнца ухвертки поднимаются на растения.

Более сложный пример суточных миграций в пределах растений обнаружен при изучении поведения большой хлопковой тли *Acyrtosiphon gossipii* Mordv. Поздним утром тли сидят на верхушечных листьях хлопчатника и легко попадают в сачок при кошени, в середине же дня, когда температура воздуха летом в Туркмении достигает до 40 градусов, тли спускаются по растению вниз и часть тлей прячется в трещинах почвы. К вечеру с понижением температуры тли опять могут подниматься на верхушечные более прогреваемые солнцем листья. Вечером после захода солнца тли переходят на центральный стебель и постепенно передвигаются вверх. В это время транспирация прекращается и вместе с этим останавливается в стебле ток холодной влаги из почвы. Ранним утром до 80% тлей концентрируется на верхушке стебля в точке роста, образуя как бы единую гроздь. В точке роста температура в это время на несколько градусов выше температуры окружающего воздуха. Следовательно, учеты многих насекомых с помощью сачка могут показать совершенно разные результаты в зависимости от времени суток.

4.6 Миграции, вызванные другими причинами. Как отмечалось выше, иногда имеют место миграции в связи с поиском мест размножения. Например, бабочки кукурузного мотылька спариваются только на обочинах поля. Обработки гербицидами, по-видимому, не вызывают существенных миграций с поля, но пестициды, например децис, приводит к мас-

совой миграции с полей на обочины хорошо летающих видов жужелиц, таких как *Anchomenus (Agonum) dorsalis* (Pont.) и жуки-бомбардиры рода *Brachynus*. Не исключено, что имаго многих видов фитофагов тоже не погибают при применении пестицидов, а улетают или уходят на другие поля. Возможно, что многие жужелицы после уборки урожая или распашки поля тоже перемещаются на соседние поля.

Естественно, что созревание и высыхание растений на поле приводит к миграциям растительноядных членистоногих. За ними следуют также более или менее специализированные паразиты и хищники. Особенно высока "мобильность" афидофагов: божьих коровок, цветочных мух сирфид и златоглазок. Хищники - генералисты более привязаны к определенному биотопу, но и они скапливаются в местах, где обильны фитофаги. Подчеркнем, что наличие пищи является лишь ограничивающим фактором, но не решающим. Во многих местах, заселенных потенциальной добычей, хищники и паразиты могут практически отсутствовать в силу неблагоприятного для них микроклимата.

4.7 Формирование комплекса членистоногих на протяжении сезона. Приведем здесь примеры, показывающие как формируется комплекс членистоногих на посевах озимой пшеницы на протяжении вегетационного сезона в Средней полосе России и на юге нашей страны.

Рассмотрим сначала поведение фитофагов. Многие из них заселяют поле весной с обочин (листоеды – *Oulema melanopus* L., огородные блошки – *Phyllotreta*, частично мухи разных видов – *Oscinella*. По-видимому, несколько позже начинают мигрировать на поле тли и клопы-слепняки. Отметим, что значительная доля этих мелких форм может попадать на поле из биотопов, расположенных на десятки и даже сотни километров. В начале дня, особенно в весеннее время, восходящие токи воздуха подхватывают массу мелких насекомых: тлей, цикадок и мух, которые поднимаются на высоту в сотни метров и там подхватываются ветром. К вечеру восходящие токи ослабевают и этот воздушный "планктон" начинает оседать вниз. Не исключено, что многие насекомые опускаются не на любые поверхности и, таким образом, избегают гибели в водоемах. Существенную роль в локализации таких мигрирующих насекомых играют ветроломы, которыми могут служить лесополосы, группы деревьев и кустарников, изгороди. В зоне затишья с подветренной стороны всегда скапливается большое количество насекомых.

Некоторые, часто относительно крупные фитофаги заселяют поле активно. Таковы, например клопы-черепашки, зимующие в лесной подстилке как в лесополосах, так и в отдаленных лесах. Весной эти клопы предпочитают края поля.

В дальнейшем происходит перераспределение этих фитофагов на поле. Так, тли *Macrosiphum avenae* F. в Краснодарском крае сначала заселяют в основном края поля, а потом пик их обилия в течение месяца постепенно смещается к центру поля, но, по-видимому, до самого центра (400 м

от края) этот пик не доходит. Аналогичным образом происходит передвижение пика численности к центру поля у вредной черепашки. Если перезимовавшие имаго обнаруживаются чаще по краям поля, то клопы нового поколения оказываются преимущественно в его центре. Иная картина сезонного перемещения наблюдается у популяции клопа *Lygus rugulipennis* Poppr. и злаковых мух *O. pusilla* Meig. на небольших полях Подмосковья. Оба вида быстро заселяли поле, с начала мая концентрируясь в его центре, но позже клопы оказывались равномерно распределенными по всему полю, в то время как мухи с конца мая стремились вообще покинуть поле, переходя на обочины. Мы показали выше, что энтомофаги - хортобионты, например пауки, значительно более обильны по краям поля, чем в его центре. Вполне возможно, что максимум численности массовых фитофагов оказывается в центре поля потому, что по краям эти фитофаги уничтожаются хищниками и паразитами.

Подчеркнем, что сезонные изменения численности фитофагов в разных частях поля необходимо принимать во внимание при учетах и проведении мониторинга.

Далее остановимся на пространственной динамике хищников и паразитов. Клеши-красотелки на юге России в массе встречаются в поле уже в конце марта. Они явно там зимуют, так как их численность в это время наиболее высока в центре поля, т.е. в 400 м от его края. Позже численность красотелок всюду снижается и уже в конце мая они редки.

Пауки могут перемещаться в течение сезона с обочин на поле как, например подмосковные *Tetragnatha extensa* (L.) и *Xysticus ulmi* (Hahn.) Первый вид далее равномерно заселяет и все поле, и обочину, а второй распространяется почти только на края поля, а в центре этот вид относительно редок. Более южный вид пауков семейства Araneidae *Hypsosinga pygmaea* (Sund.) весной сразу же оказывается на поле, которое заселяет почти равномерно, но с небольшим преобладанием в центре. На обочины и в лесополосы этот вид не идет. По-видимому, эти пауки заселяют поле с помощью полета на паутинках осенью или весной. Второй же наиболее массовый в Краснодарской области вид *Misumenops tricuspидatus* (Fabr.) ведет себя также как подмосковный *X. ulmi*, встречаясь в массе в лесополосе, в небольшом количестве на обочине и редко заходит на поле.

Очень распространены на поле в любом регионе пауки-волки Lycosidae, передвигающиеся, в основном, по поверхности почвы. Вполне возможно, что они способны зимовать на поле. Весной они в массе встречаются там, предпочитая изреженную растительность. Позже они уходят с поля на обочины, хотя растительность там более густая, чем на поле. Возможно, что это связано с пониженной влажностью и более высокими температурами на поле в летнее время.

Важнейший для устойчивости агроэкосистемы комплекс жужелиц также возникает на поле разными путями. Некоторые хорошо летающие жужелицы, например виды рода *Bembidion* и *Agonum muelleri* Hbst. сразу же заселяют все поле, причем последний вид предпочитает центр поля и

практически отсутствует на обочинах. По-видимому, сходно поведение жуков-бомбардиров на юге России. Большинство жужелиц передвигаются в основном по поверхности почвы. Такие виды переходят на поле с обочин постепенно. Так, в Подмосковье *Poecilus cupreus* L. в апреле активен на обочинах и постепенно переселяется на поле, явно предпочитая его середину. На полях большего размера в южной зоне России жуки этого вида тоже в основном держатся на поле, хотя центр поля заселяется ими относительно мало. Другой массовый вид *Harpalus rufipes* Deg. в Подмосковье проявляет два пика численности в течение вегетационного сезона. Первый пик - с конца мая до середины июня - имеет место в основном на обочинах и в прилегающих биотопах (перезимовавшие жуки), а второй (по-видимому, жуки нового поколения) - в центре поля и на его краях (с конца июля до середины августа). В Краснодарском крае пик численности этого вида наблюдался только в начале июля - перед уборкой пшеницы, этот пик явно соответствует второму пику в Подмосковье. Заселение поля здесь идет с обочин. Этот вид начинает переходить на поле только в конце весны и постепенно заменяет *P. cupreus*. Предпочтение им центра не так резко выражено как у предыдущего вида.

Большие различия в распределении разных видов жужелиц отмечены на полях озимой пшеницы в Венгрии. Так, жуки *Amara tricuspidata* Dejean предпочитают само поле, *Calathus fuscipes* (Goeze) – лесополосы, *Harpalus serripes* (Quensel) – полевые обочины, а *Harpalus tardus* (Panzer) - и лесополосы, и обочины.

Полевые виды жужелиц зимуют, как правило, на обочинах, или же на островках дикой растительности на самом поле, т.е. там, где условия для зимовки более благоприятны.

Все жуки-стафилины заселяют поле сразу же благодаря их прекрасному полету. Большая часть видов этого семейства концентрируется на обочинах, лишь редко оказываясь на краях поля. Однако в Средней полосе России есть группа видов, предпочитающая центр поля: *Philonthus fuscipennis* Mann., *Ph. rotundicollis* Men., некоторые виды подсемейства *Aleocharinae* и *Tachyporus hypnorum* F. Все эти виды наиболее активны в начале и середине лета.

Хищные клопы семейств *Anthocoridae* и *Miridae* проникают на поле с его обочин. Такие же миграции мы наблюдали у представителя семейства *Nabidae* - клопа *Nabis (Reduviolus) ferus* L. Эти клопы летом держатся в основном на краях поля, но более обильны на его обочинах.

Среди афидофагов, златоглазки и цветочные мухи держатся, в основном, на краях поля, в то время как жуки - коровки, отличающиеся особенно высокой способностью к миграциям, легко заселяют центральную часть. Однако присутствие коровок на поле существенно зависит от количества уже имеющихся там колоний тлей.

В Венгрии также было показано, что златоглазки и гемеробы мигрируют на поле с окружающей его дикой растительности. Аналогичным образом цветочные мухи зимуют на участках, занятых древесной раститель-

ностью, а в начале сезона могут заселять поле.

Таким образом, естественная устойчивость комплекса членистоногих, а вместе с ним и агроэкосистемы определяется наличием на обочинах и в прилегающих биотопах достаточного количества хищников и паразитов, способных заселять поле. Если мы научимся управлять численностью популяций этих объектов или, хотя бы, облегчить им заселение поля, защита растений без загрязняющих среду химических пестицидов может стать реальностью.

5 РАЗВИТИЕ КОНЦЕПЦИИ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ И ФОРМИРОВАНИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ ОБ ЭКОЛОГИЗИРОВАННОЙ ЗАЩИТЕ РАСТЕНИЙ

Рассматриваемые вопросы:

5.1 Необходимость защиты растений и «пестицидная опасность».

Число людей на земном шаре продолжает возрастать, следовательно, каждый год требуется все больше пищевых продуктов. Уже в середине 80-х годов XX века было распахано не менее 70 млн. км², т. е. около 10% всей суши. Под сенокосение и пастбища было занято примерно 30 млн. км². В зонах, наиболее благоприятных для земледелия, например во многих районах Китая, Индии, в южной России, распахано до 95% земли. Казалось бы, некоторое увеличение площади пахотных земель еще возможно за счет оставшихся местами тропических лесов. Но, как показывает опыт, это часто приводит к экологической катастрофе – мощнейшей эрозии почв и возникновению на месте бывшего леса бесплодной пустыни даже при избытке там воды.

Более того, в настоящее время во всем мире снижается площадь распаханных земель из-за необходимости их отторжения для других целей или из-за эрозии и засоления. В сочетании с ростом народонаселения территория, занятая под пашню, урожаем с которой надо прокормить одного человека, в 2000 году была равна 1990 м², а в 2010 году будет равна 1800 м². Согласно данным ООН, только в развивающихся странах страдает от голода не менее 780 миллионов человек.

Следовательно, остается единственная возможность для выживания человечества - это интенсификация сельского хозяйства. При так называемом деревенском земледелии, когда химические удобрения и пестициды не употребляются, а поля небольшого размера окружены естественными биотопами, какой-либо ущерб окружающей среде и здоровью человека практически отсутствует. При интенсивном же земледелии в большом количестве используются неорганические удобрения, гербициды и пестициды, а поля громадных размеров смыкаются друг с другом. В результате отрицательное воздействие сельского хозяйства на природу не уступает промышленному.

Хотя загрязнение среды химическими пестицидами в мировом масштабе все же несколько меньше промышленного, пестициды и продукты их разложения быстрее всего оказываются в пище человека, а также со стоками проникают в водоемы. Промышленное загрязнение обычно более или менее локально, загрязнение же пестицидами охватывает целиком всю площадь сельскохозяйственного района. В некоторых местах, особенно там, где выращивается хлопчатник, многократно обрабатываемый пестицидами, они приводят, как это было в Средней Азии, к массовым заболеваниям печени, многочисленным случаям выкидышей и тератологии (рождению уродов).

Согласно расчетам, в мире почти треть урожая пропадает из-за болезней растений и деятельности фитофагов, прежде всего, членистоногих. По данным разных авторов последние губят примерно 12–16% урожая. Следует подчеркнуть, что таковы потери при использовании во всех странах мира мощных современных средств защиты растений. Впрочем, как будет показано далее, в ряде случаев потери урожая связаны именно с применением этих средств и без них урожай мог бы быть больше.

Избыточное употребление пестицидов вызвано рядом субъективных и объективных причин, прежде всего психологией человека, занятого сельскохозяйственным производством. Вполне естественно, что после затраты огромного труда на выращивание растений очень трудно спокойно созерцать, как насекомые пожирают эти растения. Во всем мире производители сельскохозяйственной продукции уверены, что без пестицидов нормальный урожай не может быть получен. Обработка поля пестицидом как бы дает гарантию сохранности урожая.

Случаи, когда химические пестициды в итоге приводят к существенной потере урожая, по-видимому, широко распространены, но малоизвестны. Например, в Юго-восточной Азии обычно проводится химическая обработка полей риса от огневков, которые при массовом размножении вызывают очень хорошо заметные повреждения растений. Такая обработка губит вместе с вредителями и энтомофагов. В итоге, в массе размножается бурая цикадка – *Niloparvata lugens* Stal., повреждения от которой почти не заметны, а урожай может полностью пропасть. Через месяц после однократного применения пиретроидов в садах численность растительноядных клещей увеличивается в 2-3 раза, в то время как обилие акарифагов только возвращается к уровню, который был до обработки. Еще хуже ситуация при многолетнем и регулярном применении химических пестицидов. В таких садах остается всего 2- 5 видов хищников, а их эффективность - не более 5 %. Естественно, что при таком загрязнении не может быть и речи ни об экологически чистой продукции, ни об использовании естественных паразитов и хищников для защиты урожая.

Итак, как правило, применение химических пестицидов в результате гибели естественных энтомофагов приводит к необходимости повторных обработок (здесь четко просматривается аналогия с наркоманией). Во многих случаях кажется очевидным, что гораздо выгоднее и проще отдать фи-

тофагам небольшую часть урожая и не покупать дорогостоящие пестициды. Но на это очень трудно решиться, особенно при отсутствии биологического или экологического образования. Как известно, многие фермеры в Австралии охотно оплачивают компьютерную службу защиты растений, но все же иногда обрабатывают поля пестицидами вопреки рекомендациям - на всякий случай.

Кроме того, избыточное потребление пестицидов вызвано активностью химических фирм. Для доказательства этого достаточно только взглянуть на журналы с цветными красочными обложками и рекламными вкладышами. Не исключено, что фирмы используют как дозволенные, так и недозволенные средства для повышения своих доходов. Этому же способствует усиленно поддерживаемый миф о полной безвредности многих пестицидов, по крайней мере, для человека и теплокровных животных. Известно, что некоторые энтузиасты даже демонстративно ели ДДТ ложками, чтобы доказать всем его полную безопасность. Теперь, после многолетнего опыта стало ясно, что любые пестициды опасны для всех животных (и для человека тоже), но их эффект может быть существенно отсрочен.

По-видимому, невозможно создать пестицид только для одного вида. Следовательно, он всегда наносит ущерб энтомофагам, а если не непосредственно им, то их альтернативным жертвам и хозяевам, т.е. фитофагам, не вредящим культурным растениям, но дающим энтомофагам возможность существовать, когда на поле еще или уже нет вредителей.

В ряде стран правительства субсидируют производство и продажу пестицидов, не контролируя их применение. Возможно, что, благодаря этому, иногда повышается валовой сбор продуктов. Однако никто не сравнивает эту прибыль с ущербом, наносимом здоровью людей и природе.

В некоторых высокоразвитых странах, таких как, например, Швеция, Дания, Нидерланды и США, приняты законы, ограничивающие применение пестицидов.

В интегрированной защите растений вспышка массового размножения вредителя может быть погашена практически только с помощью химических средств. Однако в пределах той же интегрированной защиты существует ряд методов, которые сдерживают рост численности вредных фитофагов или же снижают их вредоносность. Таковы, например, агротехнический метод, селекция устойчивых к повреждению или репеллентных для насекомых растений, генетический метод, дезориентация самцов фитофагов с помощью искусственных феромонов, выпуск искусственно разведенных энтомофагов, микробиологические препараты, некоторые биологически активные вещества и т.д. Иногда эти средства, как например селекция устойчивых к повреждениям растений, дают исключительно высокий эффект. Чаще же их оказывается недостаточно для сохранения урожая.

Даже после применения химических средств защиты на поле и в саду через какое-то время можно обнаружить хищников и паразитов, уничтожающих вредных фитофагов. Таким образом, сама природа стремится к восстановлению равновесия в комплексе членистоногих и, таким образом,

подсказывает нам лучший способ сохранения урожая, причем этот способ не наносит вреда ни окружающей среде, ни человеку. Очевидно, что и наши усилия также должны быть направлены на сохранение и поддержание комплекса членистоногих как на самом поле, так и за его пределами. Это приведет к увеличению количества энтомофагов, повышению устойчивости аг-роэкосистемы и всего агроландшафта в целом и в результате сведет на нет возможность массового размножения вредных видов. Такая защита растений должна быть основана на экологических принципах и ее методы во многом будут соответствовать целям охраны природы. Использование же химических пестицидов будет допустимо только лишь в исключительных случаях и только с разрешения специально подготовленного эксперта - эколога.

Последнее, что необходимо здесь подчеркнуть - это относительность понятия "вредитель". Во-первых, при небольшом количестве фитофагов урожай нередко повышается благодаря умеренному разреживанию посевов, увеличению интенсивности физиологических процессов в тканях растений и снижению количества генеративных органов растения, которые в отсутствии вредителей осыпаются сами. Растение как бы заранее рассчитано на умеренное повреждение вредителем.

Во-вторых, надо учитывать все стороны воздействия вредителей на природу и хозяйственную деятельность человека. Например, гусеницы зеленой дубовой листовертки, при массовом размножении этого вида, съедают молодую листву дуба, в результате чего пропадает годовой прирост древесины. Можно сделать вывод, что эта листовертка - явный вредитель. Дубы позже покрываются новой листвой и не погибают. Но в конце весны и в начале лета на необычно ярко освещенном пространстве под дубами вырастает мощная травянистая растительность. Полученное сено может компенсировать убытки от потери древесины. Кроме того, значительная часть питательных веществ в составе экскрементов гусениц попадает на почву под дубами и способствует их росту в последующие годы.

В третьих, известно, что многие фитофаги, способные питаться на культурных растениях, прежде всего уничтожают сорняки. Поэтому не исключено, что польза от них может быть значительно больше вреда.

Итак, защита растений и охрана природы – совсем не антагонистические стороны деятельности человека. В будущем их задачи сольются друг с другом и природа сохранится во всем ее многообразии.

5.2 Историческая эволюция стратегии защиты растений. Защита растений – составная часть растениеводства, поэтому ее стратегия определяется историческими изменениями культивирования растений. На протяжении XX века четко просматриваются определенные фазы в принципах культивирования сельскохозяйственных растений. Хотя эти фазы были описаны на примере хлопчатника, они наблюдаются и на других культурах. Естественно, что описанные ниже изменения не синхронны как для разных культур, так и в разных регионах.

1 Экстенсивная фаза, когда используются преимущественно традиционные сорта и прежде всего агротехнические способы защиты растений. Химические пестициды и неорганические удобрения применяются очень ограниченно. Урожайность в течение этой фазы относительно мала, но также минимален и ущерб окружающей среде.

2 Интенсивная фаза, когда резко увеличивается использование химических удобрений. Вводятся новые высокопродуктивные сорта, а также обладающие высокой токсичностью пестициды. При этом обработка проводится в жестко определенные календарные сроки и поэтому нередко оказывается чисто профилактической. Во время этой фазы резко повышается урожайность сельскохозяйственных культур, однако природе и здоровью человека наносится колоссальный ущерб.

3 Кризисная фаза, когда новые методы оказываются все менее эффективными, особенно в защите растений. Четко выявляется быстрое возрастание устойчивости (резистентности) вредных видов к пестицидам. Химическая промышленность стремится решить этот вопрос выпуском новых ядохимикатов. Увеличиваются как объемы, так и концентрации используемых средств защиты растений. В итоге, темпы роста затрат на защиту растений обгоняют темпы прироста сельскохозяйственной продукции в 4–5 раз. В принципе, очевидно, что любое средство защиты растений (в большей степени химическое и биосинтетическое) и в меньшей биологическое, помимо выработки резистентности, уничтожает вместе с вредителями и другие виды членистоногих и, кроме того, загрязняет среду. В итоге, в течение этой фазы собственная устойчивость агроэкосистемы падает почти до нуля.

4 Фаза деградации культуры, когда производство становится нерентабельным. Хозяйства меняют набор возделываемых растений и часто разоряются.

5 Фаза возрождения культуры, которой соответствует сокращение объемов применения химических средств защиты растений и параллельная разработка управления агроэкосистемой с помощью биологических средств. Такая защита растений, тем не менее, еще противоречива, так как совмещает использование ядохимикатов, разрушающих устойчивость агроэкосистемы, и многочисленные средства, повышающие эту устойчивость. В принципе, эта "экологизированная" система защиты растений позволяет сохранить урожай, хотя и поддерживать баланс между противоречивыми способами трудно из-за боязни риска при отступлении от привычных схем защиты растений.

Предполагается, что за последней пятой фазой должна следовать фаза экологической защиты растений, когда любые воздействия, разрушающие природу, будут отменены.

Смена этих фаз прослеживается в энтомологической литературе. Если взять учебники по сельскохозяйственной энтомологии, изданные в середине XX века, то обнаруживается, что большинство практических рекомендаций напоминает врачебные рецепты. При появлении вредных члени-

стоногих необходимо обработать посевы либо ДДТ (дихлор-дифенилтрихлорэтан), либо ГХЦГ (гексахлорциклогексан, гексахлоран) в таких-то дозировках (тогда ассортимент химических пестицидов был очень ограничен).

С интенсификацией сельскохозяйственного производства и возрастанием ассортимента ядохимикатов все чаще возникают проблемы резистентности членистоногих к пестицидам. Появляются тревожные сообщения о серьезном ущербе, наносимом здоровью людей, проживающих в сельскохозяйственных районах, а также употребляющих продукты там выращенные. Не менее страшна картина деградации природы, резкое обеднение фауны. Именно в это время (60-е годы) кончился варварский период бездумного использования химических пестицидов и резко возросло внимание к другим средствам, не вредящим окружающей среде. В первую очередь речь шла о биологическом методе, т.е. об использовании любых живых организмов или продуктов их жизнедеятельности, которые могут подавить популяцию вредителя или уменьшить его вредоспособность.

Были внесены соответствующие коррективы в терминологию. Раньше всюду употребляли термин "борьба", как например "Подгрызающие совки и меры борьбы с ними". Теперь же стали говорить о регулировании численности, об управлении популяциями вредных насекомых. В англоязычной литературе аналогичным образом термин "control" сменился гораздо более мягким - "management". Действительно, в англоязычной литературе словом "control" обозначают любое воздействие, в том числе абиотических факторов среды, а термин "management" применяется, когда речь идет об управлении, причем с учетом сложности процесса. Подчеркнем, что ни тогда, ни даже в настоящее время, за редкими исключениями, не ставилась под сомнение необходимость употребления пестицидов. Речь шла только о возможном ограничении их применения, о смене универсальных пестицидов на узконаправленные, особенно микробиологические.

В это же время, в конце 50-х – начале 60-х годов стала формироваться новая стратегия защиты растений, которая получила название "интегрированное управления популяциями вредителей" – Integrated Pest Management (IPM). Сначала под этим термином подразумевалась интеграция химического и биологического методов. Правда, несколько раньше высказывалось, что интегрированный "контроль" будет использовать все "экологические ресурсы", но этот призыв довольно длительно оставался без внимания.

Позже интеграция распространилась на самые различные аспекты защиты растений, а именно:

- интеграция защиты культурных растений от всех типов биологических повреждений;
- интеграция научных дисциплин, необходимых для защиты растений (энтомология, акарология, микология, микробиология, физиология растений, почвоведение, агрономия, социально-экономические исследования);

– организация защиты не только на данном поле и в данный сезон, а сразу на больших территориях, т.е. интеграция защиты агроландшафта в целом;

– интеграция различных требований как со стороны сельскохозяйственного производства, но также и охраны природы, медицинских учреждений, туристических организаций и т. д.;

– интеграция интересов производителей, руководства и граждан, населяющих данную территорию и/или потребляющих сельскохозяйственную продукцию.

Всего известно 64 определения интегрированной системы защиты растений, что свидетельствует о больших различиях в подходах разных авторов к этой системе. Приведем некоторые из них.

"Интегрированный контроль популяций вредителя – это такое управление его популяциями, которое, учитывая окружающую среду и динамику численности вредителя, использует все доступные методы и технические приспособления, насколько они совместимы, и поддерживает численность популяции вредителя на уровне ниже экономического порога вредоносности" (Food and Agriculture Organization ..., 1975). Более позднее определение дано М. Коганом. "Интегрированное управление популяциями - это система принятия решений и использования различных тактик контроля популяций вредителя, координированных общей стратегией управления, основанной на анализе соотношения расходов и прибыли и учитывающей также интересы производителей, общества и сохранность окружающей среды". В последней интерпретации (Закон Российской Федерации "О защите растений", 1999) определение звучит несколько иначе: "Интегрированная система защиты растений - система, предполагающая максимальное использование естественных механизмов регуляции численности и активности вредных организмов, оптимизирующая и стабилизирующая флору и фауну агроценозов".

Сходный уклон был проявлен в докладе Национальной Академии США. В этом докладе идет речь уже об экологически обоснованном управлении популяциями вредителей (Ecologically Based Pest Management - EBPM). Правда, М. Коган справедливо, на наш взгляд, утверждает, что в данном докладе можно спокойно заменить термин EBPM на IPM – суть от этого останется прежней.

Последнее определение (Закон РФ ..., 1999) связано с интенсивно развивающейся во второй половине XX века экологизацией защиты растений, с все возрастающим вниманием к возможностям использования природных популяций энтомо- и акарифагов (естественных врагов). Особенно большой прогресс был достигнут в среднеазиатских республиках бывшего Советского Союза. Интенсивное развитие исследований было связано с невероятно частым использованием химических пестицидов, приводившим к тому, что нормальная жизнь людей в этих районах оказывалась невозможной. Эти исследования продемонстрировали, что естественная регуляция агроэкосистемы не только вполне реальна, но и во многих случаях

способна сама по себе сохранить урожай. Они показали также, что значительная часть обработок химическими пестицидами может быть отменена, чем достигались экономия средств и оздоровление местности.

В прежних интегрированных системах такое большое значение экологическому равновесию не придавалось, поэтому возникла необходимость нового названия системы. Был предложен термин "экологическая защита растений – ЕРМ". Более точное определение этой системы было дано М. С. Соколовым - "Экологизированная интегрированная защита растений".

Однако независимо от степени уклона в сторону экологии основой для любой интегрированной системы являются экономические пороги вредоносности – ЭПВ. Наиболее точное и реальное определение ЭПВ дано В. А. Захаренко и др. – это уровень численности вредителя, начиная с которого обработки пестицидами становятся рентабельными. Внедрение экономических порогов вредоносности было важнейшим шагом, позволившим существенно снизить пестицидную нагрузку на местность, и уменьшившим антагонизм между защитой растений и экологическими представлениями. Именно эти пороги используются в компьютерных программах управления сельскохозяйственным производством.

Недавно был предложен двухуровневый ЭПВ для системы защиты риса во Вьетнаме. Нижний уровень такого порога является сигнальным (предупреждающим), верхний – оперативным, что также позволяет принять во время экологически безопасные меры и сократить расход пестицидов. Для посевов риса с учетом экономических сторон вопроса эти уровни равны 5 и 7 % потери возможного урожая.

Надо отметить, что ЭПВ в большинстве случаев воспринимается как единственный путь к сохранению урожая при минимальном загрязнении среды, как сигнал необходимости использования пестицидов ("спусковой крючок"). Другие же важные приемы защиты растений, по отношению к которым нельзя использовать ЭПВ (например, агротехнические методы, сохранение естественных энтомофагов) фактически отходят на второй план, что недопустимо. Как отмечают С. С. Ижевский и соавторы, концепция ЭПВ неприменима также при защите от переносчиков заболеваний растений, при необходимости искоренения карантинных вредителей и в некоторых других случаях.

Другой не менее важный шаг на пути сближения экологии и защиты растений – это разработка концепции уровней эффективности естественных врагов – УЭЕВ. Это такое соотношение численностей популяций вредителя и его хищников или паразитов, при котором нецелесообразно прибегать к каким-либо защитным мерам, тем более к химическим пестицидам, даже если численность вредителя уже существенно превысила ЭПВ. За очень короткий срок энтомофаги сами справятся с популяцией вредителя. Концепция УЭЕВ прежде всего направлена на ликвидацию профилактических обработок химическими средствами.

Здесь возможны различные методические подходы. Лишь в редких

случаях определяются численности одной пары видов: фитофаг-энтомофаг. Более практично определение суммарной численности всех хищников и паразитов. Так, наличие 200–350 особей энтомофагов на 100 растений хлопчатника полностью обеспечивает защиту растений и обработки пестицидами в таком случае недопустимы. Можно учитывать только многоядных хищников, тогда УЭЕВ достигается при наличии в среднем 2,5–3,0 особей на одно растение. На цитрусовых плантациях в Грузии учитываются не только энтомофаги, но и заражение фитофагов, в основном сосущих, таких как щитовки, ложнощитовки, белокрылки и тли, патогенным грибом ашерсонией.

Чаще, чем численность паразитов и хищников на одно растение, определяется соотношение между численностями популяций энтомофагов и фитофагов. Так указывается, что при учете всех видов афидофагов на всех стадиях их развития достаточно одной особи на 30–45 тлей, чтобы отменить химобработки.

Конечно, такой показатель как УЭЕВ весьма условен. Предпринимались попытки ввести поправки в УЭЕВ, исходя из размеров хищника. Так, было показано, что хищничество одной особи относительно крупного клопа *Nabis palifer* Seid. равно по эффективности хищничеству 13 особей мелких клопов рода *Orius*. На несовершенство такого показателя как УЭЕВ указывает В. А. Миняйло. Действительно, если понимать УЭЕВ, как соотношение численностей энтомофагов и фитофагов, то он должен быть одинаковым как при результатах учета 1/10 (низкие плотности популяций), так и при 100/1000 (высокие плотности). Этот автор предлагает разработать разные уровни порога вредоносности в зависимости от численности популяций естественных врагов. Тем не менее, общий принцип остается неизменным - если на поле много естественных врагов, то даже при высокой численности вредителя отравляющие химические средства применять не следует.

В практике сельского хозяйства учет многих видов энтомофагов и акарифагов очень затруднен или невозможен. Иногда вместо энтомофагов ошибочно учитываются растительноядные виды.

Есть основания полагать, что численности крупных и мелких энтомофагов обычно коррелируют между собой. Е. С. Сугоняев и А. Л. Монастырский предложили выделять так называемые индикаторные виды, т.е. наиболее крупных и легко учитываемых членистоногих.

Несмотря на большой интерес к фауне хищников и паразитов на поле, в сельском хозяйстве как России, так и зарубежных стран УЭЕВ применяется крайне редко. Например, в разработанных для Австралии компьютерных программах сначала предполагалось учитывать энтомофагов, но позже этот пункт был практически снят.

Отметим, что численность энтомофагов обычно воспринимается исследователями как нечто данное и не управляемое, подобно погоде. Лишь в редких работах анализируются источники и возможности заселения поля полезными членистоногими.

Независимо от уровня экологизации любая форма интегрированной системы в ее реальном практическом приложении предлагает пассивное ожидание, пока уровень численности популяции вредителя не превысит экономический порог. Обычно этот уровень относительно высок и имеет место только тогда, когда популяция вредителя "ускользает" от пресса хищников и паразитов. При такой численности вредителя уже необходимо применять срочные "пожарные" меры, т. е. использовать быстро действующие химические пестициды. Декларированное в проекте Закона РФ определение, к сожалению, никогда не соблюдается. При всем том, что на словах уделяется большое внимание устойчивости агроэкосистемы, эту самую устойчивость регулярно сводят на нет. В этом заключается коренная противоречивость любой интегрированной системы, основанной на порогах вредоносности.

Конечно, химические средства дают несомненный эффект, если вредитель не выработал к ним резистентности. Однако этот эффект отличается кратковременностью. Однократная обработка может, например, резко снизить численность гусениц некоторых вредных огневков на ранних стадиях личиночного развития. Однако из-за гибели энтомофагов выживает в дальнейшем несравненно больший процент личинок, которые остались в живых после применения пестицидов. В итоге, численность имаго вредителя на участках, где проводились химобработки, может быть значительно выше, чем там, где эти обработки не проводились. Следовательно, как и при наркомании, одна обработка пестицидом стимулирует необходимость применения другой, другая третьей и т.д. Если бы на поле всегда имел место необходимый уровень эффективности естественных врагов, мы могли бы вообще забыть о пестицидах и проблемах, связанных с их применением.

6 ПОНЯТИЕ ОБ «ЭКОЛОГИЧЕСКОМ» УПРАВЛЕНИИ ПОПУЛЯЦИЯМИ ВРЕДИТЕЛЕЙ

6.1 Вводные определения. Стратегия экологического управления популяциями вредителей (Ecological Pest Management – EPM – экологическая защита растений) была предложена несколько лет назад В. Б. Чернышевым. С одной стороны, она представляет собой непосредственный результат развития экологизированного интегрированного управления – IPM – и включает в себя тот же арсенал уже разработанных методов защиты растений, кроме использования химических пестицидов и некоторых способов биологической защиты растений. С другой стороны, она принципиально отличается от любой интегрированной системы тем, что в ее основу положено максимальное сохранение экологического равновесия, предельное использование естественной саморегуляции. Следует отметить, что термин "экологическая защита растений" применяется некоторыми авторами для обозначения такой системы, которую называют обычно "экологи-

зированной интегрированной защитой" (ecological plant protection, ecological pest management – EPM).

В последней редакции Закона РФ о защите растений, как отмечалось выше, в основу интегрированной системы положен тот же принцип естественной стабильности. Однако остается неясным, как его реализовать на практике, поскольку химическим пестицидам не поставлен заслон, а их использование всегда в той или иной мере является экологической катастрофой, разрушающей баланс в агроэкосистеме. В меньшей степени, но также снижает устойчивость агроэкосистемы чрезмерное употребление и биологических агентов.

Строго говоря, любое «экологическое» управление остается в определенной степени интегрированным, поскольку оно, действительно, предполагает интеграцию многих давно известных методов защиты растений. Тем не менее, целесообразно не употреблять определение "интегрированная", чтобы подчеркнуть принципиальные отличия рассматриваемой стратегии от иных.

6.2 Принципы экологического управления популяциями вредителей сводятся к следующему:

1 Учитывается весь комплекс массовых членистоногих - не только вредители, гербифаги, энтомофаги, но и нейтральные по отношению к посевам фитофаги и детритофаги, служащие дополнительной кормовой базой для энтомофагов. Большое внимание уделяется диким растениям, на которых питаются нейтральные фитофаги. На практике всё это возможно, при учете предложенных специалистами индикаторных, т.е. крупных и достаточно хорошо различимых видов. Наибольшее значение имеют поддерживающие численность вредителей на стабильном и низком уровне хищники - генералисты, такие как некоторые клопы, жуки-стафилины, а также жуки - коровки и златоглазки. Подчеркнем, что для практических мероприятий будет достаточно учитывать только определенные массовые виды.

2 Все учеты должны проводиться не только на самом поле, но также и на его обочинах и, возможно, в прилегающих биотопах.

3 Основное внимание уделяется не непосредственному уничтожению вредителей, а созданию оптимальных условий для размножения энтомофагов и максимально возможного заселения ими всего поля. В принципе, предлагаемая стратегия может быть названа не экологическим управлением популяциями вредителей, а экологическим управлением популяциями естественных врагов.

4 Практически полностью отменяются все резко отрицательно воздействующие на устойчивость агроэкосистемы способы защиты растений. В первую очередь – это химические убивающие насекомых препараты, во вторую очередь, – массовый выпуск искусственно разведенных энтомофагов, а также некоторые опасные для альтернативных жертв микробиологические препараты.

Конечно, как бы мы не старались усовершенствовать агроландшафт, возможность массового размножения вредителей всегда остается из-за неблагоприятной погоды, массового прилета мигрантов, промышленного загрязнения местности и по другим причинам. Следовательно, необходимы какие-то экстренные (пожарные) меры, которые позволят в этом случае сохранить урожай.

Обратимся к критериям, которые являются сигналом для применения срочных мер спасения урожая.

В классических интегрированных системах защиты для этих целей используются на практике экономические пороги вредоносности. Как мы уже отмечали, ЭПВ – это обычно довольно высокий порог численности вредителя, при достижении которого урожай могут спасти только самые жесткие меры, подобные химическим. Очевидно, что такие меры не должны использоваться при экологическом управлении.

Критерий, определяющий необходимость срочных мер в экологическом управлении должен учитывать два параметра: уровень численности фитофага и уровень численности его энтомофагов. Каждому такому сочетанию будет соответствовать определенные уровни вероятности, что в дальнейшем возникнет вспышка массового размножения (будет превышен экономический порог вредоносности). Эти вероятности можно определить, анализируя многолетние данные мониторинга численности данного вредителя и его хищников и паразитов. В зависимости от степени допустимого риска, а также стоимости дополнительного вмешательства, предельные пороговые вероятности должны быть различными. При их превышении необходимо принять краткосрочные и быстро действующие меры для спасения урожая. К сожалению, эти вероятностные подходы еще не разработаны.

Остановимся на конкретных экстренных мерах, которые можно применять при экологическом управлении, в том случае, когда численность вредителя уже достаточно высока, а численность паразитов и хищников еще слишком мала, чтобы сдержать массовое размножение вредителя. Очевидно, что могут быть использованы только такие способы защиты, которые минимально отразятся на экологическом балансе (а еще лучше его восстановят). Наиболее приемлемым с экологической точки зрения здесь будет частичное скашивание растительности на обочинах, в близлежащих биотопах и, особенно, на полях с многолетними травами. Это обеспечит дополнительный приток энтомофагов на поле извне.

Могут быть использованы также умеренные выпуски искусственно разведенных хищников и паразитов. Однако применение этих объектов методом "наводнения", т.е. как живой инсектицид, крайне нежелательно. Эти массово выпущенные энтомофаги не только составят слишком жесткую конкуренцию для естественных врагов, но также истребят альтернативных (дополнительных) хозяев на сорняках и в окружающих поле биотопах и, тем самым, могут полностью разрушить кормовую базу естественных энтомофагов. Необходимо разработать такой ассортимент искус-

ственно разводимых энтомофагов и акарифагов и такие методы их локального внутриочажного применения, которые минимально вредили бы естественным хищникам и паразитам. Конечно, нормы выпуска искусственно разведенных энтомофагов должны быть по возможности низкими. Впрочем, при достижении только сигнального уровня порога вредоносности даже такие меры, помогающие естественным врагам справиться с нарастающим своей численностью вредителем, могут быть вполне достаточными.

В частности, вполне приемлемо умеренное и локальное использование "мягких" микробиологических и подобных им пестицидов, так как лишь некоторые из них могут быть опасными и для естественных врагов. По-видимому, иногда возможно и умеренное применение биологически активных веществ, таких как регуляторы роста и развития членистоногих, феромоны, детерrentы.

При хорошо экологически сбалансированном агроландшафте критические ситуации должны возникать лишь в редких случаях, например при прилете стаи саранчи. Только в такого рода случаях допустимо применение ядохимикатов, но лишь со специального разрешения и под наблюдением специалиста.

Подчеркнем, что любое преждевременное внедрение экологической защиты растений без проведения соответствующих исследований и разработки необходимых мероприятий может привести к потере урожая. На данном этапе в России и реальное внедрение классической интегрированной системы было бы величайшим благом, не говоря уже об экологизированной защите растений, которая является наиболее совершенной формой интегрированной системы.

Другая и не менее важная сторона экологической защиты растений предполагает селекцию растений, устойчивых к повреждениям, отпугивающих или несъедобных для фитофагов. Последнее особенно важно при защите растений от адвентивных вредителей, например колорадского жука, биоценотическая регуляция численности которых еще не успела выработаться.

Итак, экологическая система, в отличие от интегрированной, требует разработки мониторинга не только вредителей и их естественных врагов, но и дополнительных естественных хозяев и жертв, и не только в поле, но также и на обочинах и в прилегающих к полю, и иногда и удаленных от поля биотопах. Такой мониторинг покажет уровень баланса в сообществах и возможности его нарушения в будущем, т.е. дать прогноз устойчивости агроэкосистемы.

Чтобы предотвратить развитие неблагоприятной ситуации необходимо тщательное изучение биологии естественных врагов, а также их дополнительных хозяев и жертв. Такие исследования должны быть основой для организации оптимального агроландшафта. Пристальное внимание необходимо обратить на особенности перезимовки естественных врагов, места их укрытий при неблагоприятной погоде и в разное время суток, их дополнительное питание на цветах, места размножения этих видов и, ко-

нечно, уровень обеспеченности этих энтомофагов пищей во время отсутствия вредителей на поле, т. е. наличие в достаточном количестве "нейтральных" видов. Описанный выше мониторинг даст возможность предотвратить вспышки численности вредителей, т.е. гасить не пожар, как принято в интегрированных системах, а первую искру. В этом случае будет достаточно лишь небольших усилий и жесткие меры уже не понадобятся.

Рассмотрим стратегии интегрированного и экологического управления популяциями с точки зрения теории динамики численности. Согласно этой теории, уровень численности популяции любого животного в норме колеблется в определенных и относительно узких пределах. Такое сдерживание численности популяции объясняется регулирующей ролью пресса хищников и мало специализированных паразитов, взаимоотношений между фитофагом и растением, которым этот фитофаг питается, и абиотических факторов, прежде всего погоды. Регулирующее влияние хищников и паразитов связано, прежде всего, с их функциональной реакцией. С увеличением численности популяции фитофага возрастает до определенного предела активность уже имевшихся в данном биотопе энтомофагов. Кроме того, резко увеличивается приток хищников и паразитов из окружающих биотопов. При этом особенно велика роль неспециализированных или мало специализированных энтомофагов.

Численная реакция специализированных паразитов проявляется с большим опозданием (инерция), когда баланс уже нарушен и численность фитофага уже возросла до уровня вспышки массового размножения.

Растение изменяется под влиянием питающегося на нем фитофага. Эти изменения обычно отрицательно влияют на последнего, причем интенсивность этих изменений пропорциональна численности фитофага.

Погода может тоже играть регулирующую роль, поскольку уровень влияния неблагоприятной погоды зависит от численности популяции, например от количества свободных укрытий, число которых уменьшается с ростом численности популяции.

Время от времени складываются условия, благоприятные для роста численности фитофага или же неблагоприятные для хищников и паразитов. Таковыми, например, могут быть особо засушливая или влажная погода, а нередко промышленное загрязнение местности или же употребление химических пестицидов. Если рассматриваемый нами вид фитофага способен к быстрому наращиванию численности, а пресс регулирующих факторов недостаточен, то происходит, так называемое, "ускользание" популяции вредителя из-под контроля энтомофагов и развитие вспышки его массового размножения. Естественно, что функциональная реакция может работать до определенного уровня численности жертвы (хозяина), так как есть определенный предел аппетита хищника и определенное количество яиц, которое паразит может отложить. Приток же новых хищников и паразитов тоже явно ограничен.

В разгар вспышки массового размножения вредителя начинают дей-

ствовать другие безинерционные факторы. Это эпизоотии и внутривидовая конкуренция. В это же время обычно включаются специализированные паразиты, если они уже успели размножиться. Эти паразиты уничтожают значительный процент особей фитофага. Однако на данной фазе развития вспышки урожай уже потерян, а применение химических средств защиты растений продлевает вспышку, иногда делая ее перманентной, поскольку ликвидирует все естественные процессы, уменьшающие численность фитофага. В этом случае химобработки временно снижают численность фитофага, спасая его от эпизоотии и внутривидовой конкуренции. Кроме того, они ликвидируют пресс всех энтомофагов и специализированных и неспециализированных. Итог химобработки в этом случае - продление старой вспышки или возникновение новой.

Конечно, такое происходит только в том случае, если при мониторинге пропущен экономический порог вредоносности или же хозяйство запаздывает с "химобработкой". Экономический порог вредоносности, как правило, лежит между точкой "ускользания" популяции и наивысшей точкой ее численности, когда близки эпизоотии и внутривидовая конкуренция. Мы уже отмечали выше, что интегрированное управление популяциями принимает экстренные меры, когда уже произошло "ускользание" и когда рост популяции вредителя могут остановить только такие "антиэкологические" воздействия как химические пестициды или "наводнение" поля искусственно разведенными энтомофагами.

В случае экологического управления популяциями все усилия прикладываются к тому, чтобы не произошло "ускользание" популяции вредителя и ее выход на неконтролируемое размножение. Здесь, конечно, особо важную роль играет управление популяциями естественных врагов. Если же условия неблагоприятны для них, то должен применяться выпуск искусственно разведенных энтомофагов, но таких и в таком количестве, чтобы не составить серьезной конкуренции естественным энтомофагам. Численность популяции вредителя, готовой к "ускользанию", может быть также снижена с помощью микробиологических препаратов и ряда других "мягких" средств защиты растений. При разработке экологического управления, несомненно, возникнут значительные трудности.

Во-первых, очень сложно разработать такую систему для тех видов, у которых экономический порог вредоносности очень низок, в этом случае сложно определить сигнальный порог. Такая ситуация касается объектов, которые существенно портят сельскохозяйственную продукцию при своем питании. Например, клоп – вредная черепашка при прокалывании зерен резко ухудшает его товарные качества. Большинство вредителей садов и огородов не только наносят реальный ущерб растению, но и могут портить внешний вид плодов и овощей.

Во-вторых, трудно разработать систему экологической защиты для адвентивных вредителей, по отношению к которым еще не успел сформироваться комплекс энтомофагов. В России таков колорадский жук, по видимому, в меньшей степени – американская белая бабочка.

В-третьих, большие сложности должны возникнуть при разработке такой системы для хорошо защищенных механически объектов, которые к тому же в качестве близких родственников имеют хищников, исключительно важных для сохранения естественного баланса на поле. Таковы, например, хлебные жужелицы. Любые паразиты или болезни, уничтожающие хлебных жужелиц, должны привести также к гибели необходимых для биологического равновесия на поле хищных жужелиц.

В-четвертых, никакое усовершенствование агроландшафта не спасет хозяйство от массового вторжения активно мигрирующих видов, размножившихся за сотни, а иногда и за тысячи километров от этого места. Такова, например азиатская саранча или луговой мотылек.

В-пятых, в лесном хозяйстве ситуация, близкая к "ускользанию", возникает чаще, чем реальная вспышка массового размножения. Поэтому, прилагая все усилия к максимальному сохранению природного баланса, нецелесообразно, однако, с экономической точки зрения употреблять микробиологические препараты или выпуск искусственно разведенных энтомофагов до того, как начнется реальная вспышка.

Мы полагаем, что в XXI веке экологическое управление популяциями вредителей будет разработано для многих культур и во многих регионах. Безусловно, разработка такой системы потребует серьезного научного подхода и переход к ней должен осуществляться постепенно через экологизированное интегрированное управление популяциями.

6.3 Преимущества и недостатки экологического управления популяциями вредителей. Сравним преимущества экологической защиты растений и трудности, которые возникнут при её внедрении и применении.

Преимущества экологической защиты растений заключаются в следующем:

- отсутствие загрязнений местности и продуктов, сохранение природных экосистем, а также редких и исчезающих видов,
- снятие проблемы резистентности к пестицидам, (правда, возможно возникновение резистентности и к микробиологическим средствам),
- долговременный, часто многолетний эффект мероприятий по организации оптимального агроландшафта,
- удешевление мероприятий по защите растений.

Недостатки экологического управления популяциями и трудности, которые возникнут при ее внедрении:

- психологический барьер у производителей (синдром незащищенности урожая),
- недостаточная надежность экологической защиты в начале внедрения, пока агроландшафт еще не сформирован, а меры по управлению популяциями энтомофагов еще плохо разработаны,
- значительное усложнение мониторинга, который потребует высокой квалификации специалистов. В определенной степени, это облегчается тем, что будет необходимо различать только определенные индикаторные

и только массовые виды.

– особые сложности при разработке системы для видов адвентивных, интенсивно мигрирующих, и тех, у которых очень низок порог вредности. Однако, как мы указывали выше, экологическая защита растений предусматривает при необходимости использование наименее опасных с экологической точки зрения средств защиты (микробиологические и вирусные препараты, феромоны и детерrentы и т. д.).

Переход от экологизированного управления к экологическому может быть только постепенным и нельзя сразу же отменить все химические обработки. Сначала надо выделить наиболее важные виды естественных врагов, а среди них подобрать индикаторные виды, которые могут быть легко подсчитаны. Необходимо изучить биологию естественных врагов, места их зимовки и размножения, их потребности в питании фитофагами, не являющимися вредителями сельскохозяйственных культур, и детритофагами, а также в дополнительном питании на цветах. Необходимо также знать биологию этих альтернативных жертв (хозяев), их кормовые растения, с тем, чтобы обеспечить выживание популяции энтомофагов в нужное время и в нужном месте. Необходимо также продумать организацию всего ландшафта в целом, чтобы создать оптимальные условия для выживания энтомофагов и неблагоприятные для вредителей.

Экологизированная система управления сама собой постепенно превратится в экологическую по мере последовательной отмены химобработок.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем. Мат. докладов научно-практической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Е.М. Степанова (1902-2002), 8-9 октября 2002 г., г. Краснодар. – Краснодар: ВНИИБЗР, 2002. – 225 с.
2. Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем. Вып. 2. Мат. докладов международной научно-практической конференции, 29 сентября – 1 октября 2004 г. – Краснодар: ВНИИБЗР, 2004. – 245 с.
3. Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем. Вып. 5. Мат. докладов международной научно-практической конференции, – Краснодар: ВНИИБЗР, 2008. – 226 с.
4. Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем. Вып. 6. Мат. Межд. научно-практ. конф., посвященной 50-летию ВНИИБЗР. Краснодар: ВНИИБЗР, 2010. – 848 с.
5. Бондаренко Н.В. Биологическая защита растений. – Л.: Колос, 1986. – 278 с.
6. Достижения энтомологии на службе агропромышленного комплекса, лесного хозяйства и медицины. Тез. докл. XIII съезда Русского энтомолог. о-ва, Краснодар, 9 – 15 сентября 2007 г. – Краснодар: КубГАУ, 2007. – 239 с.
7. Ижевский С.С. Словарь-справочник по биологической защите растений от вредителей. М.: Академия, 2003. 206 с.
8. Колодько И.Т., Сидняревич В.И., Таран Н.А., Свиридов А.В. Биологическая защита растений. Учебник. – М.: Урожай, 2003. – 414 с.
9. Полтавский А.Н., Артохин К.С., Шмараева А.Н. Энтомологические рефугиумы в ландшафтных системах земледелия. – Ростов-на-Дону: РЭО РАН, 2005. – 212 с.
10. Семьянов В.П. Разведение, длительное хранение и применение тропических видов кокцинелл для борьбы с тлями в теплицах. М.: КМК, 2006. 29 с.
11. Соколов М.С., Монастырский О.А., Пикушова Э.А. Экологизация защиты растений. – Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1994. – 462 с.
12. Суитмен Х. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми и сорняками. М.: Колос, 1964. 575 с.
13. Тобиас В.И. Паразитические насекомые-энтомофаги, их биологические особенности и типы паразитизма // Тр. РЭО. – 2004. – Т. 75 (2). – 149 с.
14. Чернышев В.Б. Экологическая защита растений. – М.: Изд-во МГУ, 2001. – 136 с.
15. Штерншис М.В. Биологическая защита растений. Учебник. – М.: Колос, 2004. – 246 с.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.	
1	Динамика подавления популяций как основа подавления вредных насекомых	3
1.1	Основные правила динамики популяций	3
1.2	Естественное регулирование: экологическая основа экологизированного и биологического подавления вредных организмов	5
1.3	Процессы, ответственные за изменения численности популяций насекомых	6
1.4	Биологическое подавление вредных насекомых: прикладная количественная экология	10
2	Понятие об агроэкосистеме и её основные свойства	15
2.1	Агроэкосистема	15
2.2	Естественная устойчивость агроэкосистем	16
2.3	Биологическое разнообразие в пределах агроэкосистем	18
2.4	Число видов и общая экологическая характеристика комплекса членистоногих агроэкосистем	21
2.5	Хищники и паразиты в агроэкосистеме	23
3	Взаимодействия между фитофагами и растениями	28
3.1	Свойства системы растение – фитофаг	28
3.2	Поиск насекомым кормового растения	29
3.3	Поведение насекомого на поверхности растения	30
3.4	Химический состав растения	31
3.5	Изменение химического состава растений под влиянием насекомых	33
3.6	Приспособления фитофагов к вторичным соединениям	35
3.7	Опорные структуры растения, смолы и питание насекомых	36
4	Формирование и пространственное распределение энтомофауны агроландшафта	36
4.1	Формирование комплекса членистоногих агроэкосистемы	36
4.2	Историческое становление комплекса членистоногих агроэкосистемы	37
4.3	Комплексы членистоногих в разных частях поля и на обочинах	40
4.4	Сезонные изменения размещения членистоногих в пределах агроэкосистемы	41
4.5	Суточные миграции членистоногих	42
4.6	Миграции, вызванные другими причинами	42
4.7	Формирование комплекса членистоногих на протяжении сезона	43
5	Развитие концепции защиты растений и формирование представлений об экологизированной защите растений	46
5.1	Необходимость защиты растений и «пестицидная опасность»	46
5.2	Историческая эволюция стратегии защиты растений	49
6	Понятие об «экологическом» управлении популяциями вредителей	55
6.1	Вводные определения	55
6.2	Принципы экологического управления популяциями вредителей	56
6.3	Преимущества и недостатки экологического управления популяциями вредителей	61
	Рекомендуемая литература	63

У ч е б н о е и з д а н и е
Замотайлов Александр Сергеевич,
Бедловская Ирина Владимировна,

Курс лекций

Технический редактор –
Компьютерная вёрстка –
Дизайн обложки –

Подписано в печать _____ г. Формат 70 × 100¹/₈.
Усл. печ. л. – 8,1. Уч.-и зд. л. –
Тираж _____. Заказ № _____

Редакционный отдел и типография
Кубанского государственного аграрного университета
350044, г. Краснодар, ул. Калинина, 13