

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«КУБАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

**МЕТОДИЧЕСКИЕ ЗАДАНИЯ
ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ**
по дисциплине

Б1.В.ДВ.1 Экология насекомых в агроландшафтах

Код и направление подготовки	06.06.01.Биологические науки
Наименование профиля / программы подготовки научно-педагогических кадров в аспирантуре	Энтомология
Квалификация (степень) выпускника	Исследователь. Преподаватель- исследователь
Факультет	Агрохимии и почвоведения, защиты растений
Кафедра – разработчик	Фитопатологии, энтомологии и защиты растений
Ведущий преподаватель	Замотайлов А.С.

Краснодар 2015

Рекомендации по составлению методических рекомендаций для самостоятельной работы аспирантов

При создании методических рекомендаций, предназначенных для *самостоятельной работы* аспирантов, необходимо соблюдать определенную последовательность действий:

1. Провести анализ рабочего плана, примерной программы по дисциплине, рабочей учебной программы и календарно-тематического плана.
2. Выбрать тему в соответствии с рабочей учебной программой.
3. Определить цель, задачи, объем, содержание, вид и структуру *самостоятельной работы* по данной теме.
4. Определить виды заданий и время, которое должен затратить аспирант на их выполнение.
5. Разработать систему контроля с критериями оценки предложенных заданий.
6. Составить список основной и дополнительной литературы по изучаемой теме.

1 Цель и задачи дисциплины

Цель дисциплины —

овладение аспирантами основами знаний в области общей экологии, биоценологии, экологических основ защиты растений от вредителей и охраны насекомых, экологических основ хорологии и зоогеографии насекомых. Экология насекомых в агроландшафтах, с одной стороны, – часть общей экологии, являющейся сложной биологической дисциплиной, а с другой – основа для решения важнейших практических задач в области защиты растений. Прежде всего, это теоретический фундамент интегрированной, экологизированной, агроландшафтной и биологической защиты растений, приоритетная задача развития которых в настоящее время является общепринятой в мире.

Виды и задачи профессиональной деятельности по дисциплине:

- исследование живой природы и ее закономерностей;
- использование биологических систем - в хозяйственных и медицинских целях, экотехнологиях, охране и рациональном использовании природных ресурсов.

Данная дисциплина является дисциплиной по выбору вариативной части ОП.

Для успешного освоения дисциплины необходимы знания по следующим дисциплинам и разделам ОП:

- История науки;
- Философия науки;

— Основы научно-исследовательской деятельности.

Знания, умения и приобретенные компетенции будут использованы при изучении следующих дисциплин и разделов ОП:

— Планирование развития карьеры и личности.

2 Требования к формируемым компетенциям

Процесс изучения дисциплины направлен на формирование следующих компетенций:

а) Универсальные (УК):

— способность к критическому анализу и оценке современных научных достижений, генерированию новых идей при решении исследовательских и практических задач, в том числе в междисциплинарных областях (УК-1);

— способность проектировать и осуществлять комплексные исследования, в том числе междисциплинарные, на основе целостного системного научного мировоззрения с использованием знаний в области истории и философии науки (УК-2);

— готовностью участвовать в работе российских и международных исследовательских коллективов по решению научных и научно-образовательных задач (УК-3);

— способностью планировать и решать задачи собственного профессионального и личностного развития (УК-5);

б) Общепрофессиональные (ОПК):

— способность самостоятельно осуществлять научно-исследовательскую деятельность в соответствующей профессиональной области с использованием современных методов исследования и информационно-коммуникационных технологий (ОПК-1);

в) Профессиональные компетенции (ПК) / профессионально-прикладные компетенции (ППК) / профессионально-специализированные компетенции (ПСК):

— Демонстрирует знание основ учения о биосфере, экологии и биогеографии применительно к насекомым, основных свойства агроэкосистем и места в них вредителей и их антагонистов и естественных врагов, знание основ российского законодательства и краевых нормативно-правовых актов в области охраны природы и защиты угрожаемых форм жизни; принципов формирования перечней угрожаемых объектов энтомофауны; знание основ антропогенных угроз биocenozам Краснодарского края; планирует и проводит мероприятия по оценке состояния и охране природной среды насекомых (ПК-6).

3. Формы самостоятельной работы

Формы самостоятельной работы аспирантов определяются содержанием учебной дисциплины. Они могут быть тесно связаны с теоретическими

курсами и имеют научно-исследовательский характер. Виды заданий для самостоятельной работы, их содержание и характер могут иметь вариативный и дифференцированный характер, в зависимости от специфики научного исследования.

4. Критерии оценки СР

Для проверки уровня усвоения знаний и умений аспирантов можно использовать такие методы, как опрос (устный и письменный), контрольные задания, доклад (реферат).

Аспирант обязательно должен знать критерии оценки выполняемой работы. Формой учета самостоятельной работы аспиранта может быть оценка с обязательным оценочным суждением преподавателя.

5. Рекомендации по работе с обязательной и дополнительной литературой, интернет-сайтами.

Необходимо предусмотреть для аспирантов список обязательной и дополнительной литературы, необходимые интернет-сайты.

В рекомендациях преподаватель указывает для аспиранта возможность получения консультации, реальный срок сдачи выполненной работы.

Программа самостоятельной работы студентов

Таблица 1

№ п/п	Форма самостоятельной работы	Форма контроля
1	Реферат по заданной теме научного исследования	Защита реферата
2	Подготовка к контрольным работам по заданным темам на основе предложенных вопросов.	Письменная контрольная работа
3	Подготовка доклада в форме презентации по заданной теме.	Заслушивание доклада

6. Содержание тем и контрольные вопросы

Таблица 2

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
1	Взаимоотношения насекомых со средой Сочетание экологической адаптивной характеристики с рядом

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>морфологических признаков приводит нас к представлению о жизненной форме. Первое определение жизненных форм было разработано еще в начале девятнадцатого века, когда крупнейший естествоиспытатель Александр Гумбольдт создал первую классификацию экологических типов растений, основываясь на конвергентном подобию, возникающем благодаря сходной роли в биоценозах различных ландшафтов. Естественно, что при таком подходе растения, принадлежащие к разным, часто далеким друг от друга систематическим группам, оказываются объединенными в одну жизненную форму. Так, к форме кактусообразных А.Гумбольдт причислил также удивительно на них похожие африканские молочаи. В дальнейшем выделением и анализом таких жизненных форм занимались многие ботаники и зоологи.</p> <p>По наиболее современному определению, данному И.Х.Шаровой (1987), "жизненная форма – это сходная морфоэкологическая организация (габитус) группы организмов на любой фазе жизненного цикла с разной степенью родства, отражающая характерные черты их образа жизни в определенной экосистеме и возникающая в результате параллельной и конвергентной эволюции под влиянием сходных факторов естественного отбора". Короче говоря, жизненная форма – это приспособительный тип организмов, обладающих внешним сходством. Понятия "экологическая ниша" и "жизненная форма" отличаются друг от друга как "рабочее место" и "реально работающий на этом месте". Как писал Д.Н.Кашкаров (1944), "не видовой состав, а преобладание и соотношение тех или иных жизненных форм характеризует биоценоз".</p> <p>Наиболее часто применяется иерархический тип классификации жизненных форм, в которых имеется несколько рангов подразделений. Как правило, порядок этих рангов выбирается произвольно, в зависимости оттого, что считает автор классификации более существенным.</p> <p>Общая классификация для всех насекомых была предложена В.В.Яхонтовым (1969). В ней за основной критерий принято местообитание насекомых. Он различает 7 основных категорий жизненных форм, каждая из которых в свою очередь делится соответственно специализации вида. Перечислим эти основные категории: 1) геобионты – обитатели почвы; 2) эпигеобионты – насекомые, живущие на поверхности почвы; 3) герпетобионты – насекомые, живущие среди растительных и других органических остатков на поверхности почвы (очевидно, что насекомые, относящиеся к этой категории, являются или геобионтами, или эпигеобионтами), 4) хортобионты – обитатели травяного покрова; 5) тамнобионты – обитатели кустарников и дендробионты – обитатели деревьев могут рассматриваться из-за сходства приспособлений как одна жизненная форма; 6) ксилобионты – обитатели отмершей древесины; 7) гидробионты – водные насекомые.</p> <p>Насекомые, подобно большинству других беспозвоночных, отличаются низкой <i>выживаемостью</i>, т.е. малой вероятностью выживания особи в процессе развития. Действительно, численность популяции в природе при неизменных средних условиях всегда остается примерно на одном и том же среднем уровне, а плодовитость же одной самки насекомых колеблется от нескольких десятков до нескольких тысяч яиц. Это означает, что шанс каждой особи дойти до половозрелого состояния очень мал. Для насекомых, в общем,</p>

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>типична высокая смертность на ранних стадиях развития. Особенно часто погибают яйца и личинки младших возрастов. Соответственно, <i>кривая выживания</i> насекомых в большинстве случаев вогнутая, что показывает сначала быстрый, а потом замедленный спад численности по мере развития.</p> <p>Анализ выживания насекомых определенного вида на разных стадиях их развития может быть представлен как таблица выживания. Составление этих таблиц – удобный способ проследить изменения возрастного состава популяции на протяжении развития и, что особенно важно, проанализировать конкретное влияние различных биотических и абиотических факторов на численность популяции.</p> <p>Остановимся сначала на основных принципах составления таблиц выживания, а затем рассмотрим их конкретные примеры. В самом простом случае мы имеем дело с моновольтинным видом и неперекрывающимися поколениями. Предположим, что плотность популяции только что отложенных яиц (a_x) равна 1000 на один m^2. На протяжении развития 900 яиц погибает по разным причинам, которые можно учесть отдельно (например, от яйцевых паразитов, вымерзания, вымачивания и т.д.). Тогда плотность популяции личинок первого возраста (a_{x+1}) будет равна 100 на m^2. Предположим далее, что позже можно обнаружить только 10 личинок второго возраста на 1 m^2 (a_{x+2}). Следовательно, ряд, показывающий плотность популяции на этих трех разных стадиях будет следующим: 1000, 100 и 10.</p> <p>Если принять исходную плотность за единицу, то доля выведшихся личинок первого возраста (I_{x+1}), будет равна 0,1, а личинок второго возраста (I_{x+2}) – 0,01. Соответственно, смертность (d_x) на стадии яйца равна $1 - 0,1 = 0,9$, а личинок первого возраста $0,1 - 0,01 = 0,09$.</p> <p>Важной характеристикой является также коэффициент <i>смертности</i> – q_x. Он равен частному от деления d_x / I_x, т.е. соотношению доли погибших особей к доле выживших. В нашем случае он равен $0,9/1,0 = 0,9$ для яиц и $0,09/0,1 = 0,9$ для личинок первого возраста.</p> <p>При расчетах удобнее оперировать не с самими числами, а с их логарифмами. Это существенно, в частности, при расчете <i>интенсивности смертности</i> (k_x), которая представляет собой разность $\log a_x$ (логарифм числа особей в начале развития стадии) и $\log a_{x+1}$ (логарифм числа особей в конце развития этой – начале развития следующей стадии). В нашем случае данный коэффициент для стадии яйца равен $3 - 2 = 1$ ($\log 1000 = 3$; $\log 100 = 2$). Ту же величину мы получим для личинок первого возраста ($2 - 1 = 1$). Оба эти показателя – коэффициент смертности и интенсивность смертности имеют большое значение при анализе динамики численности популяции. Анализируя таблицы выживания за ряд поколений, можно проследить, как численность популяции связана с уровнем того или иного фактора среды.</p> <p>Естественно, что в зависимости от конкретных условий и географического района таблицы выживания одного и того же вида могут существенно различаться. Выживание также будет различным и при разных уровнях численности.</p>

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>Контрольные вопросы:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Соответствие между организмом и средой. 2. Роль экологии насекомых в защите растений. 3. Экосистемный и популяционный подходы в экологии. 4. Значение работ Сукачева, Винберга, Гаузе, Раменского. 5. История развития экологии насекомых. 6. Понятие о биосфере. Среда обитания насекомых. 7. Классификация факторов среды. 8. Потребность вида в факторах среды, понятие экологического стандарта. 9. Совместное действие факторов среды. Таблицы выживания
2	<p>Введение в популяционную экологию</p> <p>В силу неоднородности условий вид никогда не бывает равномерно расселен по своему ареалу. В благоприятных местах возникают группировки особей, более тесно связанных друг с другом. Такие более или менее изолированные друг от друга группировки называют <i>популяциями</i>.</p> <p>Итак, популяция – это совокупность особей одного вида, населяющих определенную территорию. В неизменных и достаточно благоприятных условиях популяция способна сохраняться неопределенно долго благодаря самовоспроизводимости. Популяция обладает генетической изменчивостью и может приспосабливаться к новым условиям. В наиболее обычном случае двуполого размножения в пределах популяции имеет место постоянный обмен генетической информацией, т.е. общий генофонд. Этот обмен может быть в той или иной степени затруднен избирательностью при спаривании или по другим причинам.</p> <p>Таким образом, популяция имеет более или менее очерченные пространственные границы и обычно общий генофонд. Особи, входящие в популяцию, определенным образом размещаются на местности. Важнейшие характеристики популяции – ее численность и, соответственно, плотность, т.е. количество особей на единицу площади (или объема субстрата). Популяция в каждый данный момент имеет определенный возрастной состав и соотношение полов.</p> <p>Рождаемость, смертность, эмиграцию и иммиграцию относят к числу так называемых динамических характеристик. Их неустойчивый баланс приводит к более или менее резким изменениям численности и, соответственно, плотности популяции. Эти изменения во времени называют динамикой численности. Как правило, изменения численности сопровождаются изменениями пространственного размещения особей.</p> <p>Итак, популяция обладает свойствами, повторяющимися на новом уровне свойства особи. Подобно отдельному организму, популяция возникает, растет, дифференцируется, обладает определенной устойчивостью к внешним воздействиям. Популяция, в отличие от организма, может существовать – неопределенно долго, хотя может и погибнуть при неблагоприятных</p>

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>условиях.</p> <p>Свойства популяции определяются свойствами входящих в нее особей и их генофондом. Зная процент особей определенных возрастов, пола физиологического состояния, мы можем построить многомерную характеристику популяции – популяционный портрет (А.Б. Ланге, 1986). Однако свойства популяции зависят не только от свойств отдельных особей, но и от пространственного и временного размещения этих особей и их взаимодействий друг с другом. Поэтому популяция при рассмотрении экологических взаимосвязей обычно выступает как единое целое.</p> <p>Согласно известному правилу Харди–Вайнберга, частоты генов в популяции в течение определенного времени достигают равновесия и далее их соотношение в генофонде популяции остается неизменным. Однако это возможно лишь при условии, что вообще отсутствует какой–либо отбор или миграции особей с определенными свойствами, а скрещивание между особями происходит случайно (абсолютная панмиксия). Кроме того, численность такой популяции должна быть бесконечно большой. Очевидно, что в природе эти условия выполнимы лишь в определенной степени, а это означает, что генофонд природной популяции не может быть абсолютно стабильным.</p> <p>Генофонд может обогащаться за счет прибытия мигрантов из других популяций, а также за счет мутаций. Концентрации тех или иных аллелей могут меняться в результате воздействия внешних условий, приводящих к гибели или снижению плодовитости особей с тем или иным генотипом, т.е. в результате отбора. Правда, при прекращении отбора в случае сохранения гетерозиготности восстанавливаются прежние частоты генов. Генофонд, популяции может быть обеднен при регулярной утечке обладающих определенными свойствами мигрантов.</p> <p>Другая причина обеднения генофонда связана с так называемым <i>дрейфом генов</i> при малой численности популяции.</p> <p>Размещение особей одного вида может быть трех типов: равномерное, случайное и агрегированное (рис.20). Эти типы размещения плавно переходят из одного в другой и четкой границы между ними нет. Очевидно, что, с одной стороны, размещение может определяться степенью однородности заселяемого участка по микроклимату и растительности, с другой – быть связано с ограниченностью пищевых ресурсов, а также взаимодействиями между особями. Характеристика размещения популяции на местности – важная сторона экологии и поведения изучаемого вида. Кроме того, без знания типа размещения особей невозможен точный учет численности насекомого – характеристики популяции, имеющей большое практическое значение.</p> <p>Возрастная и половая структура популяции насекомых – важнейшие показатели состояния популяции, подъема или спада ее численности. Анализ гибели насекомых на разных стадиях развития (таблицы выживания) является основой для понимания динамики численности популяций.</p> <p>Под половой структурой популяции понимают численное соотношение самцов и самок. Практически все виды насекомых в своей основе бисексуальны, т.е. представлены самцами и самками, а в случае <i>партеногенеза</i> – только самками. Лишь среди некоторых термитофильных мух был отмечен <i>гермафродитизм</i>. Для насекомых, как и для большинства</p>

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>других животных типично соотношение полов близкое к 1 : 1. Однако это соотношение во многих случаях нарушается. Среди насекомых довольно широко распространен партеногенез, при котором популяция состоит только из самок или же соотношение численности полов меняется в широких пределах.</p> <p>Помимо генетических причин, соотношение полов может определяться соотношением выживаемости самцов и самок, которая может быть различной. Так, в начале вспышки размножения в популяции нередко преобладают самки, а после нее иногда оказывается значительно больше самцов, чем самок. Возможно, что последнее связано с меньшими размерами самцов, которым требуется меньше корма для завершения развития.</p> <p>Динамика численности – это изменения численности популяции во времени. Эти изменения могут быть связаны с процессами, спонтанно протекающими внутри самой популяции, вызваны воздействием абиотических факторов среды или же взаимодействиями между популяциями разных видов в пределах биоценоза. Поэтому настоящий раздел учебника может считаться переходным от экологии популяций к экологии биоценозов (экосистем).</p> <p>Изучая динамику численности насекомых, мы должны проводить учеты численности (плотности популяций) одновременно всех насекомых данного вида на всех стадиях их развития или же только на какой-то одной стадии. При учете численности, особенно одной стадии, будут очень четко выражены ее сезонные изменения. Так, неблагоприятный сезон насекомое обычно переживает на какой-либо одной, чаще всего покоящейся стадии развития (яйцо, куколка). В это время численность особей на других стадиях развития, как правило, равна нулю.</p> <p>В течение года пики численности проявляются соответственно числу генераций, если же этих генераций много, развитие насекомых разных поколений, как правило, перекрывается. В ряде случаев длительная жизнь насекомого на какой-либо из стадий также сглаживает пики численности. Таковы, например, многие жуки-жужелицы, имаго которых живут несколько лет.</p> <p>Контрольные вопросы:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Динамика популяций и ее причины. 2. Нерективные и реактивные факторы. 3. Демографическая структура популяций и их изменения. 4. Жизненные стратегии насекомых. 5. Пространственная структура популяций. Типы пространственного распределения. 6. Типы динамики и прогноз численности насекомых. 7. Фазы многолетней динамики численности
3	<p>Абиотические факторы среды</p> <p>К числу <i>абиотических</i> факторов относятся любые воздействующие на</p>

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>организм физически поля (свет, электрические и магнитные поля, гравитация, ионизирующая радиация), климатические факторы (температура и влажность воздуха, ветер, атмосферное давление, осадки), свойства воды и почвы (например рН, соленость). Абиотические факторы играют громадную роль в жизни насекомых благодаря малым размерам последних. Действие любого фактора зависит не только от его уровня, но также от физиологического состояния организма и сочетания прочих абиотических и биотических факторов.</p> <p>Экологические факторы могут влиять на поведение и уровень активности насекомых, на ход обменных процессов, морфогенез и развитие. Они отражаются на таких важнейших характеристиках популяции, как плодовитость, смертность, возрастной состав, соотношение полов, уровень стремления к миграции. Абиотические факторы наряду с биотическими определяют существование вида в данной местности от его процветания до полного вымирания.</p> <p>Влияние любого фактора может быть либо <i>непосредственным</i>, либо <i>сигнальным</i>. В первом случае фактор влияет на насекомое или механически (гравитация, электрическое поле, ветер), или изменяет уровень обменных процессов (температура) и состояние внутренней среды организма (иссушение при низкой влажности).</p> <p>Во втором случае изменения какого-либо фактора могут быть очень незначительными и сами по себе не оказывать ощутимого воздействия на организм. Однако эти изменения служат сигналом, предвестником каких-либо серьезных для организма изменений среды. Такие факторы всегда воспринимаются специальными рецепторами, клетки которых отличаются особой чувствительностью к данному фактору. Чаще всего в роли сигнального фактора выступает свет – определенный уровень освещенности или же длина светового дня. Но сигналом могут служить также и изменения температуры или влажности, т.е. один и тот же фактор может оказывать и непосредственное, и сигнальное воздействие.</p> <p>Сигнальные факторы играют громадную роль в жизни насекомых, помогая последним заранее готовиться к неблагоприятным изменениям среды. Вообще, по-видимому, о биологическом прогрессе можно судить по способности организма предугадать ситуацию заранее, пользуясь сигналами, предваряющими то или иное явление.</p> <p>Периодически повторяющиеся во времени изменения среды можно предвидеть также и с помощью внутренних процессов в организме – биологических часов, что повышает надежность выживания. Если же явление не относится к периодическим и его трудно предвидеть, как, например, лесные пожары, вырубку леса, а также уборку урожая на поле, то при этом может погибать значительная часть насекомых.</p> <p>Влияние любого фактора определяется прежде всего его уровнем. Так, при рассмотрении влияния температуры четко проявляются пределы, в которых возможно существование насекомых того или иного вида. При очень высоких или низких температурах насекомое обычно погибает. Нормальная же жизнедеятельность насекомого возможна лишь в значительно более узком диапазоне температур. Этот диапазон для определенных форм поведения, например для полета, может быть еще уже.</p> <p>Обычно четко также выявляется зависимость существования</p>

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>насекомого от влажности воздуха. Однако предельный уровень относительной влажности не всегда губителен. При рассмотрении влияния ветра, света, электрического поля и некоторых других факторов выявляется, что снижение уровня этих факторов до нуля спокойно переносится насекомыми.</p> <p>В принципе для каждого из факторов может быть определен оптимальный уровень, при котором достигается максимальная плодовитость или жизнеспособность. Отметим, что положение этого оптимума будет зависеть также от сочетания других факторов, на фоне которых проводится наблюдение. Оптимум будет также меняться в зависимости от физиологического состояния особи и популяции в целом. Естественно, что эти оптимумы будут различны для разных популяций одного и того же вида в зависимости от их генофонда. Наконец, даже в пределах одной и той же популяции от поколения к поколению положение оптимума может изменяться, "плавать", постепенно популяция приспосабливается к новым условиям.</p> <p>Способность насекомых данного вида приспосабливаться к разнообразным сочетаниям условий называют <i>экологической валентностью</i>. Естественно, что виды <i>стенотопные</i>, т.е. обитающие в биотопах со строго определенными условиями, отличаются малой экологической валентностью, а виды <i>эвритопные</i>, живущие почти всюду, – большой. Как пример крайне стенотопного вида можно назвать пещерного кузнечика <i>Dolichopoda euxina</i> Sem., способного жить только при низкой температуре и высокой влажности воздуха, а эвритопного – синюю мясную муху <i>Calliphora erythrocephala</i> Mg., встречающуюся практически в любых биотопах.</p> <p>Для стенотопных видов характерна К–стратегия отбора, основанного на приспособлении к резко очерченному комплексу условий и максимальному сохранению этого комплекса, относительно низкой плодовитости и малой способности к дальним миграциям. Наоборот, эвритопные виды, как правило, г–стратеги, быстро заселяющие разнообразные биотопы, часто высоко плодовитые, а в результате в той или иной мере способны разрушить биотоп, в котором они поселились.</p> <p>Несмотря на низкую экологическую валентность, стенотопные виды могут быть широко распространены. Дело в том, что насекомые великолепно используют вариации микроклимата в пространстве и времени, как бы выравнивая для себя¹ среду (Ю.И.Чернов, 1975). Как уже отмечалось, способность насекомых существовать больше определяется микроклиматом, чем макроклиматом. Поведенческие реакции, направленные на поиск и выбор оптимальных климатических условий среды, называют <i>этолого–климатическими адаптациями</i> (К.Г.Городков, 1986).</p> <p>Такие адаптации не требуют сложных морфологических или физиологических приспособлений и сводятся как к поиску участков с наиболее подходящим микроклиматом, так и к выбору во времени наиболее благоприятных условий для той или иной стадии развития, а также той или иной формы поведения.</p> <p>В первом случае насекомые активно мигрируют в поисках наиболее благоприятных условий. Так, в северной части ареала насекомое выбирает наиболее сухие и прогреваемые места, а в южной – влажные и затененные (Г.Я.Бей-Биенко, 1930, 1966 – правило смены местообитаний). В зависимости от времени суток и погоды насекомые перемещаются также и в пределах</p>

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>одного биотопа в поисках укрытий или мест, наиболее благоприятных для той или иной формы активности, или даже в пределах одного растения, опускаясь вниз или поднимаясь вверх по нему.</p> <p>Во втором случае, ориентируясь с помощью сигнальных факторов, прежде всего длины светового дня и уровней освещенности, насекомое как бы "подгоняет" цикл своего развития и время своей активности в течение суток к изменениям условий во времени.</p> <p>Распространение насекомых и площадь их ареалов однако нельзя связывать только с уровнем их экологической валентности или со способностью находить для себя наиболее благоприятные условия. Гораздо чаще распространение лимитируется биотическими факторами: конкуренцией с близкими видами или наличием хищников и паразитов. Кроме того, ареалы во многом зависят от геологической истории района.</p> <p>На насекомое всегда действует комплекс факторов. Однако наиболее резким является воздействие того фактора, уровень которого находится возможно дальше от оптимального (<i>экологический закон минимума или лимитирующего фактора</i>). Сказанное относится не только к таким показателям жизнедеятельности как выживание или способность размножаться, но и к поведению насекомых. Анализ влияния факторов среды на лет насекомых на свет в одном из оазисов Туркмении (В.Б.Чернышев, П.П.Богуш, 1973) показывает, что количество пойманных за ночь насекомых может зависеть как от температуры, так и от влажности воздуха. Весной, в апреле-мае, при еще относительно холодной погоде и высокой влажности лет определяется температурой и его связь с влажностью не обнаруживается. Позже, в мае-июне, средний уровень температуры повышается, а ее влияние на лет перестает быть заметным, зато уровень влажности значительно снижается и теперь это главный фактор, определяющий величину сбора. В июле-августе с дальнейшим повышением температуры возникает отрицательная корреляция с ней и в ночи с особенно высокой температурой насекомые летят на свет в малом количестве. Влияние влажности в эти месяцы выражено еще резче. Таким образом, чем дальше фактор от оптимума, тем резче его влияние.</p> <p>Контрольные вопросы:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Абиотические факторы. Тепло и температура как факторы среды. 2. Влияние температуры на скорость развития, термический преферендум. 3. Понятие об эффективной температуре и сумме эффективных температур. 4. Теплосодержание и энтальпия, значение работ Александра. 5. Явление переохлаждения. Холодостойкость и теплостойкость насекомых. 6. Влажность как фактор среды. Приспособительные

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>механизмы, регулирующие водный обмен у насекомых: морфологические, физиологические и экологические.</p> <p>7. Влияние влажности среды на развитие и плодовитость насекомых. Совместное действие температуры и влажности.</p> <p>8. Гидротермический коэффициент. Гигротермограммы, климограммы и биоклимограммы.</p> <p>9. Действие света на насекомых. Фотопериодизм. Фототаксис.</p> <p>10. Использование света для контроля численности насекомых.</p> <p>11. Действие воздушных токов на насекомых. Анемотаксис.</p>
4	<p>Гидро-эдафические факторы среды</p> <p>Скорость испарения влаги насекомым зависит от ее содержания в воздушной среде. Чем больше влажность воздуха, тем дольше сохраняется влага в теле насекомого. Как уже отмечалось, маленькие размеры тела насекомого и, соответственно, относительно большая его поверхность – теоретическая предпосылка для быстрого высыхания. Однако влияние влажности на жизнь насекомого часто не столь очевидно, как влияние температуры или света. Обычно для насекомого оказываются неблагоприятными как слишком низкая, так и слишком высокая влажность, причем эффект влажности определенным образом связан с температурой. Смертность при низкой влажности определяется высыханием, при высокой – прежде всего энтомопатогенными грибами. Для описания совместного влияния влажности и температуры используют так называемые термогигрограммы.</p> <p>Насекомое не страдает от низкой влажности, если имеет возможность в любое время находить воду для питья, как, например, обитатели берега какого-либо постоянного водоема. То же можно сказать о растительноядных клопах, цикадах, тлях и других насекомых, обладающих хоботком, с помощью которого они прокалывают ткани растения и поглощают их сок. При жажде насекомые могут компенсировать недостаток воды, поедая любые влажные субстраты. Известно, например, что мигрирующая саранча способна съесть влажные простыни, вывешенные для просушки. При недостатке влаги многие детритофаги могут существенно повреждать сочные части растений.</p> <p>Надо сказать, что насекомые приспособлены к сохранению влаги настолько хорошо, что практически не прослеживается ожидаемая обратная связь между размерами тела и потерями влаги. М.С.Гиляров (1949) различал три типа приспособлений насекомых к сохранению влаги: морфологические, физиологические и эколого-поведенческие.</p> <p>К числу морфологических приспособлений относится прежде всего эпикутикула – гидрофобные воскоподобные слои на поверхности покровов. Эпикутикула обычно повреждается в течение жизни насекомого, поэтому имаго с возрастом постепенно уменьшают способность сохранять влагу. Благодаря эпикутикуле потери влаги у насекомых происходят практически только при дыхании. Не случайно, что у многих сухопутных насекомых дыхальца снабжены специальным замыкающим аппаратом. У водных же и</p>

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>почвенных насекомых морфологические приспособления для удержания влаги, за редкими исключениями, отсутствуют.</p> <p>К числу физиологических приспособлений относятся связывание воды коллоидами, а также поглощение влаги из почвы и даже из воздуха. Так, коксальные мешочки (пузырьки) у щетинохвосток и некоторых других членистоногих непосредственно поглощают воду из влажного субстрата. Всосывание воды может происходить через покровы тела, как это имеет место у личинок жуков–щелкунов. Имеются сведения о способности некоторых насекомых поглощать влагу из воздуха даже при относительной влажности 82 %.</p> <p>Существенную роль в жизни ряда насекомых играет так называемая метаболическая вода, образующаяся при окислении различных органических веществ, особенно жиров. Метаболизм может быть единственным источником воды для некоторых обитателей пустыни (жуков–чернотелок, питающихся сухими остатками растений), а также обитателей сухих субстратов животного происхождения (жуков–кожеедов и молей). Необходимое для этого повышение интенсивности окислительных процессов требует более активного дыхания, что влечет за собой дополнительную потерю воды. Однако, как отмечает М.С.Гиляров(1970), диффузия паров воды происходит медленнее диффузии газов.</p> <p>Другой тип физиологических адаптации – это способность переносить высушивание. Обычно насекомые малоустойчивы к нему. Так, личинки некоторых жуков и гусеницы бабочек погибают, когда содержание воды в их теле падает от примерно 75% в норме до 60%. Но личинки некоторых комаров–дергунов, живущие в мелких и быстро пересыхающих лужах на скалах, сохраняют в высушенном состоянии не более 3% воды от массы тела и остаются при этом живыми в таком сухом виде до 10 лет! Высушивание даже необходимо для нормального развития яиц комаров рода <i>Aedes</i>, которые откладывают яйца на края луж.</p> <p>Эколого–поведенческие приспособления сводятся к активным миграциям в более увлажненные участки в сухое время года, к скоплениям почвенных насекомых на уровне почвенного горизонта, содержащего максимум влаги.</p> <p>Для определения предпочитаемой влажности (<i>гигропреферендума</i>) используют камеры, в которых создают градиент влажности с помощью растворов различных солей. Над растворами натягивают тонкую газовую сетку, по которой перемещаются насекомые. Результаты этих экспериментов так же сложно интерпретировать, как и при определении термопреферендума. Насекомые предпочитают зоны с влажностью, наиболее соответствующей местам их обитания. Интересно, что у ночных и сумеречных видов, находящихся днем в увлажненных укрытиях, максимальное стремление к влажности наблюдается в дневное время.</p> <p>В целом насекомые все же довольно чувствительны к уровню влажности воздуха. Отмечается четкая связь между уровнем подвижности многих насекомых и этим фактором. Активность и скорость передвижения максимальны при определенном для каждого вида уровне влажности, причем обычно более резко выражена отрицательная роль низкой влажности. Так, в средней полосе влажность воздуха при ее среднем уровне выше 50% практически не отражается на количестве насекомых, прилетающих на свет. В</p>

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>зоне же пустынь в летнее время ее средний уровень не превышает 20 – 30% и именно она является решающим фактором. Особенно чувствительны к низкой влажности жуки, несколько меньше – бабочки. Саранчовые же почти не реагируют на влажность воздуха.</p> <p>Контрольные вопросы:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Почва как среда обитания насекомых. 2. Влияние механического состава, температуры, влажности, воздухопроницаемости почвы, концентрации солей почвенного раствора и содержания органических веществ на насекомых. 3. Морфо-экологические адаптации насекомых к обитанию в почве. 4. Роль насекомых в процессах почвообразования. 5. Вода как среда обитания насекомых. Роль воды в эволюции отдельных групп насекомых. 6. Постоянство связей насекомых с водой. Жизненные формы водных насекомых. 7. Световой режим водных насекомых. 8. Адаптивные признаки водных насекомых: морфологические и анатомические. 9. Роль водных насекомых и обитателей бентоса в кругообороте органического вещества, индикации уровня загрязнения и очистке водоемов. 10. Гигрокриофильные и криофильные насекомые. Интразональные и зональные насекомые.
5	<p>Биотические и антропогенные факторы среды</p> <p style="text-align: center;"><i>Конкуренция между особями одного вида</i></p> <p>Очевидно, что пищевые и пространственные ресурсы любого вида ограничены. Предположим, что верхний предел численности какой-то популяции равен K. Тогда формула 2 примет следующий вид:</p> $\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right),$ <p>где dN/dt – скорость увеличения популяции, r – биотический потенциал, N – численность популяции в каждый предшествующий момент времени.</p> <p>Сами же изменения численности в зависимости от времени описываются так называемой логистической кривой (уравнение Ферхюльста – Перла):</p>

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	$N = \frac{K}{1 + e^{-at}}$ <p>где $a = \ln\left(\frac{K - N}{N}\right)$.</p> <p>Логистическая кривая все же обычно оказывается недостаточной для описания сложных процессов в популяции, происходящих при ограниченном объеме пищевых ресурсов. Если подсчитывать не только имаго, но и насекомых на всех стадиях развития, получаются более сложные кривые, часто включающие в себя и ритмические компоненты. Простейшая модель конкуренции была предложена Р.Ф.Моррисом (F.R.Morris, 1959). По его мнению, численность следующего поколения N_{n+1} может быть связана с численностью предшествующего поколения N_n следующим образом:</p> $N_{n+1} = N_n S q F, \quad (8)$ <p>где S – доля выживших особей, q – доля самок в поколении n, а F – их средняя плодовитость.</p> <p>Величина $S q F$ – это <i>коэффициент размножения</i>. Он показывает соотношение численностей последующего и предыдущего поколений и обычно обозначается греческой буквой λ:</p> $N_{n+1} = N_n \lambda_n.$ <p>Мы употребляем здесь коэффициент размножения с символом n, поэтому что от поколения к поколению этот коэффициент может изменяться. При логарифмировании предыдущая формула будет выглядеть следующим образом:</p> $\ln N_{n+1} = \ln N_n + \ln \lambda_n.$ <p>Величина $\ln \lambda_n$ показывает изменения численности популяции, она может быть больше нуля (популяция возрастает), равна нулю (популяция стабильна) или меньше нуля (численность популяции уменьшается).</p> <p>С ростом численности популяции обычно возрастает смертность, поэтому график зависимости $\ln \lambda_n$ от численности предыдущего поколения $\ln N_t$ может быть приближенно описан как линейная зависимость типа</p> $y = a - bx$ <p>или в нашем случае:</p> $\ln \lambda_n = a - b \ln N_t$ <p>Очевидно, что b – тангенс угла наклона графика к оси абсцисс. Если угол наклона меньше 45° и график идет полого, то численность будет постепенно приближаться к устойчивой точке, где $\ln \lambda_n$ равен нулю (точка пересечения графика с осью абсцисс). Если угол наклона равен 45°, то компенсация возрастания численности будет иметь место уже во время следующего поколения. Если же тангенс угла наклона больше двух и график круто идет вниз, то в популяции должны возникнуть колебания со все возрастающей амплитудой. Следовательно, вся система устойчива, только в том случае, если $0 < b < 2$.</p> <p>В природе погода, конкуренты, паразиты и хищники могут существенно сдерживать рост популяции. Кроме того, известен ряд приспособлений, препятствующих появлению жесткой конкуренции за пищу или пространство.</p>

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>С ростом численности популяции обычно резко возрастает стремление особей мигрировать. При этом существенно расширяется пространство, занятое популяцией в основном за счет частей биотопа, менее благоприятных для данного вида. При этом происходит также расслоение пространственной структуры популяции. Так, в самом населенном, но наиболее благоприятном по другим условиям месте имеют больше шансов выжить менее жизнеспособные и малоплодовитые особи, не способные к дальним миграциям. Наоборот, чем дальше от центра зоны, занимаемой популяцией, тем чаще должны попадаться особи с высокими миграционными способностями и нередко с большой плодовитостью.</p> <p>В любом случае популяция как бы растекается в пространстве, не достигая слишком высокой плотности. При этом у ряда видов имеют место специальные приспособления, обеспечивающие резкое увеличение миграционных возможностей с ростом плотности популяции.</p> <p style="text-align: center;">Конкуренция между видами</p> <p>Одни и те же пищевые ресурсы или местообитания могут быть использованы несколькими видами. Очевидно, что при этом на внутривидовую конкуренцию за ресурсы накладывается и межвидовая. Для моделирования таких конкурентных отношений можно изменить приведенную выше формулу логистической зависимости (6) следующим образом:</p> $\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1},$ $\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2},$ <p>где N_1 и N_2 – численности этих двух видов, r_1 и r_2 – биотические потенциалы этих видов, K_1 и K_2 – пределы численностей этих видов, связанные с ограниченностью ресурсов, коэффициент α показывает степень воздействия второго вида на первый, а β – первого вида на второй.</p> <p>Анализ этих уравнений показывает, что здесь возможны четыре ситуации: вытеснение вида 1 видом 2; вытеснение вида 2 видом 1; неустойчивое равновесие, приводящее в конце концов к гибели одного из видов и устойчивое равновесие. Последнее возможно только в том случае, если каждый вид при увеличении своей численности подавляет сам себя больше, чем другой вид. В случае вытеснения одного вида другим исход определяется уровнем биотического потенциала и способностью выживать при недостатке пищевых ресурсов.</p> <p>Итак, разнородность условий во времени и пространстве создает условия для сколь угодно долгого сосуществования даже близких видов. Любые два вида отличаются друг от друга не только по морфологическим и биохимическим признакам, но также и по своим экологическим возможностям. Следовательно, в естественной среде, к которой они приспособлены, всегда найдутся место и время, когда данный вид будет процветать, несмотря на присутствие мощных конкурентов.</p> <p>Блестящим примером такого сосуществования являются насекомые, развивающиеся под корой деревьев: короеды и некоторые усачи. Каждый из</p>

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>видов предпочитает для поселения свою зону с определенным прогревом и увлажнением на определенной высоте над уровнем земли. То, что каждый вид занимает свою экологическую нишу, не означает, однако, что нет конкурентных взаимоотношений на пограничных участках.</p> <p>Вообще, в природе взаимоотношения между видами уже настолько "притерты", что заметить какую-либо конкуренцию между ними не всегда возможно. Нарастание численности видов обычно сдерживается и другими биотическими и абиотическими факторами и далеко не всегда доходит до такого уровня, когда начинает проявляться конкуренция за ресурсы. Правда, при обитании в быстро разлагающихся запасах органической пищи, таких как трупы или экскременты, конкуренция может быть очень жесткой. Здесь взаимоотношения между видами отличаются высокой напряженностью, что приводит, с одной стороны, к выработке тончайших органов чувств у взрослых насекомых, которые позволяют находить эти запасы пищи возможно раньше, с другой – в таких кратковременных местах обитания четко выражена сукцессия, т.е. смена комплексов видов во времени. Если же виды приспособлены приблизительно к одинаковым стадиям сукцессии, то конкуренция между ними может быть особенно суровой.</p> <p style="text-align: center;"><i>Взаимодействия насекомого–фитофага и растения</i></p> <p>В случае повреждения насекомыми растение способно "мобилизовать" защитные реакции и повысить свой иммунитет. При этом растение изменяет определенным образом свой химический состав, и начинает отпугивать насекомых. Вырабатываемые растением вещества могут препятствовать усвоению корма (например, при появлении в тканях растения ингибиторов протеиназы) или снижать плодовитость насекомых. В некоторых же случаях растение становится токсичным для фитофага. Широко распространены и другие способы самозащиты растения от поедающего его насекомого, например выделение смолы, в которой гибнет насекомое, или появление коркового слоя, мешающего питанию. Сложная картина механизмов, обеспечивающих устойчивость растения к насекомым подробно описана в работе И.Д.Шапиро и Н.А.Вилковой (1973). Таким образом, растение способно в определенной степени сдерживать увеличение популяции фитофага.</p> <p>Однако при массовом размножении фитофага растение ослабляется и становится неспособным противостоять нападению. В этом случае возникает положительная обратная связь, приводящая в конце концов к распаду системы, т.е. к гибели растения. Интересный пример таких взаимодействий приводят А.С.Исаев и др. (1984), описывая динамику взаимодействия большого хвойного черного усача (<i>Monochamus urussovi</i> Fisch.) с его кормовым деревом – сибирской пихтой. Личинки этих жуков питаются лубом и частично древесиной, пихта же отлично защищается от них, интенсивно выделяя смолу. Но только здоровые деревья способны противостоять нападению усача. Поэтому жуки развиваются в основном за счет ветровала и отдельных старых и ослабленных деревьев, не причиняя вреда лесу. В какой-то мере жуки могут быть даже полезными, устраняя отстающие в росте деревья. Имаго же питаются, объедая кору с веток и иногда даже их окольцовывая. В норме этих жуков немного и они не наносят деревьям существенного вреда. Такая устойчивая популяция усача может существовать</p>

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>сколь угодно долго.</p> <p>Совсем иная ситуация возникает при ослаблении и гибели части деревьев под влиянием пожаров, промышленных выбросов или после массового размножения сибирского шелкопряда, объедающего всю хвою. В этом случае жуки исходно имеют много субстрата, пригодного для развития личинок. Жуки размножаются в массе, и повреждений, наносимых имаго, становится так много, что от них ослабляются и практически здоровые деревья. Численность популяции резко возрастает, и вспышка кончается только после гибели всех пихт в лесу.</p> <p>В экологической литературе хищникам и особенно паразитам уделяется большое внимание, так как предполагается, что именно они регулируют численность популяции, увеличивая свой пресс при массовом размножении их жертв и ослабляя его в годы с низкой численностью.</p> <p>Межвидовая конкуренция – это взаимодействия между популяциями разных видов, претендующих на одни и те же ресурсы. Под ресурсами понимают обычно пищу и пространство, например места укрытий. Очевидно, что при изобилии ресурсов конкуренция не может возникнуть. Взаимодействия при конкуренции могут быть пассивными, когда один вид просто потребляет ресурсы, пригодные для другого. Однако гораздо чаще один вид активно вытесняет другой. Примеры конкуренции между разными видами насекомых были описаны выше. В целом взаимоотношения между разными видами насекомых в природе настолько хорошо "отлажены", настолько четко разграничены их экологические ниши, что жесткая межвидовая конкуренция проявляется лишь в редких случаях. Исключением здесь являются кратковременно существующие и богатые органикой пищевые субстраты (навоз, падаль, плодовые тела грибов), где имеет место острая конкуренция как между самими насекомыми, так и между насекомыми и клещами, нематодами и грибами. Конкуренция, как правило, отрицательно отражается на популяциях всех конкурирующих видов.</p> <p><i>Хищничество</i> – питание другим живым объектом, приводящее к быстрой гибели последнего. В отличие от паразита, хищник никогда не живет на теле или внутри тела своей жертвы. Среди насекомых есть немало специализированных хищников, таких как богомолы, многие жужелицы и божьи коровки, мухи–ктыри, ряд клопов и т.д. Во многих случаях хищничество сопровождается дополнительным питанием выделениями растений, в том числе нектаром. Иногда хищничество может быть более или менее случайным, когда, например, жуки, живущие в муке или крупе, поедают личинок или куколок других видов. Сюда же следует отнести случаи каннибализма. Так как хищники обычно поедают насекомых разных видов, то определенная зависимость их численности от численности жертвы данного вида отсутствует. Поэтому роль хищника в регуляции численности сводится к функциональной реакции, когда хищники увеличивают количество своих жертв лишь до определенного предела, обусловленного их агрессивностью и поисковыми способностями.</p> <p><i>Паразитизм</i> более широко распространен, чем хищничество. Паразит губит своего хозяина далеко не во всех случаях, хотя и питается тканями или жидкостями тела последнего. Возможны два типа паразитизма: <i>временный и стационарный</i>. В первом случае паразит проводит на теле хозяина лишь то время, которое необходимо для питания. Типичный пример такого</p>

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>паразитизма – кровососание на позвоночных. Комар, нападающий на человека, может потратить на питание несколько секунд, иксодовый же клещ может оставаться присосавшимся сутками. Однако вся остальная жизнь временного паразита проходит либо в открытой природе, либо в гнезде, норе или в жилище человека. Таких паразитов иногда называют микрохищниками.</p> <p>Стационарные паразиты всю свою жизнь или же определенный ее период проводят на хозяине, оставаясь там и после питания, или же обитают внутри хозяина. Типичные примеры такого паразитизма дают вши, блохи, мухи–кровососки, сбрасывающие крылья после достижения жертвы. Очевидно, что к категории стационарных паразитов можно отнести и всех насекомых–фитофагов, независимо от строения их ротового аппарата. Паразитические личинки многих перепончатокрылых, длительно обитая на теле хозяина или внутри него, обычно вызывают гибель последнего, что приближает их деятельность к хищнической. Перепончатокрылые паразиты нередко бывают моно– или олигофагами, что приводит к возникновению более жесткой связи между численностью хозяина и численностью паразита (численная реакция). Поэтому от такого паразита можно ожидать более выраженной регуляции численности хозяина, но с определенным запаздыванием.</p> <p>Стационарный паразитизм можно рассматривать как определенный вид симбиоза, хотя многие авторы понимают под симбиозом только положительные взаимодействия популяций.</p> <p>Очень близка по смыслу к паразитизму так называемая <i>мюллеровская мимикрия</i> – подражание по окраске и поведению, хорошо защищенным и несъедобным формам. Энтомологам известны примеры такой мимикрии, достигающей иногда удивительного сходства, как, например, у некоторых мух–сирфид и бабочек–стекляниц, великолепно подражающих осам. Важный принцип такой мимикрии – модели подражания должны быть достаточно многочисленными. По–видимому, подражающий вид наносит своей модели определенный ущерб, снижая ценность предупреждающей окраски.</p> <p>В случае так называемого, <i>инквилинизма</i> насекомое использует укрытие, сделанное хозяином, а также запасы его пищи, предварительно убивая и съедая хозяина. Здесь хищничество сочетается с подобием паразитизма. Так, личинки некоторых ос–наездников сначала высасывают личинку–галлообразователя, а потом питаются стенками самого галла. Аналогичным образом самки некоторых муравьев проникают в гнезда других видов, убивают находящихся там самок и замещают их. Такое гнездо с чужой самкой живет не более двух лет, пока сохраняются рабочие гнезда–хозяина.</p> <p>Другой пример симбиоза – <i>комменсализм</i>, в этом случае один партнер возлагает на другого регуляцию своих отношений с внешней средой, т.е. использует его в своих целях, но, в отличие от паразитизма не приносит ему существенного вреда. В принципе, все же при обитании на теле хозяина и питании его отмершими тканями комменсалы мало, чем отличаются от паразитов. Так, пухоеды, живущие на теле птиц, питаются чешуйками рогового слоя кожи, а иногда и перьями. При большом количестве пухоедов поедание ими перьев отрицательно сказывается на жизни птицы. Пухоеды, перемещаясь по коже, беспокоят своего хозяина. Наконец, эти насекомые могут заглатывать выступающие из расчесов капли крови.</p>

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>Один из типов комменсализма – <i>синойкия</i>, т.е. обитание в жилище хозяина и питание остатками его пищи. Комменсалами такого рода являются тараканы многих видов, издавна заселившие жилье человека. Другой пример – обитание в гнездах рыжих лесных муравьев очень мелких муравьев <i>Formicoxenus nitidulus</i> Nyl. Эти сожители подбираются к рыжим муравьям в тот момент, когда последние обмениваются пищей, и уносят свою крохотную долю. Вообще в муравейниках живет множество самых различных насекомых, в том числе личинки жуков–бронзовок, листоедов–клитр, некоторых клопов. Большинство из них питается либо какими–то отходами муравейника, либо гниющим строительным материалом. Однако часть таких <i>мирмекофилов</i> выделяет специальные вещества, которые, как считается, "опьяняют" муравьев. В результате муравьи либо кормят своих нахлебников как личинок или друг друга, либо не препятствуют уничтожению ими яиц и личинок муравьев (G.LeMasne, 1994).</p> <p>Очевидно, что эти примеры комменсализма могут быть истолкованы и как своеобразные варианты паразитизма, поскольку сожитель практически всегда наносит вред своему хозяину. К разряду редких случаев комменсализма, когда один вид пользуется защитой другого, не нанося последнему вреда, можно отнести пример Э.Пианки (1981). Некоторые тропические птицы очень охотно гнездятся поблизости от гнезд пчел и ос. Дело в том, что птицы страдают от одного из видов оводов, откладывающих яйца на птенцов. Личинки оводов проникают внутрь тела птенцов и часто их губят. По–видимому, пчелы и осы отгоняют или ловят оводов. По крайней мере заражение оводами близ пчелиных и осиных гнезд резко снижается.</p> <p>В случае <i>протокооперации</i> (одного из видов симбиоза) пользу получают оба участника, однако их сотрудничество не является абсолютно необходимым и они могут прожить друг без друга. Приведем несколько примеров протокооперации. Так, муравьи многих видов охотно поедают сладкие выделения тлей, называемые медвяной росой. Но муравьи также приносят большую пользу тлям, оберегая их от хищников и паразитов. Утверждается даже, что муравьи уносят самок тлей на зиму и способны переносить тлей на сочные молодые побеги.</p> <p>Другой пример протокооперации – тропические муравьи–ацтеки и деревья семейства цекропиевых. В стволах и ветках этих деревьев имеются большие полости, охотно заселяемые муравьями. Растение обеспечивает муравьям также и питание. В основании листовых черешков на специальных килевидных выростах появляются так называемые мюллеровские тельца. Кроме того, на черешках и нижней поверхности листьев имеются крохотные беловатые выросты – жемчужные железки. И те и другие содержат в значительном количестве гликоген — основной запасный углевод животных и грибов, не свойственный высшим растениям. По–видимому, и муравьи тоже приносят пользу цекропиевым деревьям, защищая их от других насекомых, прежде всего от муравьев–листорезов, и даже откусывая верхушки побегов лиан, касающиеся дерева. Правда, некоторые исследователи утверждают, что деревья без муравьев совершенно не страдают.</p> <p>Наконец, наиболее тесная облигатная связь возникает при ярчайшей форме симбиоза – <i>мутуализме</i>. Таков симбиоз термитов и специфических жгутиконосцев, обитающих в их кишечнике. Благодаря наличию этих жгутиконосцев, способных разлагать одно из наиболее стойких веществ –</p>

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>клетчатку, термиты способны жить даже на диете из чистой ваты. Жгутиконосцы под влиянием гормона линьки термита образуют цисты, прикрепленные к внутренней оболочке заднего отдела кишечника. После линьки термит съедает сброшенную им шкурку вместе с цистами и таким образом восстанавливает фауну своих симбионтов.</p> <p>Подобные внутренние симбионты могут быть обнаружены и в кишечнике многих других насекомых. Однако симбиотические отношения, конечно не исчерпываются наличием внутренних симбионтов. В ряде случаев насекомые специально разводят полезные для них грибки, перенося их споры с места на место. Так, самки некоторых жуков–короедов в выгрызенном ими ходе под корой дерева готовят субстрат из опилок и собственных экскрементов, содержащих споры гриба определенного вида. Гриб разрастается под корой и служит единственной пищей для личинок. Споры гриба могут быть перенесены не только в кишечном канале, но и на поверхности тела жука в специальных порах кутикулы.</p> <p>Муравьи–листорезы фактически создают специальную культуру грибов, выращиваемую ими на обрезках свежих листьев, удобренных выделениями муравьев. В экскрементах муравьев содержатся протеолитические, т.е. разрушающие белок ферменты, грибы же способны разлагать клетчатку.</p> <p>В последних двух случаях один симбионт частично поедает другого, т.е. имеет место паразитизм. Однако такое сожительство оказывается исключительно полезным для обоих видов. Подобным же образом многие насекомые, поедающие пыльцу, одновременно и переносят ее с цветка на цветок. Взаимное приспособление цветов и насекомых достигает высшей степени совершенства, в результате чего выигрывают и насекомые, и растения.</p> <p>Таким образом, четкие грани в классификации взаимосвязей между видами отсутствуют. Не всегда возможно, например, разграничение паразитизма и комменсализма, даже в явно мутуалистических связях возможны элементы паразитизма и хищничества. Комар – временный паразит, нападающий на хозяина, а также личинка наездника, убивающая хозяина, во многом сходны с хищниками.</p> <p>Отметим, что эти формы взаимодействий присущи иногда всем активным стадиям в онтогенезе (вши), а иногда только определенным. Например, самки паразитических перепончатокрылых являются временными паразитами, так как обычно при откладке яиц питаются соками тела хозяина, а личинки – стационарные паразиты на том же хозяине, реже – хищники. Поскольку имаго перепончатокрылых ведут свободный образ жизни, их иногда называют паразитоидами. Этот термин неудачен, так как личиночная, и имагинальная стадия (самки) являются паразитами. У блох имаго являются стационарными паразитами, а личинки, живущие в подстилке гнезда хозяина, – пример типичной синойкии.</p> <p>Контрольные вопросы:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Пища как фактор среды. Пищевая специализация первого и второго порядков.

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<ol style="list-style-type: none"> 2. Пищевые связи и цепи питания. 3. Экологические связи насекомых с растениями. Повреждение растений и вредоносность. 4. Насекомые – опылители растений и переносчики болезней растений, животных и человека. 5. Экологические связи насекомых между собой и с другими животными: симбиоз, синюйкия, комменсализм, паразитизм, хищничество, «рабовладельчество», конкурентные отношения. 6. Естественные враги и болезни насекомых. Основные хищники насекомых (млекопитающие, птицы, насекомые и др.). 7. Типы паразитизма: множественный, групповой, сверхпаразитизм. 8. Болезни насекомых: грибные, бактериальные, протозойные, вирусные. Значение условий среды в распространении болезней насекомых. 9. Практическое значение естественных врагов и болезней насекомых в регуляции численности вредителей. 10. Влияние деятельности человека на природу. Воздействие распашки целинных и залежных земель, вырубки леса, создания полезащитных лесонасаждений, мелиорации, выпаса скота и других мероприятий на видовой состав и численность популяций отдельных видов насекомых. 11. Методы сохранения биоразнообразия насекомых. 12. Насекомые в Красных книгах России, Краснодарского края и Республики Адыгея.
6	<p>Основы биоценологии и фаунистики насекомых</p> <p>Следует различать фаунистические и демэкологические аспекты исследований. Фаунистика изучает географическое распределение видов или других систематических единиц, а демэкология – географическое распределение сообществ (экосистем). В первом случае мы вправе говорить о <i>фауне</i>, а во втором – о <i>животном населении</i>. Видовой состав – важнейшая характеристика животного населения (Ю.И. Чернов, 1984). Исследование любой экосистемы начинается с установления систематической принадлежности входящих в нее животных, т.е. составления списка видов или более крупных систематических единиц. Очевидно, что наиболее информативный материал можно получить при установлении точного</p>

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>видового состава. Однако на практике из-за технических причин и большой трудоемкости определения отдельных групп иногда ограничиваются определением до семейства или даже отряда.</p> <p>Хотя экология близких видов, обитающих вместе в одном и том же биотопе, всегда различна (<i>правило Г.Ф.Гаузе</i>), по отношению к какому-то отдельно взятому фактору их реакция может быть однозначной. Если реакция на фактор проявляется у группы не различаемых нами видов, принадлежащих к одному более высокому таксону (суммарный учет), это означает, что либо все виды проявляют одинаковую реакцию, либо ее проявляет только массовый (или массовые) вид. Если же реакция при анализе суммарного обследования отсутствует, то ее или вообще нет у представителей этой группы видов, или она проявляется в разных направлениях у нескольких массовых видов и, таким образом, при суммарном анализе нивелируется.</p> <p>Видовой состав может быть изучен в пределах экосистемы любого ранга. Однако здесь всегда следует учитывать, что фауна каждого региона помимо чисто экологических причин, определяется историей ее генезиса. Для фауны региона это может быть история на протяжении геологических периодов. Но даже в биотопах при их смене тоже длительно сохраняется отпечаток прежней фауны. Так, при организации Ботанического сада МГУ на месте бывших колхозных полей полевые виды насекомых сохранялись там более 10 лет, несмотря на смыкание древесной и кустарниковой растительности.</p> <p>Никогда нет гарантии, что выявлен полный видовой состав в пределах данного таксона на данной территории, не только в силу неизбежных пропусков, но также из-за потока постоянно прибывающих мигрантов. Например, в Казахстане был отмечен занос мигрирующими птицами мух-кровососок из очень отдаленных тропических районов (Т.Н.Досжанов, 1982). Конечно, чем больше применено разных методов сбора и чем дольше проводилось исследование, тем более вероятно, что видовой состав практически исчерпан. В случае сборов насекомых с помощью проб четко выявляется быстрое исчерпание видowego состава с выходом графика зависимости числа видов от количества проб к асимптоте уже через 15–20 проб.</p> <p>Количество видов в биоценозах обычно возрастает при продвижении с севера на юг. Однако это правило далеко не абсолютно. Количество видов насекомых, по-видимому, определяется как суровостью условий, так и степенью разнообразия растительного покрова. Так, в пустынях количество видов может быть меньше, чем в более северных и увлажненных районах с богатой и разнообразной флорой. Кроме того, количество видов зависит от стадии сукцессии, т.е. этапа развития биоценоза. Оно, как правило, мало в нарушенных по каким-либо причинам биоценозах, находящихся на ранних стадиях своего развития.</p> <p>При обследовании нескольких экосистем одного ранга, как и при изучении фауны нескольких географических регионов, возникает необходимость сравнить их друг с другом. Это делается с помощью вычисления следующих коэффициентов:</p> <p>коэффициента Жаккара $K = \frac{C}{A + B - C}$ и</p>

№ темы лекции	Наименование темы, основные положения и контрольные вопросы
	<p>коэффициента Серенсена $K = \frac{2C}{A+B}$,</p> <p>где A – число видов данной систематической категории в одной группировке, B – то же в другой, а C – число видов, общих для обеих группировок. В исследованиях часто сравнивают группировки попарно с помощью обоих коэффициентов. Коэффициент Жаккара, в принципе, более строг и пропорционален, а коэффициент Серенсена имеет большую "разрешающую силу" при низких величинах сходства. На практике эти коэффициенты попарного сходства представляют в виде таблицы спортивных соревнований, где попарно встречаются разные команды, причем верхнюю правую половину заполняют индексом Жаккара, а нижнюю левую – индексом Серенсена.</p> <p>Список видов далеко не является исчерпывающей характеристикой экосистемы. В пределах двух биотопов могут существовать одни и те же виды, но соотношение их численностей может быть различным.</p> <p>Контрольные вопросы:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Основы биоценологии насекомых. 2. Стация, биотоп, биоценоз, формация и ландшафтная зона. Естественные и искусственные биоценозы. 3. Принцип стациальной верности. Зональная, вертикальная, сезонная и годовичная смена стаций. 4. Закономерности функционирования биоценозов. 5. Колебания численности насекомых, теории массовых размножений – климатическая, паразитарная и др. 6. Роль модифицирующих и регулирующих факторов в изменении численности популяций в биоценозах. 7. Понятие о сукцессии. 8. Понятие о фауне. Основные характеристики фауны. Структура фауны.

Перечень учебно-методического обеспечения для самостоятельной работе обучающихся по дисциплине (модулю):

1. Список литературы и источников для обязательного изучения;
2. БД издательства ELSEVIER;
3. Научная электронная библиотека, БД e-library;
4. Полнотекстовая БД диссертаций РГБ;

5. Афонин А.Н., Грин С.Л., Дзюбенко Н.И., Фролов А.Н. Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения [Интернет-версия 2.0]. - СПб., 2008. – Режим доступа: <http://www.agroatlas.ru>.

6. Реферативный журнал ВИНТИ.

7. Лаптев И.П. Теоретические основы охраны природы: Основы созологии (Курс лекций) / Ред. Б.Г. Иоганзен. Томск : Изд-во Томск.ун-та, 1975. – 276 с.

8. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. – 222 с.

9. Чернов Ю.И. Экология и биогеография: Избранные работы. М: КМК, 2008. – 580 с.

7 Учебно-методическое обеспечение дисциплины

7.1 Нормативная, основная, и дополнительная литература

Нормативная литература:

1. Красная книга Краснодарского края (животные) (научн. ред. А.С. Замотайлов). Изд. 2-е. Краснодар: Центр развития ПТР Краснодар. края, 2007. – 480 с.

2. Красная книга Российской Федерации (животные). Москва: АСТ, Астрель, 2001. – 863 с.

Основная литература:

1. Бей-Биенко Г.Я. Общая энтомология. Учебник. СПб.: Проспект науки, 2008. – 486 с.

2. Замотайлов А.С., Попов И.Б., Белый А.И. Экология насекомых. Краткий курс лекций. Краснодар: КубГАУ, 2009. – 184 с.

3. Чернышев В.Б. Сельскохозяйственная энтомология (экологические основы): курс лекций. М.: Триумф, 2012. – 232 с.

4. Чернышев В.Б. Экологическая защита растений. М.: Изд-во МГУ, 2005. – 132 с.

Дополнительная литература:

1. Андрианова Н.С. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1970. – 157 с.

2. Викторов Г.А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. М.: Наука, 1967. – 271 с.

3. Викторов Г.А. Экология паразитов-энтомофагов. М.: Наука, 1976. – 27 с.

4. Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – 264 с.

5. Данилевский А.С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. 243 с.

6. Длусский Г.М. Муравьи пустыни. М.: Наука, 1981. – 230 с.
7. Захваткин Ю.А. Курс общей энтомологии. М.: Колос, 2001. – 374 с.
8. Росс Г., Росс Ч., Росс Д. Энтомология. М.: Мир, 1985. – 572 с.
9. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. – 222 с.
10. Чернышев В.Б. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1996. – 304 с.
11. Чернышов В.Б. Суточные ритмы активности насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1984. – 218 с.
12. Щуров В.И., Замотайлов А.С. Опыт разработки регионального списка охраняемых видов насекомых на примере Краснодарского края и Республики Адыгея. СПб: ЗИН РАН, 2006. – 215 с.
13. Яхонтов В.В. Экология насекомых. М.: Высшая школа, 1969. – 488 с.

Информационно-телекоммуникационные ресурсы сети «Интернет»:

1. Образовательный портал КубГАУ [Электронный ресурс]: Режим доступа: <http://edu.kubsau.local>.
2. Афонин А.Н., Грин С.Л., Дзюбенко Н.И., Фролов А.Н. Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения [Интернет-версия 2.0]. – СПб., 2008. – Режим доступа: <http://www.agroatlas.ru>.

7.2 Перечень учебно-методической документации по дисциплине

1. Замотайлов А.С., Попов И.Б., Белый А.И. Экология насекомых. Краткий курс лекций. Краснодар: КубГАУ, 2009. – 184 с.

8 Перечень информационных технологий

1. BioDiversity Pro, NHM & SAMS, 1997 (версия 2).
2. Microsoft Office (разные версии).
3. OziExplorer. GPS Mapping Software. D & L Software Pty Ltd, (версия 3.95).
4. Statistica (data analysis software system), StatSoft Inc., 2001 (версия 6).
5. Замотайлов, А.С. История и методология биологической защиты растений. Электронный курс лекций [Электронный ресурс] / А.С. Замотайлов. – Краснодар: КубГАУ, 2012. – 237 с. (учебно-методическое пособие). Режим доступа: <http://edu.kubsau.local/course/view.php>.
6. Замотайлов, А.С. Экология насекомых. Электронный курс лекций [Электронный ресурс] / А.С. Замотайлов, И.Б. Попов, А.И. Белый. –

Краснодар: КубГАУ, 2012. – 111 с. (учебно-методическое пособие). Режим доступа: <http://edu.kubsau.local/course/view.php>.

7. Информационно-правовой портал «Гарант» [Электронный ресурс]: Режим доступа: <http://www.garant.ru/>.

8. Тестовая программа АСТ.

9. Официальные сайты Красной книги Краснодарского края и Красной книги Республики Адыгея.

Разработчики:

К.б.н., доцент

И.Б. Попов

Д.б.н., профессор

А.С. Замотайлов
