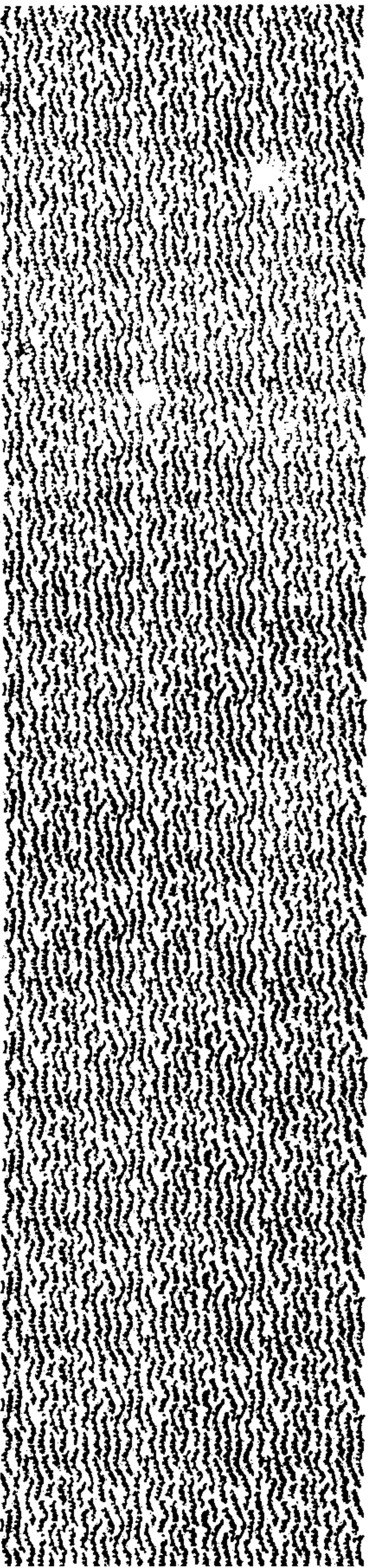




Арефин В.С., Холин С.К.

**Насекомые в агроэкосистемах
структура и динамика
сообщества монокультуры
сои *Glycine max***

Владивосток
1992

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ДАЛЕКВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Биолого-почвенный институт

В. С. Арефин, С. К. Холдин
НАСЕКОМЫЕ В АГРОЭКОСИСТЕМАХ: СТРУКТУРА И ДИНАМИКА
СООБЩЕСТВА МОНОКУЛЬТУРЫ СОИ GLYCINE MAX

РЯДЫВОСТОК
1992

Арефин В. С., Холин С. К. Насекомые в агроэкосистемах: структура и динамика сообщества монокультуры сои *Glycine max*. Владивосток: ДВО ГАН. 1992. 203 с.

Рассматриваются механизмы, под воздействием которых формируется видовое богатство насекомых фитофагов на растениях, и факторы влияющие на выбор ими кормовых растений. Выявлены закономерности в трофической и видовой структуре сообщества насекомых монокультуры сои. Показано, в частности, что видовая и трофическая структуры сообщества сохраняют высокую стабильность вне зависимости от колебаний абсолютного числа видов и их численности. Даны подходы к анализу динамики относительного обилия видов в многовидовых сообществах. Представлены оригинальные данные по динамике тлей и афидофагов, чешуекрылых и их паразитоидов, входящих в состав сообщества сои, а также сведения о структуре ассамблей жу-желиц в агроэкосистемах.

Для энтомологов, экологов, специалистов по вопросам охраны окружающей среды, студентов биологов.

Ил. 44. Табл. 10. Библиогр. 325 назв.

Издано по решению Редакционно-издательского совета Дальневосточного Отделения Российской АН

Ответственный редактор Б. И. Лебедев

Рецензенты А. С. Лелей

В. В. Суханов

(С) ДВО АН СССР, 1992 г.

ISBN 5-7442-0412-1

"... в нашей современной манере обращения с культурными землями есть нечто весьма опасное. . . опасность станет еще больше, если мы и дальше пойдем по пути "упрощения ради эффективности".
[Элтон, 1960: 191]

Предисловие

Одна из наиболее важных проблем при изучении взаимодействия видов членистоногих в агроэкосистемах связана с сохранением видового разнообразия в них. Обычные аргументы сторонников сохранения видового разнообразия заключается в том, что в естественных биоценозах популяции испытывают сложные компенсаторные воздействия со стороны всех членов сообщества, что, в конечном итоге, способствует устойчивости популяций [Элтон, 1960]. Подобные взгляды [MacArthur, 1955] послужили поводом для затяжной дискуссии. Одним из основных ее теоретических результатов стал вывод о том, что разнообразие и стабильность функционально не связаны и эволюционируют параллельно. В частности, Р. Мэй [May, 1981] отмечает, что нестабильность популяций в монокультурах проистекает не из-за их простоты как таковой, но в большей степени из-за отсутствия сколько-нибудь значительной коэволюции с вредителями и патогенами. Однако другие авторы [Woolhouse, Harmsen, 1987], анализирувшие сравнительную стабильность популяций насекомых в естественных местообитаниях и агроэкосистемах, подчеркивают малую вероятность того, что удастся выявить чистый эффект любого из ряда факторов (различия в таксономическом составе, структурном разнообразии, нарушенности, зрелости и эволюционной истории), влияющих на стабильность популяций в агроэкосистемах. Для выведения твердых заключений информации все еще недостаточно.

С точки зрения управления численностью отдельных вредных видов наиболее важным может быть не разнообразие само по себе, а трофически организованное разнообразие [Southwood, Way, 1970], что позволяет снизить размах колебаний популяций. Многочисленные примеры биологического подавления численности вредителей свидетельствуют о том, что увеличение стабильности популяций может быть достигнуто с помощью одного или нескольких видов хищных и (или) паразитических насекомых [Доутт, Де Бах, 1968; Коппел, Мертинс, 1980]. Однако эти же примеры показывают, что однажды утраченное разнообразие трудно восстановить и что для этого требуются большие затраты времени и средств.

Причины, по которым необходимо сохранение и поддержание видового разнообразия в агроэкосистемах, не сводятся только к стабилизации численности вредных видов. Помимо исследования вредных видов и специализированных энтомофагов в качестве равноважных должны рассматриваться и проблемы, связанные с многоядными хищными членистоногими, насекомыми опылителями растений, членистоногими редуцентами и, наконец, с редкими видами, находящимися под угрозой вымирания. Однако следует подчеркнуть, что главный аргумент в пользу сохранения разнообразия в агроэкосистемах вытекает как раз из фрагментарности наших знаний: мы попросту неспособны прогнозировать даже не очень отдаленные последствия утраты генетического, видового и структурного разнообразия. Например, в Докладе международной комиссии по окружающей среде и развитию [Наше общее будущее..., 1989:140] подчеркивается опасность того, что огромное число биологических видов оказалось под угрозой вымирания к тому времени, когда наука еще только пытается найти способы использования генетического разнообразия живой природы с помощью методов генной инженерии. Это положение несомненно важно не только в отношении "полезных", но и "вредных" организмов. По некоторым данным, наличие в популяциях вредителей генотипов "генералистов" может сводить на нет результаты дорогостоящих усилий по созданию резистентных сортов культурных растений [Ng, 1988]. Вероятный выход здесь может заключаться в поддержании стабильной генетической структуры популяций.

Для ответа на вопрос о том, как сохранять разнообразие в агроэкосистемах, необходимо в самом общем виде рассмотреть процессы, протекающие при освоении территорий под поля культурных растений. Эти процессы (особенно в молодых агроэкосистемах) имеют сходную

тенденцию – доля пятен, занимаемых естественной растительностью сокращается, и, напротив, возрастает доля территорий, занятых теми или иными монокультурами. Скорость процессов разная, но направленность одна.

Сообщества насекомых монокультур формируются подобно фауне островов и могут рассматриваться, до известной степени, как аналоги островов. Эти сообщества организованы на узкой основе (обычно один вид растения) путем извлечения из общего пула видов, обитающих в данной местности. Они являются результатом высокодинамичных адаптивных процессов и носят сезонный характер, т.е. после завершения уборки урожая сообщества практически распадаются, а естественная растительность, окружающая поля, служит убежищем для переживания неблагоприятного периода. Многие виды фитофагов генералистов и многоядных хищников участвуют в процессах интеграции этих сообществ, объединяя их в сложные или составные сообщества [*compound communities* – Root, 1973].

Другой процесс связан с сокращением пятен, занимаемых естественной растительностью – естественные биотопы сами превращаются в изоляты или ложноостровные биоты, на которые также могут быть распространены многие положения теории островной биогеографии. Для видов, имеющих узкие экологические ниши (стенобионтов), среда представляется высокопятнистой. Эти виды агрегированы в небольших пятнах растительности. Снижение разнообразия покрова в агроэкосистемах ведет к снижению разнообразия и увеличению риска локального вымирания видов. Таким образом, само по себе сокращение площади "островов" естественной растительности будет вести к сокращению числа видов, обитающих в данной агроэкосистеме. Множество примеров из области островной биогеографии демонстрирует, что общее число видов в островных местообитаниях зависит от площади и степени их изоляции. К числу наиболее общих причин, приводящих к локальному вымиранию видов, могут быть отнесены следующие:

- низкая способность к дисперсии и миграции;
- низкая численность популяций, ведущая к вымиранию видов на наиболее мелких "островах" [MacArthur, 1972];
- разрушение трофических и мутуалистических отношений с растениями в результате низкого обилия последних [вероятность "трофических каскадов" – Diamond, 1975];
- отсутствие пригодных местообитаний;
- случайные факторы.

Если для стенобионтов создается реальная угроза локального вымирания, то для видов, населяющих широкий спектр местообитаний (прежде всего фитофаги генералисты), среда становится более благоприятной. Наиболее общие изначальные причины, ведущие к увеличению ущерба, наносимого культурными растениям, можно свести к следующим:

- "концентрация ресурсов" [Root, 1973] - наличие больших территорий, занятых генетически однородными сортами монокультур;
- высокая степень преадаптации к новым кормовым растениям [Southwood, Kennedy, 1983];
- разрушение трофических взаимосвязей в системах "хозяин-паразит" (многие паразитоиды синхронизируют свое развитие с более чем одним видом хозяина) и "хищник-жертва" (многоядные хищники стабилизируют структуру сообществ в целом, другими словами они поддерживают на более низком уровне обилие многих видов жертв [Викторов, 1967];
- различия в экологии между насекомыми фитофагами и их естественными врагами (различная способность к миграции, необходимость в дополнительном питании энтомофагов на нектароносах и др. [Price, 1976].

Исходя из сказанного выше, можно заключить, что наиболее сложная задача заключается в определении предельно допустимого соотношения "островов" монокультур и естественной растительности в агроэкосистемах. Другими словами, речь идет о разумном компромиссе между стремлением к максимальной продуктивности агроэкосистем и необходимостью сохранения в них генетического и видового разнообразия. Решение этой задачи потребует фундаментальных знаний в области структуры, функционирования и эволюции сообществ членистоногих монокультур; взаимодействия отдельных популяций и элементарных сообществ внутри более крупных видовых объединений. Крайне необходимым представляются знания и об островных эффектах в агроэкосистемах для понимания и оценки угрозы локального вымирания редких видов. В Англии, например, из 1800 видов насекомых, занесенных в Красную книгу, по крайней мере, 100 видов не регистрировались в этом столетии и 40 из них, вероятно, вымерли [Drewertht, 1988]. Один из первых шагов в этом направлении - изучение структуры и динамики сообществ насекомых монокультур.

В гл. 1 и 2 рассматриваются различные аспекты взаимодействия

насекомых с их кормовыми растениями. По мнению авторов, включение такого обзора диктуется необходимостью более ясного представления о наиболее общих механизмах, под воздействием которых формируется структура сообществ насекомых на растениях. В гл. 3 дается краткая таксономическая характеристика сообщества насекомых монокультуры сои, характеризуются особенности трофической и видовой структур сообщества. В этой же главе затрагиваются и дискуссионные проблемы, касающиеся изучения видовой структуры сообществ в целом. В гл. 4-6 обсуждаются особенности динамики тлей и афидофагов (гл. 4), взаимосвязей чешуекрылых и паразитоидов (гл. 5), входящих в состав сообщества сои; анализируется структура ассамблей жужелиц в агроэкосистемах (гл. 6).

Авторы выражают искреннюю признательность Л. А. Ивлиеву, З. Г. Топоровской и другим сотрудникам лаборатории экологии насекомых Биолого-почвенного института за участие в сборе и обработке материалов. Помощь при определении систематической принадлежности сборов насекомых оказана специалистами систематиками Д. Г. Каспаряном, Л. Н. Медведевым, А. Ф. Емельяновым, С. А. Белокобыльским, В. Н. Кузнецовым, В. А. Мутиным, С. Ю. Стороженко, В. Н. Макаркиным, С. Д. Артамоновым, Г. Ф. Лафером, А. Б. Егоровым, Е. В. Канюковой, Л. Д. Филатовой, А. Н. Купянской, В. С. Кононенко, Ю. А. Чистяковым, Н. А. Сторожевой, которым мы приносим свою глубокую благодарность. Мы также признательны Б. И. Лебедеву и В. В. Суханову, взявшим на себя труд критически прочитать рукопись и оказывавшим нам всяческую поддержку.

Глава 1. Богатство видов фитофагов на растениях

Отдельные виды растений способны поддерживать от нескольких сот до 1000 и более видов растительноядных насекомых [Strong et al., 1977] и создавать среду обитания для множества хищных и паразитических насекомых. Однако вряд ли возможно обнаружить все виды насекомых фитофагов в одной популяции растения хозяина. Важно выяснить: Какие факторы определяют число видов фитофагов на растениях в локальном и региональном масштабах? Каким образом изменяется богатство видов во времени и достигают ли предела насыщения видами сообщества в экологическом или эволюционном масштабах времени? Ограничивается ли число видов насекомых, обитающих на одном виде растения, интенсивностью межвидовых отношений на одном и разных трофических уровнях? В определенной мере ответы на эти вопросы дают исследования взаимодействия систем "растения-фитофаг", структурной сложностью и таксономической изоляцией растений и богатством видов фитофагов на них.

1.1. Число видов фитофагов и ареал растения-хозяина

Зависимость "виды-площадь" (*species-area*) изначально рассматривалась как эмпирический инструмент и использовалась главным образом: 1) для оценки оптимального размера выборок и их числа, 2) для определения минимального ареала "сообщества" и 3) для предсказания числа видов в ареалах больших, чем те, которые учитывались [Kilburn, 1966].

Т. Саутвуд [Southwood, 1960, 1961] был одним из первых, кто распознал влияние ареала, занимаемого древесными растениями, а также на число видов насекомых фитофагов, обитающих на них. Он заметил, что хвойные деревья намного шире распространены в России, чем в Англии, и, что в России на сосне, ели, лиственнице и пихте число видов насекомых фитофагов намного больше, чем в Англии.

Наиболее значимые вопросы, возникшие в связи с изучением геог-

рафических ареалов растений и числом видов насекомых, обитающих на них, можно сформулировать следующим образом: 1) если в ряде изолированных регионов территории занятые каким-либо видом растения существенно различаются, то каким образом эти различия сказываются на богатстве видов фитофагов, обитающих на этом виде растения?; 2) если разные виды растения, произрастающих в одном регионе, имеют различающиеся географические ареалы, то будет ли богатство видов фитофагов, свойственных этим растениями, возрастать пропорционально ареалам?; 3) является ли феномен "виды-площадь" всеобщим и сохраняется ли подобная закономерность не только для фауны фитофагов в целом, но и для более мелких таксономических групп (или гильдий) или возможно влияние других факторов?; 4) какие механизмы лежат в основе феномена "виды-площадь"?

Два часто цитируемых исследования, позволившие ответить на первый вопрос, выполнены Д. Стронгом [Strong, 1974]. Какао - нативное растение для горных тропиков Южной Америки, в последние 300 лет было широко интродуцировано в различные регионы мира. Из 1905 известных вредных видов фитофагов менее чем 15% видов были известны из более чем одного региона, где возделывается эта культура, и менее 1,5% относились к широко распространенным, тогда как более 80% ограничены лишь одним из регионов. Последнее означает, что насыщение видами шло исключительно за счет аборигенной фауны, свойственной для каждого региона.

Второй пример [Strong et al., 1977] связан с насекомыми вредителями сахарного тростника, который является нативным растением для Новой Гвинеи. Интродукция культуры в разные регионы мира имела место на протяжении последних двух тысячелетий. Для сахарного тростника известно в общей сложности 1645 видов вредителей. Как и в предыдущем примере, большая часть видов ограничена одним из регионов. В обоих случаях площади, занятые под плантации культуры в отдельных регионах, были единственной значимой переменной, определяющей число видов вредителей в отдельных регионах.

Другой круг примеров касается отношений между географическими ареалами различных древесных пород и числом видов насекомых фитофагов, обитающих на них. Эта зависимость продемонстрирована многими авторами в разных регионах, в частности, на примере Hemiptera в Норвегии [Taksdal, 1965], Homoptera в Австралии [Evans, 1966] и листовых минеров на разных видах дуба в Калифор-

нии, США [Opler, 1974]. Однако большая часть исследований была выполнена на примере древесных пород и насекомых фитофагов Англии [библиографию см. Southwood, Kennedy, 1983; Kennedy, Southwood, 1984]. Обобщающий анализ был выполнен С. Кеннеди и Т. Саутвудом [Kennedy, Southwood, 1984], в котором были учтены наиболее полные списки насекомых фитофагов, наиболее точные измерения ареалов древесных пород и другие характеристики. Зависимость виды-площадь объясняла 58% общей изменчивости в числе видов и, по мнению авторов, географический ареал был наилучшей переменной, предсказывающей число видов насекомых фитофагов на древесных породах Англии.

Количество публикаций, анализирующих зависимость виды-площадь в агроэкосистемах, крайне ограничено, два из них приведены выше, однако результаты демонстрируют сходную с природными экосистемами эволюцию отношений между фитофагами и растениями хозяевами. В частности, Дж. Капинера с соавторами [Capinera et al., 1984] на примере вредителей овощных, зерновых, кормовых, плодовых и лесных культур в США показывал, что площадь занятая под посевами, - наиболее важная переменная, определяющая число вредных видов насекомых на той или иной культуре.

Сравнительный анализ фауны вредителей сои в США (где сосредоточено около половины всех мировых посевов сои) и других регионах (Центральная и Южная Америка, Китай, Корея, Индия, Африка) также предполагает наличие такой зависимости, однако М. Коган указывает, что в США, куда соя была интродуцирована сравнительно недавно, многие трофические ниши оккупированы вредными насекомыми неэффективно или являются пустующими [Kogan, 1981; Kogan, Turnipseed, 1987]. М. Коган полагает, что гипотеза "виды-площадь" не представляется полезной для объяснения упаковки видов или качественных взаимосвязей внутри отдельных регионов [Kogan, 1981: 364]. Однако предшествующий пример убеждает, что различные характеристики культурных растений, включающие ареал, высоту растений, таксономическое сходство, могут иметь значительную прогностическую ценность в определении потенциального давления вредителей на те или иные культуры [Capinera et al., 1984].

Зависимость "виды-площадь" применительно к системе растение-фитофаг неоднократно критиковалась за отсутствие реализма [Gilbert, 1980; Kuris et al., 1980; Blaustein et al., 1983]. Однако детальный анализ, выполненный С. Кеннеди и Т. Саутвудом [Kennedy, Southwood, 1984], позволил установить ряд причин, опре-

деляющих слабые связи или их отсутствие. Причины широкого варьирования коэффициента детерминации (R^2) в зависимостях виды-площадь различны. Во-первых, плохая связь может объясняться неполнотой данных, либо их ошибочностью. Во-вторых, различные биологические системы могут содержать элементы неопределенности и отсюда иметь необъяснимую изменчивость. В-третьих, значения коэффициента детерминации может быть артефактом, вызванным изучением дробных таксономических единиц, входящих в состав сообщества. Наконец, зависимость виды-ареал не обязательно должна иметь единое причинное объяснение. Вариации в числе видов насекомых на растениях-хозяевах могут быть вызваны одновременным действием ряда факторов. Такие вариации будут усиливаться при рассмотрении отдельных узких таксонов, где коэволюционные влияния будут более значимыми, а воздействие ареалов самих по себе будет утрачивать. А. С. Кеннеди и Т. Саутвуду [Kennedy, Southwood, 1984], разбив все "сообщества" насекомых фитофагов на древесных пород Англии на таксономические группы, показали, что наибольшие значения R^2 соответствовали "сообществам" в целом и резко снижались по мере убывания числа видов в отдельных группах. Значения R^2 были минимальными для групп с наименьшим числом видов.

Дополнительный источник изменчивости может быть вызван использованием разных способов трансформации данных при расчетах уравнений регрессии "виды-площадь". Дж. Сугихара [Sugihara, 1981] нашел, что логарифмирование зависимой и независимой переменных обеспечивает наилучшее соответствие в 75% случаев, которые документировали Е. Коннор и Е. Маккой [Connor, MacCoy, 1979].

Для объяснения часто наблюдаемой высокой положительной корреляции в зависимости "виды-площадь" выдвинуто несколько гипотез [McGuinness, 1984], из которых три рассматриваются чаще всего. Ставшая наиболее дискуссионной, равновесная модель [MacArthur, Wilson, 1963, 1967] игнорирует разнообразие местобитаний и трактует различия в числе видов как баланс между их иммиграцией и вымиранием на островах. Скорость вымирания видов предполагается обратно пропорциональной численности популяций. Отсюда скорость вымирания видов на мелких островах, где общая численность популяций низка, будет выше, чем на крупных. Таким образом, при одинаковом удалении от источника колонизации небольшие острова с низкой численностью популяций будут иметь высокую скорость вымирания видов, а крупные - низкую. Из этого следует, что в любой отрезок

времени на большем по площади острове будет обитать более высокое равновесное число видов, чем на меньшем. Из чего вытекает положительная зависимость между площадью и числом видов. В более поздней версии равновесной модели [MacArthur, 1972] введено понятие о разнообразии местообитаний. Однако в любом случае, равновесное число видов в модели определяется балансом между скоростью иммиграции и вымирания видов.

Другой подход к объяснению зависимости "виды-площадь", строящийся независимо от равновесной модели, - гипотеза разнообразия местообитаний (*habitat-diversity hypothesis*). Предполагается, что поскольку увеличение площади острова влечет за собой появление новых экологических условий и возрастание разнообразия местообитаний и поэтому число видов возрастает с площадью острова [Williams, 1964].

Третья - гипотеза пассивной выборки (*passive sampling hypothesis*), представляет собой альтернативу двум предшествующим; она заключается в том, что число видов обусловлено объемом выборки извлекаемой из общего пула видов. Большие по площади острова вмещают более крупные выборки чем меньшие и, в конечном итоге, содержат больше видов. Эта гипотеза, так же приводит к положительной зависимости между площадью и числом видов. Однако эта связь "...рассматривается исключительно как феномен выборки, а не результат биологических процессов, таких как диверсификация через специализацию использования местообитаний или баланс между иммиграцией и вымиранием видов. Идея того, что зависимость "виды-площадь" является феноменом выборки должна рассматриваться в качестве нуль гипотезы, а все гипотезы, привлекающие биологические процессы для объяснения зависимости "виды-площадь" должны рассматриваться как альтернативы" [Connor, McCoy, 1979:793].

1.2. Время и число видов фитофагов на растениях

"Временная" гипотеза строится на том, что богатство видов, существующее природе, является результатом длительной эволюции под воздействием многих факторов среды, влияющих на выживание, дифференциацию ниш и накопление видов в сообществах. Животные, поедающие растения, могут увеличивать равномерность распределения и обеспечивать тем самым возможность сосуществования большего числа малозначимых видов растений. Увеличение числа видов животных, по-

едающих растения, может повлечь за собой тем самым увеличение разнообразия растений. Таким образом, разнообразие порождает разнообразие. Эволюция разнообразия делает возможным дальнейшую эволюцию разнообразия [Уиттекер, 1980]. Временная гипотеза предполагает также, что виды в молодых сообществах и в тех, которые подвергаются постоянным нарушениям, не вырабатывают многих межвидовых приспособлений, и, как результат, такие сообщества должны иметь меньшее число видов, чем древние. Эти взгляды на происхождение видового разнообразия допускают, что взаимодействия между видами на одном и разных трофических уровнях играют главную роль в ограничении видового богатства.

Независимые доводы привели Дж. Янзена [Janzen, 1973] к возможности предсказанию насыщения видами сообществ насекомых фитофагов только после периода эволюционного времени.

С другой точки зрения видовое богатство сообществ может формироваться в экологическом масштабе времени, различия в богатстве видов относительно независимы от их возраста и определяются структурными свойствами среды.

Применительно к сообществам насекомых на растениях вопрос трансформируется следующим образом: существует ли потолок в богатстве видов насекомых фитофагов на растениях и достигается ли он асимптотически в экологическом масштабе времени, или это процесс, основанный на длительной эволюции межвидовых отношений?

Один пример, подтверждающий асимптотический рост богатства видов в экологическом масштабе времени, уже упоминался выше. В результате анализа взаимосвязей между площадью культивации какао [Strong, 1974] и числом видов фитофагов в каждом регионе было установлено, что число видов фитофагов на какао в нативном ареале и регионах, куда была интродуцирована культура, неотличимо. Число видов насекомых достигало асимптоты, при этом из общего пула быстро извлекались виды с высокой степенью преадаптации. Вначале рост числа видов на растениях находился во временной зависимости от начала интродукции культуры в новые регионы. Однако после относительно короткого периода, время как фактор, влияющий на богатство видов фитофагов, теряло свое значение [Strong, 1974, 1979; Strong, McCoy, Rey, 1977]. Приведенный выше и другие примеры подчеркивают одну важную особенность: исключительное большинство видов фитофагов на интродуцированных в новые регионы растениях представлено генералистами [Goeden, 1976; Strong, 1979; Blaustein

et al., 1983; и др.]. Интерпретация результатов этих исследований не предусматривает прекращения роста числа видов после достижения асимптоты, отмечается лишь, что дальнейшая скорость роста числа видов настолько низка, что этот процесс становится трудноуловимым с помощью статистических методов [см. Southwood, Kennedy, 1983; Kennedy, Southwood, 1984]. Растущий объем признаков подтверждает гипотезу о том, что многие виды растений все еще не пришли к равновесию с их паразитами, и, что обычные и широко распространенные виды растений, вероятно, "обнаруживаются" ими в эволюционном масштабе времени. Под этим понимается то, что неиспользуемые или частично используемые трофические ресурсы (даже в системах "растение-фитофаг", имеющих длительную совместную историю - *Pteridium aquilinum* Kun. или Umbelliferae) - характерная особенность большинства растений [Lawton, Price, 1979; Price 1980, 1983; Lawton, 1982].

1.3. Структурная сложность растений и число видов фитофагов

На деревьях обитает в среднем большее число видов фитофагов (на единицу площади ареала), чем на кустарниках, на которых, в свою очередь, обитает больше видов, чем на травах. Так, представители 31 рода деревьев в Англии имели в среднем 28 видов фитофагов, кустарники (40 родов) - в среднем 10 видов, 143 рода трав - в среднем по 5 видов растительноядных насекомых [Strong, Levin, 1972]. Это подчеркивает влияние структурной сложности растений на богатство видов растительноядных насекомых.

"Структурная сложность" - термин обозначающий определенные характеристики растений, в частности, физические размеры, формы роста, особенности сезонного развития, различия в надземных частях и т.д. [Lawton, Schröder, 1977; Lawton, 1978]. Количество дискретных ресурсов растений, пригодных для потребления насекомыми фитофагами, обычно легко идентифицируется энтомологами. Это наиболее очевидный способ различения растений богатых или бедных видами насекомых. В частности, соя, как кормовое растение для фитофагов атакуется насекомыми, питающимися на корнях, клубеньках, нижних частях стеблей, бобах, цветах, почках или семенах [Turnipseed, Kogan, 1976; см. также гл. 3.4]. По этой причине отсутствие некоторых структур на растении исключает обнаружение на них специализированных фитофагов.

Наиболее часто фитофагами потребляются листья растений. Однако даже они не являются однородным ресурсом. Их можно рассматривать скорее как набор или серию ресурсов, различающихся во времени и пространстве, что находит свое подтверждение примерами вертикального распределения разных видов фитофагов на растениях [Askew, 1962; Claridge, Reynolds, 1972; Nielsen, Ejlersen, 1977; Varlez, 1988]. Иногда это объясняется предпочтением фитофагами (гусеницы чешуекрылых) молодых листьев [Petersen, 1987]. По некоторым данным, разнокачественность ресурсов (листьев) даже в пределах одного дерева высока, что приводит к мозаичной локализации растительоядных насекомых в кроне деревьев [Whitham, 1981]. К локализации поселений фитофагов на растениях приводит также положительное [Moore, Miers, Eng, 1988] или отрицательное [Rothery, 1987] влияние освещенности растений на поведение при выборе мест для откладки яиц и питания у разных видов фитофагов. Присутствие различных видов фитофагов в течение вегетационного периода во многом связано не с абсолютным наличием каких-либо ресурсов, но и с сильными изменениями в биохимическом составе листьев, их пищевой ценности [Рафес, 1980; Coley, 1980; Feeny, 1976; Lawton, 1978; Scriber, Slansky, 1981; и др.]. Отсюда следует, что растения со значительными изменениями в количестве и качестве тех или иных ресурсов должны иметь высокий "оборот" видов фитофагов в течение вегетационного периода (см. гл. 3.6.2). Некоторые примеры демонстрируют и различное предпочтение насекомых фитофагов в отношении возраста растений [Gimingham, 1985; Brever, Oliver, 1987; Lawton, 1983]. В частности, при анализе фауны насекомых фитофагов на плантациях чая, различающихся по возрасту, установлено, что, по крайней мере, 25 видов обитают только на растениях в возрасте 30 лет и более [Lawton, 1983].

Ресурсы для фитофагов означают не только пищу, но и убежища от естественных врагов и переживания неблагоприятных периодов, как места для откладки яиц и отдыха. Бесспорно, что деревья и кустарники, по сравнению с травами, обеспечивают гораздо более разнообразный набор таких ресурсов. Хотя, следует отметить, при сравнении многовидовых растительных сообществ обнаруживаются противоречивые примеры [Stinson, Brown, 1983].

1. 4. Таксономическая изоляция растений

Таксономически близкие виды растений, как правило, обладают сходными характеристиками, на основе чего и было сделано предположение о том, что интродуцированные в новые регионы таксономически близкие к нативным видам растения будут иметь большее равновесное число видов растительноядных насекомых, чем виды, таксономически изолированные от нативной флоры. Примеры, подтверждающие это предположение получены при изучении фауны насекомых фитофагов древесных пород Англии [Lawton, Schröder, 1977; Connor et al., 1980; Kennedy, Southwood, 1984; Southwood, 1985] и древесной и кустарниковой растительности Финляндии [Neuvonen, Niemala, 1981]. Эти примеры указывают на невысокий, но заметный вклад таксономической изоляции растений в богатство видов фитофагов. Наряду с этим Е. Коннор с соавторами [Connor et al., 1980] подчеркивают, что даже нативные для Англии древесные породы, не имеющие родственных видов на уровне родов и семейств, обладают обедненной фауной фитофагов, по сравнению с видами, имеющими родственников на уровне подродов, родов или семейств.

Роль таксономической изоляции растений в определении богатства фауны насекомых фитофагов продемонстрирована и для культурных растений, в частности, найдена высокая положительная корреляция между числом видов вредных насекомых на полевых и кормовых культурах и числом родственных растений (число видов на род) [Capinera et al., 1984].

Другой круг примеров свидетельствует, что некоторые растения, интродуцированные в новые регионы и таксономически изолированные от местной флоры, имеют крайне обедненную фауну фитофагов [Morrow, 1977; Ohmart, 1980 - цит. по: Blaustein et al., 1983; Morrow, Fox, 1980; Moran, 1980; и др.]. Поскольку изменчивость степени консерватизма при выборе растения хозяина весьма различна среди представителей разных таксономических групп насекомых [Jermy, 1984], вполне очевидно, что предсказуемая значимость таксономической изоляции в определении богатства видов фитофагов нативных и интродуцированных растений будет возрастать при анализе взаимосвязей с растениями узких таксономических групп насекомых. Значение других переменных (например ареала), напротив, будет снижаться [Kennedy, Southwood, 1984].

Глава 2. Формирование трофических связей насекомых с растениями

Многие чрезвычайно сложные ассоциации растений и насекомых, наблюдаемые в настоящее время, являются результатом длительной совместной эволюции. "Классическая коэволюционная теория" [по: Jermy, 1984], предложенная П. Эрлихом и П. Равеном [Ehrlich, Raven, 1964] и получившая развитие в работах многочисленных последователей, вероятно, наиболее популярна по настоящий момент. В отечественной литературе представления о коэволюции растений и насекомых развивались П. М. Рафесом [1980]. Сущность теории заключается в том, что в эволюционных взаимодействиях насекомых и растений давление отбора направлено прежде всего на развитие защитных свойств у растений. Растения, защищаясь от нападений насекомых фитофагов, входят в новые адаптивные зоны и за этим может следовать эволюционная радиация растений. Тем не менее некоторые формы насекомых могут впоследствии адаптироваться к резистентным растениям. Такие насекомые будут также входить в новые адаптивные зоны и окажутся способными образовывать новые виды, в основном благодаря отсутствию других конкурирующих видов. Эти взаимные селективные реакции между растительными насекомыми и растениями в результате ведут к увеличению видового богатства в обеих группах организмов. Утверждается, что защитные функции у растений выполняют, так называемые, вторичные продукты метаболизма - чрезвычайно разнообразные соединения, синтезируемые растениями (т.е. алкалоиды, терпеноиды, флавоноиды, танины и др.). Некоторые авторы рассматривают развитие опушения на листьях [Levin, 1973], склерофилии [Rauscher, 1981], "избегание" растениями насекомых во времени и пространстве [Feeny, 1976; см. также обзор: Kogan, 1986] как "средства" защиты от насекомых.

Согласно развитым представлениям, вторичные продукты метаболизма выполняют аллелохимические функции либо как алломоны, либо как кайромоны [Dethier et al., 1960; Whittaker, Feeny, 1971]. При этом допускается, что ответные адаптации фитофагов "специалистов" выражаются как в эволюции механизмов, которые делают алломоны не-

эффективными (т.е. детоксикация, поведение избегания), так и в преобразовании их в кайромоны, т.е. в соединения, служащие химическими сигналами для обнаружения растения хозяина, питания, стимуляции откладки яиц. Таким образом, насекомые "специалисты" могут специфически реагировать на определенные химические соединения посредством откладки яиц или питания. Те же или другие соединения действуют либо как репелленты или детерrentы, либо оказывают антибиотическое действие на большинство неспециализированных к данным растениям фитофагов [Norris, Kogan, 1980; Kogan, 1986; см. также Райс, 1986]. В сумме аллелохимический эффект многих вторичных продуктов метаболизма растений подтвержден множеством поведенческих, пищевых, электрофизиологических экспериментов [Тыщенко, 1977]. Большинство этих соединений - результат нормальных жизненных процессов, происходящих в растениях. Они синтезируются ими вне зависимости от того, повреждаются ли растения насекомыми или нет. Некоторые метаболиты синтезируются только в том случае, если растения подвергаются стрессам (под влиянием некоторых абиотических факторов, патогенов и насекомых вредителей).

Козволюционная теория вызвала длительную дискуссию, поскольку многие данные свидетельствуют против того, что связи в системах "растение-фитофаг" основаны преимущественно на химических взаимодействиях. Некоторые факты, противоречащие представлениям о химической коэволюции [Bernays, Graham, 1988; Jermy, 1988; и др.], свидетельствуют: 1) что вторичные продукты метаболизма растений - приблизительная и не единственная причина, определяющая круг растений-хозяев для насекомых фитофагов; 2) они прежде всего не могут рассматриваться как защита против насекомых; 3) аналогия с эволюционной "гонкой вооружений" между насекомыми и растениями не может стать плодотворной; 4) соединения, оказывающие эффект детерrentов на насекомых, не означают, что растения токсичны для них; 5) другие факторы, основанные на нехимических взаимодействиях, могут быть важными для специализации насекомых; 6) различия в пищевом поведении не свидетельствуют о преимуществах специалистов перед генералистами.

2.1. Факторы, влияющие на выбор кормовых растений насекомыми фитофагами

Из приведенных выше примеров (гл. 1) очевидно, что чем больше

географический ареал растения, тем большее число видов фитофагов аккумулируется на нем. Важным фактором в предсказании богатства видов фитофагов на интродуцированных растениях является и их таксономическая близость к нативным видам. Однако успешное включение нового кормового растения в рацион фитофагов будет зависеть от частоты контактов с ними насекомых. Значимость этого фактора подчеркивается в исследованиях зависимости "виды-площадь" в локальном масштабе: с увеличением площади "пятен" одного вида растения возрастает не только общее число видов насекомых, зарегистрированных в них, но и плотность популяции отдельных видов [см., например, MacGarvin, 1982]. Таким образом, локальное обилие растения будет важной предпосылкой для включения его в круг кормовых растений различными видами растительноядных насекомых.

Наряду с этим для включения нового растения в свой рацион отдельные виды насекомых должны быть соответствующим образом "экипированы" для обнаружения растения, откладки яиц, питания и ассимиляции пищи, т.е. они должны обладать определенными поведенческими, физиологическими и морфологическими преадаптациями.

Ниже, не претендуя на полноту обсуждения, мы рассмотрим некоторые факторы, влияющие на выбор кормовых растений насекомыми фитофагами, и несогласующиеся с коэволюционной теорией.

2.1.1. Морфологические особенности растений и насекомых

Рассматривая примеры колонизации насекомыми фитофагами интродуцированных растений, Т. Саутвуд и К. Кеннеди [Southwood, Kenneddy, 1983] подчеркивали, что преадаптации многих видов насекомых могут быть в большей степени связаны со структурными характеристиками растений (такими, например, как способность питаться на опушенных листьях), чем с таксономической (и биохимической) близостью интродуцированных и нативных растений. Некоторые косвенные данные могут подтверждать крайнюю чувствительность насекомых к механической структуре поверхности пищевого субстрата. Показательный пример различных предпочтений трех симпатрических форм земляничного дерева (с голыми, опушенными и железистыми листьями) представителями различных таксономических групп насекомых приведен Дж. Гомесом с соавторами [Gomez et al., 1986]. Сосущие насекомые (тли, клопы-слепняки) были гораздо более многочисленными на опушенной форме, тогда как галлообразующие, минеры и листогрызущие

шие преобладали на формах с голыми листьями. Поскольку различия в содержании некоторых вторичных метаболитов в листьях этих форм невелики, предпочтения насекомых могут быть отнесены скорее к механическим, чем к биохимическим свойствам листьев. Напротив, изучение поверхности листьев кормовых растений и особенностей питания некоторых насекомых с крайними формами полифагии, в частности личинок белокрылки *Trialeurodes vaporariorum* Westw. (Homoptera, Aleyrodidae), показывает что стилеты как молодых личинок, так и взрослых особей легко проникают во флоэму всех растений. Плотность волосков, толщина оболочек эпидермальных клеток и жилок на единицу площади листа у разных кормовых растений не коррелируют со степенью предпочтения и скоростью развития особей белокрылки [Kamp, Lenteren, 1981]. Хорошие примеры механической резистентности некоторых сортов сои к цикадке *Empoasca fabae* (Harris) и некоторым другим фитофагам продемонстрированы С. Тернипсид [Turnipseed, 1977].

Наконец факторы среды могут изменять растения, различным образом влияя и на поведение насекомых при выборе растения хозяина. Например, развитость и плотность трихом, которые являются важным физическим барьером против многих насекомых фитофагов [Levin, 1973], может изменяться в зависимости от температуры и влажности почвы [Wellso, Hoxie, 1982].

Таким образом, эти и другие особенности растений могут модифицироваться факторами среды, приводя в результате к высокой степени изменчивости информации используемой фитофагами при выборе растения-хозяина и отсюда в наблюдаемых примерах специализации видов к определенным видам растений. Значимость этого фактора подтверждается и развитием морфологических адаптаций насекомых к морфологическим особенностям их кормовых растений [Moran, 1986; Zwölfer, Brandl, 1989].

2.1.2. Фенология растений и насекомых

Простейшей, но возможно наиболее общей причиной, по которой определенные виды растений игнорируются определенными видами фитофагов, может быть асинхронность фенологии насекомого и растения. Например, у бабочки *Pieris virginianensis* спектр кормовых растений ограничивается видами рода *Dentaria*, с фенологией которых синхронизирован ее цикл развития. Круг кормовых растений,

используемый этой бабочкой, остается ограниченным, хотя в лабораторных условиях на растениях других родов самки откладывают яйца, а гусеницы нормально развиваются [Slansky, 1976]. В другом случае, при задержке начала вегетации основного кормового растения, жуки листоеда *Chrysochloa sacaliae* Schrn. после выхода с зимовки питаются на необычных для них кормовых растениях. Такая ситуация, по мнению некоторых авторов [Гриценко и др., 1983], может стать причиной дивергенции, приводящей к начальному формированию симпатрических группировок. Асинхронность в фенологии биологических рас некоторых фитофагов, специализирующихся на разных кормовых растениях, рассматривается также как важный фактор, усиливающий репродуктивную изоляцию, несмотря на то что эти расы не утрачивают физиологической способности питаться на разных кормовых растениях [Mitter et al., 1979; Фролов, Храменко, 1980].

2.1.3. Избегание естественных врагов

М. Джеффериэ и Дж. Лотон [Jeffries, Lawton, 1984] определяют это понятие как образ жизни, снижающий или элиминирующий уязвимость жертв к одному или многим видам хищников. Эта гипотеза предполагает, что многие хищники индуцируют изменения в трофических нишах их жертв. В отсутствие хищников особи жертв могут питаться в предпочитаемых частях микроместообитаний. Присутствие хищников меняет поведение жертв; круг предпочитаемых местообитаний может сильно сокращаться, фуражировка жертв концентрируется преимущественно в защищенных местах. Отсюда следует, что насекомые фитофаги могут быть в разной степени уязвимы для естественных врагов, когда они питаются на разных видах или даже частях растений. Для паразитоидов, например, часто важны химические стимулы растений, на которых обитают их хозяева; специализация в отношении кормовых растений приводит к ограничению круга хозяев. Проявление химических стимулов может скрывать присутствие других видов растений [Викторов, 1976].

Иногда весьма важными могут быть структурные убежища [Damman, 1987; Price, 1988], препятствующие проникновению паразитоидов, а также механические свойства субстратов, снижающие эффективность поиска у паразитоидов на разных видах растений. В частности, если плотность трихом, толщина оболочек эпидермальных клеток не влияет на степень предпочтения растений белокрылки *T. vaporariorum*,

то эффективность поиска особей белокрылки паразитом *Encarsia formosa* Gahan. (Hymenopter, Aphelinidae) существенно ограничивается плотностью трихом и наличием медвяной росы на листьях растений [Lenteren et al., 1976a, b].

В других ситуациях важным фактором могут быть колебания относительной скорости развития гусениц чешуекрылых на разных видах растений: на неблагоприятных видах кормовых растений продолжительность экспозиции преимагинальных стадий хозяев, пригодных для заражения паразитами, возрастает [Price, 1980]. Таким образом, избегание естественных врагов как следствие отбора, зависящего от плотности, вероятно, более важный фактор, чем конкуренция за пищу в генерации огромного разнообразия ниш у насекомых фитофагов [Price et al., 1980; Lawton, Strong, 1981]. Кроме того, предполагается, что во многих случаях естественные враги могут быть не менее важным фактором в ограничении ширины спектра питания у насекомых полифагов, чем различия в пищевой ценности кормовых растений [Smiley, 1978; Gilbert, 1979; Price et al., 1980; Bernays, Graham, 1988; и др.].

2.2. Развитие предпочтений к новым кормовым растениям: роль предшествующего опыта и обучения

Каким образом и насколько быстро развиваются предпочтения к новому кормовому растению в популяциях фитофагов? При исследовании дивергенции между отдельными популяциями интерпретация природы адаптаций затруднена, потому что альтернативные кормовые растения могут быть эволюционно стабильными в данном местообитании [Rauscher, 1985], а история взаимодействий популяций с кормовыми растениями неизвестна [Thomas et al., 1987]. Таким образом, наибольший интерес в этом смысле могут представлять либо примеры, в которых сравниваются популяции, взаимодействующие с нативными и интродуцированными растениями, либо примеры, полученные в контролируемых условиях. Один из таких примеров касается изолированных популяций бабочки *Colias philodice eriphyle* Edwards. Основное кормовое растение в одной из популяций вики *Vicia americana* Muhl. Рацион второй популяции наряду с викой включал и люцерну *Medicago sativa* L., которая была введена в культуру около 90 лет назад. Однако особи из обеих изолированных популяций не проявляли достоверных различий в степени предпочтения двух кормовых растений.

Более того, они откладывали яйца преимущественно на листья люцерны. Подчеркивается, что опыт имаго как у данного вида, так и у других видов рода *Colias* не играет роли в развитии предпочтения при откладке яиц, поскольку этот процесс контролируется генетически [Tabashnik et al., 1981; Tabashnik, 1983].

Другой пример, напротив, подчеркивает различия в предпочтении к разным кормовым растениям: в условиях эксперимента бабочка *Euphidrias editha* из двух изолированных популяций, контактировавших с разными кормовыми растениями *Collinsa parviflora* (Scrophulariaceae), - нативный хозяин; *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae) - растение, интродуцированное в США около 100 лет назад, проявляли различия в предпочтении растений при откладке яиц. Только несколько особей из популяции, контактировавшей с интродуцированным сорняком, были отмечены при откладке яиц на этом растении [Thomas et al., 1987]. Однако в другом хорошо документированном примере [Дмитриев, 1951 - цит. по: Гриценко с соавт., 1983] в течение относительно короткого периода наблюдалась отчетливая симпатрическая дивергенция в популяции липового пилильщика. Личинки пилильщика, обычно развивающиеся на подросте липы, были зарегистрированы впервые на плантациях культурного хмеля в 20-е годы. Первые серьезные повреждения хмеля отмечены в 1940 г. И уже к 50-ым годам сформировались явно различающиеся по биологии и морфологии расы этого вида. Каждая из них была строго приурочена к определенным кормовым растениям.

Таким образом, три примера со сходной историей демонстрируют совершенно разную реакцию насекомых фитофагов на присутствие новых видов растений - от отсутствия предпочтений до чрезвычайно быстрой дивергенции (в условиях симпатрии) и расообразования.

По мнению Г. Х. Шапошникова [1974], выделяются два вида явлений, связанных с адаптацией к новым кормовым растениям: пищевые предпочтения и пищевые настройки. Первые возникают как реакция на новый, но вполне пригодный для питания, корм, поэтому легко объяснимы. Вторые - как реакция на малоприспособленный корм, под воздействием отбора и мало обратимы. При этом адаптивное значение пищевых предпочтений связано с оптимизацией биологических показателей (плодовитость, адаптация пищеварительной системы и т. д.).

Эти примеры, как и ряд других, говорят о том, что для многих видов 100 и даже более лет недостаточно для развития значимых различий в степени предпочтения к нативным и интродуцированным

растениям. Тем не менее накопление данных о динамике переключения особей внутри популяций насекомых можно считать чрезвычайно полезным направлением в предсказании скорости, с какой популяции будут реагировать на изменения в относительном обилии растений. Эти данные важны и для понимания того, с какой вероятностью в системах растение-фитофаг будет достигаться стабильное равновесие [Papaј, Prokory, 1989].

Результаты многих экспериментов указывают на значимость обучения в развитии предпочтений, рассматриваемого как обратимые изменения в поведении на основе ранее достигнутого опыта (приобретение навыков в распознавании растения хозяина для питания и откладки яиц). Однако существует и убеждение, что обучение (так же, как и у других групп насекомых - пчелы, осы) затрагивает почти все аспекты биологии насекомых фитофагов [Papaј, Prokory, 1989].

Лабораторные тесты, например с *Rhagoletis pomonella* (Diptera) на двух видах ресурсов (плоды боярышника и яблони), явно показывают, что предшествующий опыт при откладке яиц может вести к восприятию или отвержению этих кормовых объектов в будущих контактах [Prokory et al., 1982]. В других случаях быстрые изменения (на протяжении 11 генераций) в предпочтении при откладке яиц жуком *Callosobruchus maculatus* Fabr. (Coleoptera, Bruchidae) определялись личиночным опытом на субстратах, которые использовались для питания [Wasserman, Futuyma, 1981].

В некоторых работах продемонстрирована способность бабочек *Battus philenor* из разных популяций обучаться восприятию разной формы листьев растений-хозяев. Причем эта способность нарушалась равным образом у особей из обеих популяций [Rausher, 1978; Papaј, 1986].

Способность к обучению, результаты которого сказываются только в пределах личиночной или только имагинальной фаз, обнаружена у представителей самых разных таксонов насекомых. Однако при анализе большого числа опубликованных данных обнаружено, что необходимая для этого передача информации от личинки к имаго обычна для Hemimetabola, но у Holometabola прослеживается только у четверти изученных видов [Резник, 1988]. В частности, в некоторых работах продемонстрирована плохая связь между степенью предпочтения различных растений самками бабочек при откладке яиц и выживаемостью гусениц на этих растениях [Wiklund, 1975 - цит. по: Crawley,

1983]. В целом, по мнению многих авторов, обучение в течение взрослой стадии (которое обычно для многих насекомых фитофагов) может способствовать симпатрической дивергенции посредством увеличения "привязанности" насекомых к тем растениям, к которым они поведенчески специализированы.

2.3. Специализация видов

В большинстве групп фитофагов насекомые с ограниченным спектром кормовых растений (моно-, олигофаги) преобладают над генералистами (полифагами, потребляющими растения из разных семейств и даже отрядов). Там, где были получены сравнительно полные данные о фауне, установлено, что насекомые фитофаги, питающиеся на растениях более чем из трех семейств, составляют менее 10% от общего числа видов фитофагов [Futuyma, Gould, 1979; Chapman, 1982; Price, 1983; Bernays, 1984; и др.].

Адаптивные преимущества специализации рассматриваются в литературе с разных точек зрения. Принцип, выдвинутый Р. МакАртуром [MacArthur, 1972: 61], заключается в том, что потребители не могут совершенствоваться одновременно во всех направлениях. Совершенствование в одном направлении будет означать снижение эффективности в других. Это предположение повлекло за собой длинный ряд дедуктивно выведенных заключений. В частности, Р. МакАртур утверждал, что более высокая эффективность (и конкурентоспособность) — единственная причина, обусловившая такое многообразие видов. Это положение явно лежит в основе многих представлений о взаимодействиях растений и насекомых, а также гипотез симпатрического видообразования последних [Smiley, 1978; Гриценко и др., 1983; и др.]. При этом одним из наиболее важных пусковых механизмов симпатрического видообразования считается колонизация новых хозяев [Mayr, 1982]. Предполагается, в частности, что развитие поведенческих предпочтений к новому растению будет сопровождаться соответствующими физиологическими адаптациями и снижением эффективности потребления ранее используемого кормового растения. В ряде экспериментов найдено, однако, что специализация к одному виду растения не ведет к сколько-нибудь заметной утрате способности потреблять другие (ранее используемые) виды растений. Другими словами, речь идет не о "переключении" на новый ресурс, а о "расширении" круга растений хозяев (или экспансии ниш) [Wassel-

man, Futuyma, 1981; Futuyma et al., 1984; Rausher, 1984; Via, 1984; Hare, Krennedy, 1986, Futuyma, Philippi, 1987; Thomas et al., 1987; и др.]. Например, определенные генотипы партеногенетической пяденины *Alsophila pometaria*, которые связаны с разными видами кормовых растений - *Acer rubrum* и *Quercus* spp., не различаются по их способности выживать на листьях разных растений, несмотря на значительные различия в биохимическом составе последних. Дивергенция же, в большей степени, связана с поведенческими адаптациями, которые развивались независимо от физиологических [Futuyma et al., 1984; Futuyma, Philippi, 1987].

Есть и противоположные примеры, свидетельствующие об утрате физиологических адаптаций к питанию на разных кормовых растениях. В частности, две расы ивового листоеда *Lochmaea capreae* L., развивающиеся на березе и иве, различаются по целому ряду поведенческих, физиологических и морфологических признаков. При этом личинки ивовой расы в отличие от березовой ограничены питанием на иве и неспособны питаться на березе [Михеев, Креславский, 1980; Креславский, 1980; Креславский и др., 1981; Михеев и др., 1984; Соломатин и др., 1984].

Результаты других работ по проверке предположения о росте специализации с увеличением пищевой эффективности позволили заключить, что разные виды фитофагов могут обладать различной степенью эффективности метаболизма на разных видах растений, которая, однако, не связана со степенью полифагии. Иными словами общее число видов кормовых растений у тех или иных видов фитофагов не является надежным показателем их эффективности [Fox, Morrow, 1981]. Более того, некоторые данные показывают, что чешуекрылые полифаги способны осуществлять выбор одного или нескольких растений, извлекая оптимальные пищевые смеси, обеспечивающие высокую скорость роста гусениц [Waldbauer et al., 1984; Nylin, 1988; и др.].

Еще один аспект, который обычно связывается со специализацией видов, а именно: каким образом степень полифагии влияет на изменчивость популяций во времени? Р. МакАртур [MacArthur, 1955] предположил, что виды с большим разнообразием ресурсов должны быть менее подвержены колебаниям уровня последних и, таким образом, должны быть более стабильными, чем специализированные виды. Однако результаты анализа, предпринятого К. Уаттом [Watt, 1964, 1965, 1973] на примере 552 видов лесных макролепидоптера, противоречат предшествующему предположению: популяции видов с широким спектром

кормовых растений были более изменчивыми, чем популяции фитофагов-специалистов. Тем не менее, некоторые из видов специалистов (*Choristoneura fumiferana*) в его анализе также отличались высоким уровнем колебаний численности. Дополнительный анализ обширного материала, осуществленный значительно позднее А. Редферном и С. Пиммом [Redfearn, Pimm, 1988], также подтвердил выводы К. Уатта: степень полифагии негативно коррелирует или не коррелирует с вариабельностью популяций. Таким образом, имеющиеся данные достаточно противоречивы и не выявляют связи между специализацией видов, эффективностью потребления ресурсов и колебанием численности популяций.

Неопределенность результатов приведенных выше экспериментов подчеркивает преимущества другой концепции, исходящей из существования двух противоположных типов местообитаний, связанных с *r*- и *K*-отбором [MacArthur, Wilson, 1967; Pianka, 1970]. Согласно этим представлениям, популяции, формируемые *r*-отбором, существуют в непредсказуемых, изменчивых или эфемерных местообитаниях. Видам, обитающим в такой среде, свойственны резкие колебания численности, высокий генетический полиморфизм и высокие темпы видообразования. Напротив, нестабильные условия насыщенной среды благоприятствуют видам с низким потенциалом размножения, но с более высокой конкурентоспособностью за ограниченные ресурсы. По представлениям Р. МакАртура, *r*-стратеги - хорошие колонисты, но плохие конкуренты, а *K*-стратеги - хорошие колонисты, но плохие конкуренты. Поскольку исключительное большинство видов фитофагов на интродуцированных в новые регионы растениях представлено генералистами (гл. 1.2), естественным будет считать, что эти виды по своим характеристикам будут смещены к *r*-полюсу *r*-*K* континиума. Отсюда можно предполагать и высокие темпы локальной специализации многих видов к различным видам растений-хозяев. Достаточно сказать, что некоторые, ныне хорошо изученные виды фитофагов, считавшиеся ранее широкими полифагами, на самом деле представляют собой совокупность подвидовых форм различного ранга, специализирующихся на разных растениях [Фролов, 1982, 1984, 1987]. На этой основе некоторые авторы рассматривают специализацию как процесс необратимых изменений нервной системы насекомых, приводящий к утрате способности распознавания кормового растения. Доминирование стенофагии объясняется просто как результат эволюции нервной системы [Jermy, 1984, 1988].

Заклучая сказанное, мы приводим высказывание В. Детьера [Dethier, 1954: 50], наиболее точно, на наш взгляд, отражающее смысл процессов, происходящих на уровне сообществ растений и насекомых: "Этот калейдоскоп примеров поведения... ...отражает разнообразные пути, по которым различные виды насекомых реагируют на изменения в растениях. Драма пищевых предпочтений, наблюдаемых в настоящее время и в прошлом... ...сводится к динамическому равновесию между двумя изменяющимися системами, растениями и насекомыми. Результат в любой отрезок времени зависит в бóльшей степени от генетических потенций и относительной скорости изменений и стабильности двух типов организмов". Для последующего анализа структуры сообщества насекомых на отдельно взятом виде растения (в частности на сое) наиболее важным является осознание того, что такие сообщества не являются наборами видов, которые случайно оказались способными к выживанию на данном виде растения. Увеличение доли отдельных видов культурных растений в структуре растительных сообществ будет приводить к увеличению богатства видов растительноядных, хищных и паразитических насекомых, обитающих на них. Наряду с этим будут постоянно происходить процессы, усиливающие привязанность и приспособленность фитофагов к этим растениям, т. е. к оптимизации жизненных показателей (выживаемости, плодовитости и т. д.). Естественно, что у видов, входящих в состав сообществ, на монокультурах специализация будет проходить с разной скоростью. Тем не менее эти динамические процессы будут постоянно воздействовать на богатство видов и их относительное обилие, т. е. на видовую структуру сообществ в целом.

Глава 3. Структура и динамика сообщества насекомых монокультуры сои

3.1. Краткий обзор исследований энтомофауны сои

Территории, занятые под посевы сои, в мире превышают 52 млн га и имеют дальнейшую тенденцию к росту. Эта культура возделывается в более чем 40 странах мира. Наиболее крупный производитель зерна сои - США. Предполагаемый центр происхождения культурной сои - северо-восток Китая между 40 и 50 сев. широты. Однако в настоящее время свыше 80% посевов ее сосредоточено вне этих пределов: 77% в КНР [Pu, Pan, 1984] и 81% в США [American Soybean Assoc., 1982] расположены к северу от 35 параллели, т.е. в умеренной зоне. В послевоенные десятилетия происходило последовательное расширение посевов этой культуры в низких широтах к северу и югу от экватора. В странах Латинской Америки практически все производство сои приходится на тропические и субтропические регионы [Kogan, Turnipseed, 1987]. Соя хорошо адаптируется к суб- и тропическим регионам, где она, однако, в значительной мере более уязвима к повреждениям насекомыми. В частности, в южных регионах США в отдельные годы использовалось около 89% пестицидов, хотя посевы сои составляют здесь всего около 37% общенациональных.

Поскольку около 80% территорий в мире, занятых под посевы сои, имеют менее чем полувекую историю, современный состав фауны насекомых фитофагов и структура сообществ членистоногих, ассоциированных с этой культурой, являются результатом высокодинамичных адаптивных процессов [Kogan, 1981]. Продолжающаяся экспансия этой культуры в разных регионах мира определяет и рост интереса к различным энтомологическим проблемам, связанным с ней. Достаточно сказать, что к настоящему времени база данных информационного центра по изучению насекомых, связанных с соей (Soybean Research Information Center - SIRIC), насчитывает свыше 23 тыс. публикаций и других документов.

Экологические исследования. В США объектами наиболее ин-

тенсивных исследований служат главнейшие вредители сои - совки рода *Heliothis*, виды сем. Noctuidae (*Nezara viridula* (L.), *Anticarsia gemmatilis* Hübner, *Platipena scarba* (F.)), листоед *Cerotoma trifurcata* (Forster), полужесткокрылые и ряд других видов [Turnipseed, Kogan, 1987]. В КНР и Японии главное внимание уделяется чешуекрылым вредителям бобов и семян.

На основе полученных данных уже сейчас возможно построение предварительных имитационных моделей динамики численности для этих и других вредителей. Тем не менее, эти данные не могут использоваться в настоящее время для прогноза вспышек и оценки уровня численности по причине существенных пробелов в экологических базах данных [Kogan, Turnipseed, 1987]. К числу актуальных направлений могут быть отнесены работы и в области методов мониторинга популяций вредной и полеаной фауны [Kogan, Herzog, 1980].

Хотя основное внимание концентрируется преимущественно на аутоэкологических аспектах важнейших видов, во многих регионах приняты исследования и на уровне сообществ. Получены детальные фаунистические списки, дающие возможность для проведения их сравнительного анализа. Эти обзоры расширяют представления о процессах, происходящих на уровне сообществ в пределах отдельных полей [Price, 1976; Mayse, Price, 1978] и больших регионов, в частности США [Kogan, 1981], при сравнительном анализе фауны из регионов с разной историей возделывания этой культуры [Kogan, 1981; Kogan, Turnipseed, 1987]. Вопреки тому факту, что в США, где сосредоточено около половины всех посевов сои и где энтомофауна наиболее богата (453 вида фитофагов), некоторые трофические ниши остаются неоккупированными и, таким образом, открытыми для притока новых колонистов [Kogan, 1981; Kogan, Turnipseed, 1987]. В частности, в странах Восточной Азии комплекс видов, повреждающих бобы и семена, включает высокоспециализированные виды (*Leguminivora glycinivorella* Matsumura), тогда как в США бобы и незрелые семена повреждаются преимущественно видом генералистом - *Heliothis zea* (Boddie).

Достижения в контроле численности вредных видов. Следует подчеркнуть, что интенсификация исследований в области тактики контроля численности вредных видов совпала с периодом пересмотра взглядов на защиту растений и с развитием интегрированного подхода к защите растений. По этой причине химический метод не получил

широкого распространения, а исследователи стремились к разработке сбалансированных систем контроля численности ряда вредителей. По оценке М. Когана [Kogan, 1981], 98,6% общего ущерба урожаю сои в США наносят лишь 14 видов. Исследования, проведенные в США, показали, что комплекс многоядных хищников, ооитающих на посевах сои достаточно высоко адаптирован к доминантным видам вредителей и является важным фактором смертности фитофагов на стадии яйца и ранних этапах развития личинок, которые уничтожаются хищниками до нанесения ими серьезных повреждений [Newsom et al., 1980]. Хотя комплекс хищников варьирует в некоторой степени по составу видов и их относительной значимости, главные компоненты этого комплекса - полужесткокрылые родов *Nabis*, *Geocoris*, пауки [Turnipseed, 1973; McCarty et al., 1980; Pitre, 1983], а также хищные жуки (*Notoxys monodon* (F.), *Lebia analis* Dejean) и личинки кокциnellид [Turnipseed, Kogan, 1987]. По мнению многих авторов, значение комплекса хищных насекомых в агроэкосистемах сои трудно переоценить, и повышение эффективности этого комплекса должно быть необходимой составной частью любых интегрированных программ.

Два примера свидетельствуют об успехе интродукции паразитоидов для контроля численности вредителей сои США [Jones et al., 1983]. *Pediobius foveolatus* (Crawford) был интродуцирован из Индии, его ежегодные выпуски обеспечили успешный контроль численности *Epilachna varivestis* Mulsant на Атлантическом побережье США; *Euplectrus puttleri* Gordh. - из Латинской Америки, на юге Флориды он стал одним из важных агентов контроля численности *A. gemmatilis*.

Патогены насекомых фитофагов сои также успешно включаются в интегрированные системы защиты сои. Прежде всего это промышленно выпускаемый препарат гриба *Nomuraea rileyi* (Farlow) Samson. Различные аспекты воздействия этого патогена на чешуекрылых вредителей сои продолжают интенсивно исследоваться [Bouscias et al., 1984; Fuxa, 1984; Thorvilson, Pedigo, 1984; и др.]. Так, вирус ядерного полиэдроа (*Heiathis NVP*), который сохраняет устойчивость в поле до трех лет после обработки, что предполагает возможность пятнистого применения, обладает высокой эффективностью [Richter, Fuxa, 1984].

Наиболее интенсивные усилия в развитии беспестицидных технологий защиты сои в США и других странах предпринимаются в области выведения резистентных к насекомым фитофагам сортов. Однако сорта

с приемлемым уровнем резистентности к филлофагам пока не получены [Kogan, Turnipseed, 1987]. "Shore" - сорт, выведенный в США, почти исключение, но он имеет низкий уровень резистентности к *E. varivestis* и более низкую урожайность в сравнении с широко распространенными сортами. Некоторые сорта, выведенные в КНР, резистентны к *L. glycinivorella*, но в недостаточной степени [Hsu et al., 1965; Guo, Feng, 1984 - цит. по: Kogan, Turnipseed, 1987].

Большое внимание уделяется и изучению механизмов сопротивляемости растений к различным вредителям. Так, некоторые фитоалексины аккумулируются в тканях растений сои в условиях стресса [Hart et al., 1983]. Однако, как подчеркивает М. Коган [Kogan, 1986], пищевая специализация насекомых ведет к увеличению зависимости от специфических характеристик растения-хозяина. Отсюда предполагается, что изменения в балансе алломонов и кайромонов растения-хозяина могут влиять на фитофагов специалистов, но будут оказывать незначительный эффект на генералистов.

Агротехнические приемы. Особенности агротехники могут оказывать прямое влияние на динамику взаимодействий в ассоциациях растение-фитофаг. Переключение от моно- к поликультурам, изменения в характере обработки почвы, варьирование в сроках посева, сроки и объемы использования пестицидов, соседство других культур, особенности севооборота в данной местности и прочие факторы способны в значительной мере изменять среду обитания для растительноядных, хищных и паразитических насекомых. Агротехника может прямо изменять пищевые качества растений для насекомых фитофагов [Herzog, Funderburk, 1986]. Эти факторы влияют на размах флуктуаций численности насекомых, изменяют статус многих видов и ведут к перестройкам в видовой структуре сообществ. Например, в США в широких масштабах наблюдается переход от широких междурядий при высева сои к узким. Это приводит к быстрому смыканию полога листьев. Эффект от такого способа посева на популяции фитофагов и их естественных врагов достаточно широко исследовался, но полученные результаты противоречивы. При возделывании сои с узкими междурядьями численность одних видов сокращается, а других, напротив, возрастает. На многие виды способ посева сои не оказывает влияния [Buschman, Pitre, Hodges, 1984; Mayse, 1984]. Очевидно, что эффект, оказываемый разной шириной междурядий, маскируется влиянием других переменных - таких, как сроки посева, густота растений, присутствие сорняков, сорта и т.д. [Altieri, Todd,

1981; Altieri et al., 1981; Mayse, 1984].

Специфический прием, направленный на снижение численности отдельных видов, заключается в использовании ранних "ловчих" посевов сои полосами вдоль обочин полей. Популяции вредителей, скапливающиеся на этих посевах, уничтожаются затем инсектицидами. Этот прием оказался эффективным против *E. varivestis*, *C. trifurcata* и полужесткокрылых [Rust, 1977; McPherson, Newsom, 1984].

Интегрированная защита сои от вредных насекомых. Детально разработана и внедрена в практику такая система в странах, являющихся наиболее крупными производителями зерна сои, т.е. США, Бразилии, КНР. В северных и южных регионах США степень воздействия вредителей на урожай сои резко различается. Посевы сои в субтропиках обычно подвержены высокому риску вспышек численности ряда видов. Общие принципы интегрированных систем защиты сои в США изложены в нескольких публикациях [Newsom et al., 1980; Pedigo et al., 1981; Turnipseed, Kogan, 1987]. Эти системы имеют своей целью контроль двух главных комплексов вредителей: фитофаги, повреждающие листья, чешуекрылые и полужесткокрылые вредители бобов и семян сои. Главные их особенности заключаются: 1) в мониторинге уровня повреждений, развития насекомых, плотности популяций фитофагов и активности естественных врагов; 2) использовании порогов экономического ущерба для оценки необходимости применения пестицидов; 3) выборочном применении пестицидов с минимальными дозировками, которые эффективны против видов "мишеней", но оказывают минимальный эффект на полезную фауну. Варианты этой базисной схемы были адаптированы к различным регионам США. В частности, в Иллинойсе, где вспышки вредителей носят спорадический характер, основные усилия направлены на разработку методов прогноза вспышек численности листогрызущих насекомых, цикад и клещей. В Мэриленде высокая эффективность подавления численности *E. varivestis* достигнута с помощью интродуцированного наездника *P. foveolatus*. Техника создания ловчих посевов сои для контроля численности ряда видов вредителей широко внедрена в Луизиане. Эти примеры свидетельствуют о широких возможностях включения в базисную схему различных биологических и агротехнических приемов. В целом интегрированный подход к управлению численностью насекомых в агроэкосистемах включает три возрастающих уровня организации: а) объединение тактик контроля для видов вредителей одного комплекса; б) объединение множественных воздействий на комплексы вредителей для одного

вида культурных растений; в) системная интеграция, в которой стратегии контроля комплексов вредителей на отдельных культурах составляют единое целое [Kogan, Turnipseed, 1987]. Популяции рассматриваются в качестве теоретической основы первого уровня, сообщества в качестве второго и экосистемы - третьего. Современные программы интегрированной защиты растений остаются однако на первом уровне интеграции, во многом из-за сложности в выполнении исследовательских работ, необходимых для перехода ко второму и третьему уровням.

Энтомологические исследования на Дальнем Востоке СССР. В Приморье соя возделывалась на достаточно больших площадях с начала нынешнего столетия. По данным Владивостокского статистического бюро, площади посевов сои в 1906 г. в Приморском округе составляли 3,2 тыс. га [Новак, 1960]. Максимальные площади под этой культурой в Приморье были заняты в 1965 г. - 203 тыс. га [Кузин, 1976]. В последнее время ежегодно по сою отводится около 100 тыс. га.

Первые работы, касающиеся фауны вредителей сои в Приморье, были опубликованы В. М. Энгельгардтом [1927, 1928, 1930, 1931], который привел сведения о 40 видах насекомых, повреждающих сою. А. И. Мищенко [1957] включил в этот список 45 видов и описал их биологию. В разные годы материалы по видовому составу, биологии вредителей и мерам борьбы с ними были дополнены В. В. Шаблиовским [1965], Л. С. Куликовой [1971, 1978a]. Достаточно полно видовой состав фитофагов сои в Амурской области освещен Н. В. Машенко [1984], где дан обзор 78 видов фитофагов, из которых 31 вид указан впервые для Приамурья.

Исследования полезных групп насекомых, однако, носят фрагментарный характер. Некоторые сведения по видовому составу паразитических насекомых и их хозяевах - чешуекрылых - содержатся лишь в работах Л. С. Куликовой [1975, 1978b], В. С. Арефина, Л. А. Ивлиева [1984b]. Очень краткие данные о некоторых массовых хищных и паразитических насекомых приводит Н. В. Машенко [1984].

3.2. Материал и методы

В качестве исходных данных для анализа структуры и динамики сообщества насекомых монокультуры сои послужили результаты количественных учетов фауны (1982-1984 гг.) на производственных посевах сои совхоза "Дмитриевский" (Черниговский р-н, Приморского

края). Ежегодно количественные учеты проводили на двух-трех полях сои, различных по площади и характеру окружающей растительности. На каждом поле отмечали пять стационарных точек, расположенных с равными интервалами от края к центру поля; расстояние между точками учета варьировало от 30 до 150 м в зависимости от площади полей. Подобная схема учетов использовалась ранее П. Прайсом [Price, 1976] при изучении колонизации посевов сои членистоногими в США. На больших по площади полях учеты кошением осуществляли в пяти повторностях. Последующие учеты проводили смещаясь на два ряда растений в сторону. Каждая проба представляла собой выборку насекомых на 50 замахов сачка диаметром 36 см при обкашивании двух смежных рядов растений [Mayse et al., 1978]. Учеты проводили два раза в неделю с момента появления на сое двух-трех сложных листьев. После начала массового пожелтения листьев и до полного их опадения интервалы между учетами составляли одну неделю. Для снижения вариабельности данных, получаемых с помощью кошения, учеты выполняли в определенный промежуток времени (между 17 и 19 ч). В том случае, если в момент учета наблюдался сильный ветер, повторные учеты проводили на следующий день. Число проб, взятых кошением за одну дату, составило в 1982 г. 15, в 1983-1984 гг. - 18.

Видовой состав и динамику численности почвенных беспозвоночных изучали с помощью почвенных ловушек; стационарные точки учета на полях располагали так же, как и при учетах, кошением. В каждой стационарной точке устанавливали 5 ловушек по окружности с радиусом 1 м (стеклянные банки с диаметром отверстия 75 мм). Учеты выполняли один раз в неделю в 1982 г. и два раза в неделю в 1983-84 гг. Каждый учет представлял собой выборку насекомых из ловушек за 1 сут. Общее число ловушек, установленных только на полях сои, составило в 1982 г. 75, 1983 - 90 и 1984 - 100.

Параллельно с учетами один раз в неделю в каждой стационарной точке определяли высоту 10 произвольно выбранных растений, подсчитывали на них листья, измеряли длину и ширину "типичных" листовых пластинок на них. Общую площадь листьев на растении определяли как произведение площади "типичного" листа на количество листьев на растении. Площадь листьев вычисляли на основе уравнения регрессии между произведением длины и ширины листовой пластинки и истинной площадью сложного листа. Кроме этого, регистрировали фазы вегетации сои по шкале приведенной В. Ф. Кузиным

[1976].

Полученные таким образом данные были суммированы отдельно по таксономическим группам насекомых и в целом за отдельные годы. Данные по почвенным ловушкам рассматривались отдельно. При анализе выборок были исключены гусеницы чешуекрылых, в связи с трудностью их идентификации. Общий список видов с указанием их обилия приведен в приложении 1. При его составлении мы придерживались системы принятой в "Определителе насекомых европейской части СССР" [1964].

3.3. Таксономический состав

Коллекция насекомых, собранных в течение трех полевых сезонов (1982-84 гг.), включает свыше 70 тыс. экз. и представлена более чем 650 видами или группами видов (видовая принадлежность для некоторых групп еще не установлена). В последнем случае для анализа относительного обилия, трофической структуры сообщества проводилось разделение на так называемые морфовиды.

В целом в составе сообщества доля родов, в которых содержится один вид, составляет около 55% - наиболее низкая величина из всех известных нам ранее опубликованных данных. Для сравнения, среднее значение показателя, найденного Ч.Элтоном [Elton, 1946] для изолированных сообществ животных, составило 86%; для насекомых сообщества люцерны - 72% [Pimentel, Wheeler, 1973], картофеля - 85% [Boiteau, 1983].

Общее представление о таксономическом составе сообщества насекомых монокультуры сои и относительном обилии видов, входящих в те или иные таксоны (отряды), может быть получено из диаграммы (рис. 3.1).

Лишь около 33% видов, зарегистрированных в сообществе сои, встречались на посевах этой культуры ежегодно, большая же часть коллекции представлена видами с низким обилием, которые встречаются эпизодически. При анализе списков за отдельные вегетационные периоды к числу "обосновавшихся" видов (см. главу 3.6.2) были отнесены виды, ежегодно репродуцирующие на сое. Виды второй группы, часто плохо адаптированные к питанию данной культурой, а также хищники и паразиты, плохо адаптированные к данному местообитанию, могут образовывать неустойчивые субпопуляции в разные годы и в разных местах. Часто их присутствие на полях сои может объясняться

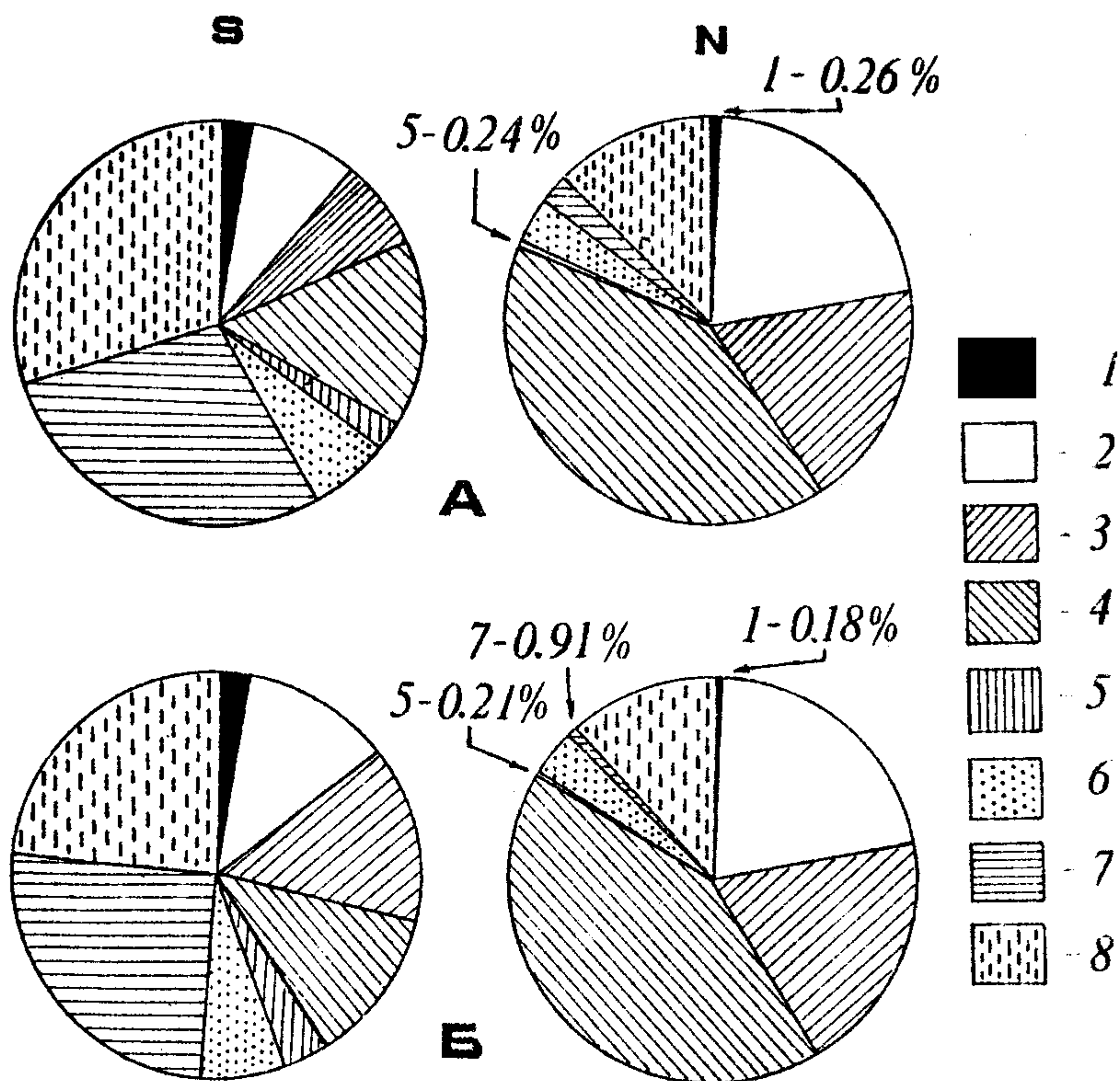


Рис. 3.1. Соотношение между таксонами (отряды) по числу видов (**S**) и числу особей (**N**) для совокупной выборки (1982-1984 гг.) для всех (**A**) и только обосновавшихся (**Б**) видов.
1 - Orthoptera, 2 - Homoptera, 3 - Hemiptera, 4 - Coleoptera, 5 - Neuroptera, 6 - Lepidoptera, 7 - Hymenoptera, 8 - Diptera

характером растительности окружающей поля сои, откуда они мигрируют на посевы. Кроме этого, резкие колебания численности некоторых видов в отдельные годы могут приводить к выпадению их из учета. Диаграмма (рис. 3.1б), куда включены только "обосновавшиеся" виды существенно отличается от таковой на рис. 3.1а по долевого участию видов в тех или иных отрядах. Однако соотношение таксонов (отрядов) по общему числу особей остается практически неизменным,

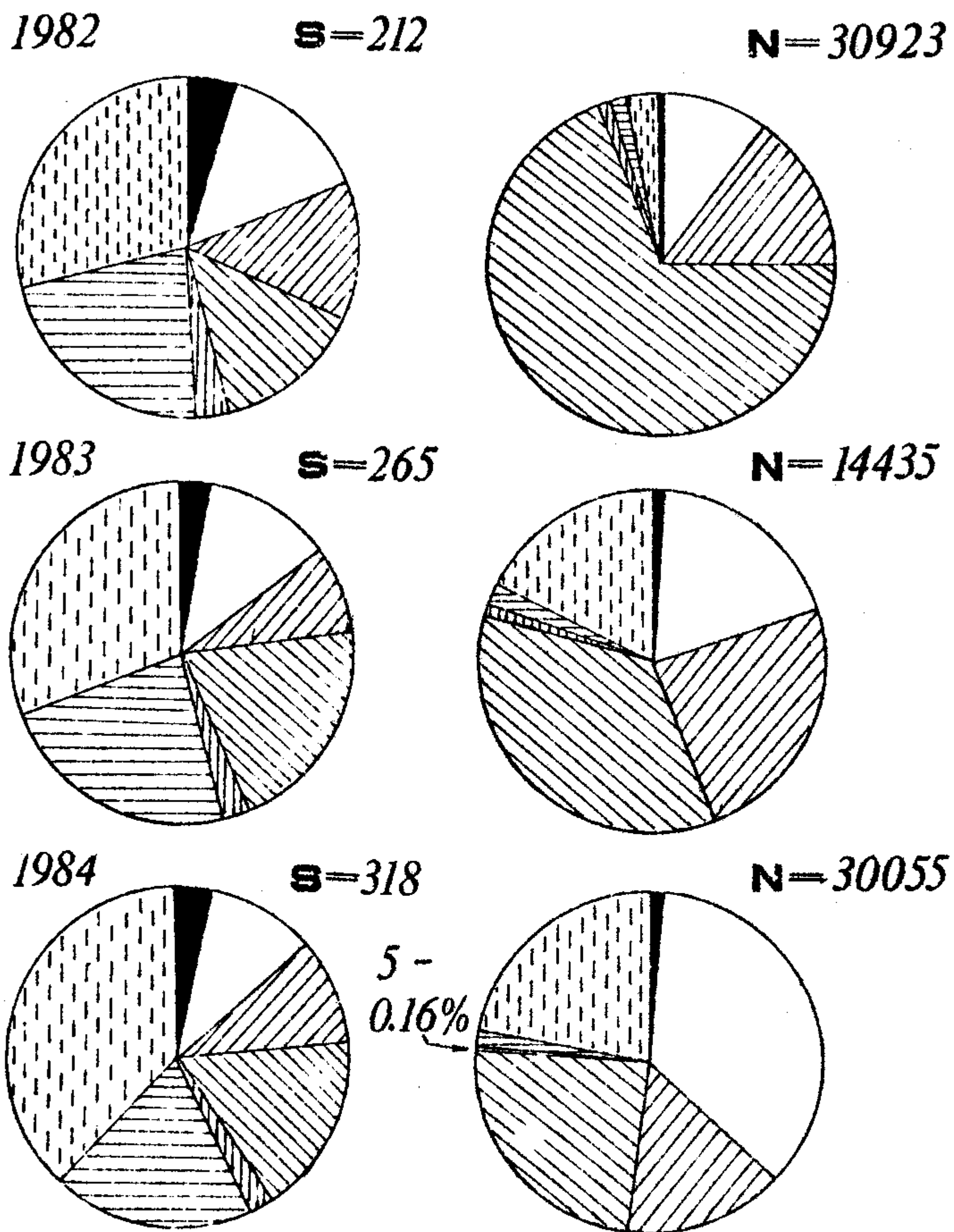


Рис. 3.2. Соотношение между таксонами (отряды) по числу видов (S) и числу особей (N) в выборках за 1982-1984 гг. Обозначения, как на рис. 3.1

так как "обосновавшиеся" виды представлены подавляющим числом особей.

Соотношение между таксонами по числу видов и обилию приведено на рис. 3.2. Анализ изменений в таксономической структуре сооб-

Таблица 3.1
Среднее таксономическое сходство (S) и проверка на неоднородность долей таксонов по числу видов (χ^2) между выборками 1982-1984 гг из сообщества насекомых на полях монокультуры сои

Отряд	S	χ^2
Orthoptera	0,596±0,067	0,702
Homoptera	0,682±0,041	4,271
Heteroptera	0,781±0,030	7,432*
Coleoptera	0,429±0,036	7,667*
Neuroptera	0,888±0,048	3,384
Hymenoptera	0,612±0,012	2,124
Diptera	0,515±0,048	9,340**
В целом	0,422±0,024	34,914**

* - $P < 0,05$, ** - $P < 0,01$.

вызваны колебаниями численности доминантных видов (см. также главу 3.4). При этом наблюдается и смена доминантов от года к году. Если в 1982 г. наиболее высокой была численность листоедов *Monolepta quadriguttata* Motsch., *Phyllotreta vittula* Redt., *Paraluperodes suturalis* Motsch., то в последующие годы возрасла численность цикады *Cicadella viridis* (L.). В 1984 г. увеличение доли двукрылых произошло в основном за счет роста численности *Rivellia* sp. и ряда видов семейства Anthomyiidae.

Наиболее значительно в коллекции (по числу видов и особей) представлены отряды Homoptera, Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera и Diptera. Ниже дается характеристика видов, входящих в эти отряды.

Homoptera. Из 43 видов 7 семейств цикадовых (Cicadinea) только *C. viridis* является массовым и встречается на полях сои в течение всего вегетационного периода. Вид *Psamtettix striatus* (L.),

щества между годами¹ указывает на значимую неоднородность в соотношении числа видов как в некоторых таксонах, так и по всем таксонам в целом (табл. 3.1) за исключением отрядов Homoptera и Neuroptera, о чем свидетельствуют никакие значения коэффициентов таксономического сходства (табл. 3.1) и высокая скорость оборота видов [Арефин, Холин, 1988].

Более резкие изменения отмечены в относительном обилии видов в пределах таксонов (рис. 3.2). Как правило, эти изменения

¹ - В данном случае из анализа исключены представители отряда Lepidoptera ввиду затруднений при определении видовой принадлежности по преимагинальным стадиям.

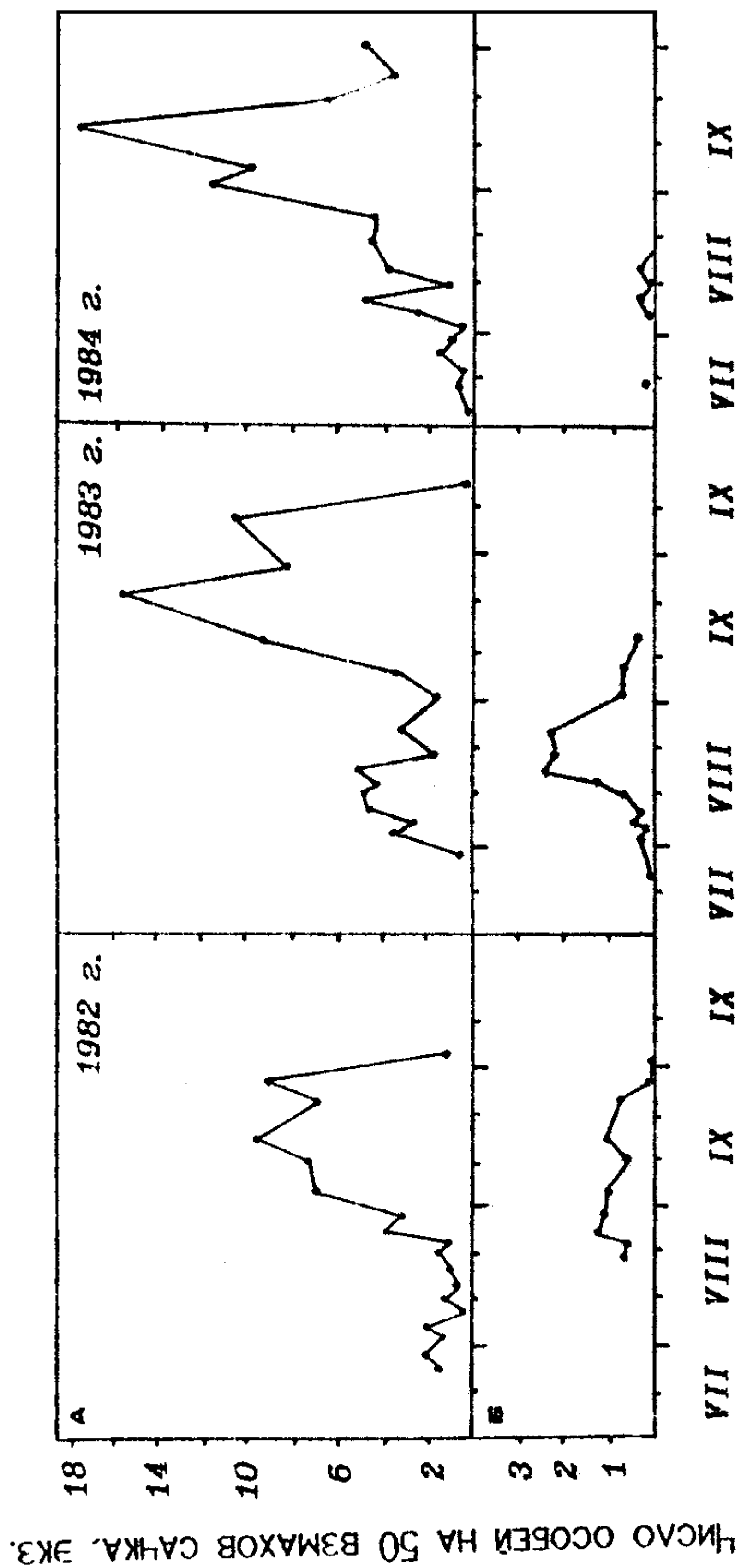


Рис. 3.3. Динамика численности *Nabis* sp. (А), *Deraeocoris* sp. (Б).

Laodelphax striatella (Fall.), *Philaenus spumarius* (L.), *Ophiola* sp. также постоянно встречались на полях сои, однако численность их была относительно низкой. Первые два из них известны как полифаги, предпочитающие злаки, третий - многоядный вид, четвертый - связан с сорной растительностью [Ануфриев, 1978; Мамаев, 1988]. Все упомянутые виды являются переносчиками вирусных заболеваний. О пищевых связях прочих видов имеются лишь отрывочные сведения.

Тли (Aphidinea) представлены двумя многочисленными видами - *Aphis glycines* Mats. и *Aulacorthum solani* Kalt. Первый из них в отдельные годы дает вспышки массового размножения. Оба вида переносчики вирусных заболеваний сои (см. главу 4.1).

Hemiptera. Зарегистрировано 37 видов из 10 семейств. К числу хорошо известных вредителей растений, в том числе и бобовых, которые были массовыми во все годы наблюдений, относятся полифаги *Lygus rugulipennis* Poppr., *Dolycoris baccarum* L. Кроме этого, довольно многочисленными были и другие известные вредители бобовых - *Adelphocoris lineolatus* Gz., *Chlamidatus pullus* Reut., *Plagiognatus amurensis* Reut.

Среди хищных видов наиболее многочисленны клопы рода *Nabis* (сезонная динамика численности представлена на рис. 3.3а), известные как хищники различных мелких насекомых и яиц чешуекрылых [Кержнер, 1981]. Другие хищные виды были обычными (*Deraeocoris* sp. и *Anthocoridae* gen. spp.) или редкими (*Nabica ussuriensis* Kerzh., *Himacerus apterus* F.).

Coleoptera. Отряд представлен 188 видами, относящимися к 16 семействам. По видовому богатству и обилию видов выделяются три семейства - Chrysomelidae, Coccinellidae и Carabidae. В первом (32 вида) доминируют *M. quadriguttata*, *Ph. vittula*, *Chaetocnema consinna* M. - широко известные вредители сои.

Среди кокциnellид (16 видов) - все хищники тлей, за исключением *Epilachna vigintioctomaculata* Motsch. К числу наиболее эффективных регуляторов численности тлей *A. glycines* и *A. solani* относятся 4 вида: *Coccinella septempunctata* L., *Propylaea quatuordecimpunctata* L., *Harmonia axyridis* Fall. и *Hippodamia tredecimpunctata* L. (см. также главу 4.2).

Наиболее разнообразны по видовому составу жуки-щелкунчики (Carabidae) - 64 вида. По типу питания 30 видов зоофаги, 13 - миксозоофаги и 21 фито- и миксофитофаги. Среди хищников в годы исследований до-

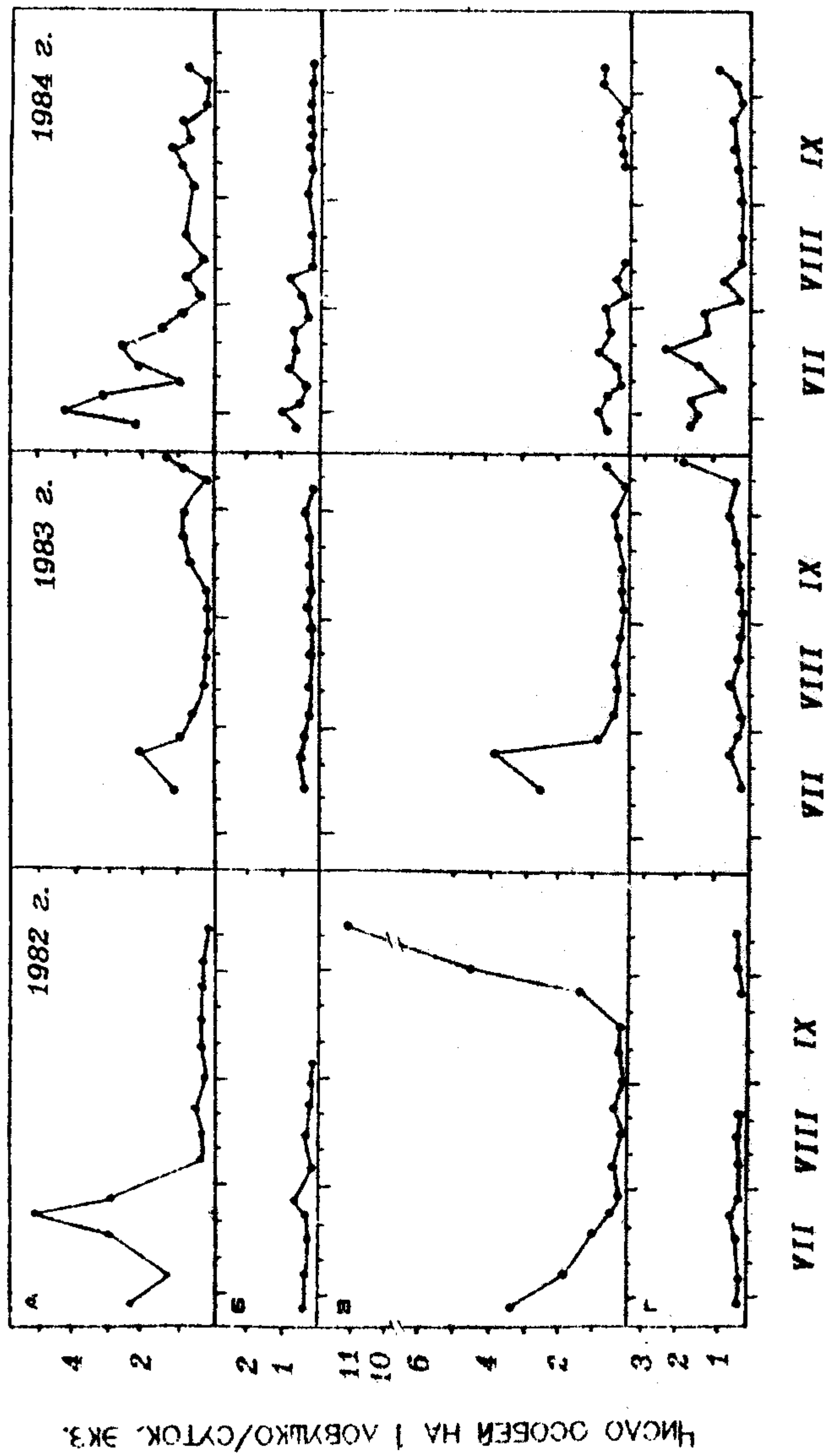


Рис. 3.4. Динамика численности *Poecilus encoroleus* (А), *P. nitidicollis* (В), *Pterostichus haptoderoides* (Б) и *Pt. microcephalus* (Г).

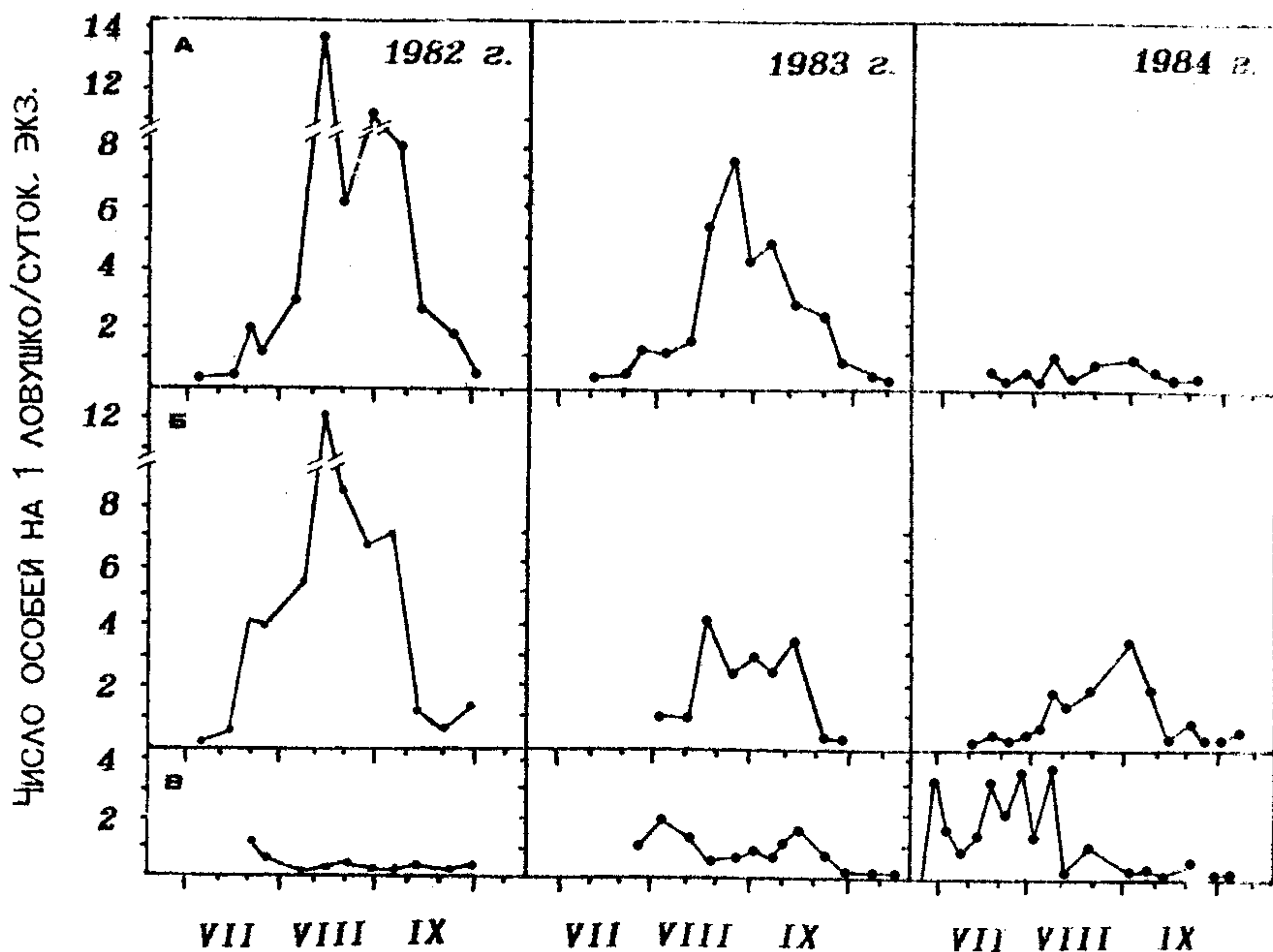


Рис. 3.5. Динамика численности *Pseudophonus eous* (А), *P. ussuriensis* (Б) и *Chlaenius pallipes* (В).

минировали *Poecilus encopoleus* Sols., *P. nitidicollis* Motsch., *Pterostichus haptoderoides* Tsch., *Pt. microcephalus* Motsch., *Chlaenius pallipes* Gebl. (сезонная динамика численности представлена на рис. 3.4-3.5) (см. также главу 6).

Lepidoptera. Данные по видовому составу чешуекрылых, повреждающих листья и бобы сои, получены на основе выводного материала. Из филлофагов выявлено 37 видов из 9 семейств. Наибольшим числом видов (19 видов) представлены совки (приложение 1). Для сравнения: в Приамурье отмечены 23 вида совок, повреждающих сою, включая и подгрызающих совок [Мащенко, 1984].

В учетах кошением в течение трех сезонов доминировали гусеницы *Hypera tristalis* Led., *Heliothis maritima* Grasl., *Pyrrhia umbra* Hfn., *Colias erate poliographus* Motsch. Список чешуекрылых

вредителей сои в Приморье, вероятно, может быть существенно расширен за счет многоядных видов семейства Noctuidae и не идентифицированных пока видов семейства Geometridae.

Hymenoptera. Среди 26 семейств, представленных в коллекции (145 видов или групп видов), наибольшим видовым богатством отличаются семейства Ichneumonidae и Braconidae. Подавляющее большинство зарегистрированных в сообществе сои перепончатокрылых относится к паразитоидам. На преимагинальных стадиях различных Lepidoptera паразитирует большая часть видов семейств Ichneumonidae, Braconidae и надсемейства Chalcidoidea. Основные взаимоотношения наездников с чешуекрылыми в сообществе сои рассматриваются в работах Л. С. Куликовой [1975, 19786], В. С. Арефина и Л. А. Ивлиева [19846] (см. также главу 5). Все виды семейства Aphididae заражают тлей. На цикадках паразитируют виды семейства Dryinidae, на листоедах *Laemophagus curtus* Townes (Ichneumonidae), *Diospilus* sp., *Microtonus* sp., *Streblocera okadai* Wat. (Braconidae) [Тобиас, 1976]. Наездник-браконид *Letophron* sp. - паразит клопов семейства Miridae и Lygaeidae [Тобиас, 1976; Определитель насекомых Европейской ..., 1986].

Ряд видов семейств Ichneumonidae, Braconidae и надсемейства Proctotrupoidea паразитирует на некоторых хищных насекомых и пауках. Так, *Rhenobius* (?) *perscurator* Thunb., *Syrphoctonus flavolineatus* Grav., *Syrphophylus* sp., *Diplason laetatorius* F., *Diplason* sp., *Promethes* sp. (Ichneumonidae) - паразиты журчалок (Syrphidae) [Определитель насекомых Европейской ..., 1981]. *Dinocampus coccinella* Schr. (Braconidae) паразитирует на имаго кокцинелл, *Centistes cuspidatus* Hal. - на жуках семейства Staphylinidae, *Wesmælia pendula* Forst. - на клопах рода *Nabis* [Тобиас, 1976]. Проктотрупидный наездник *Helorus anomalipes* Panz. (Heloridae) является специализированным паразитом златоглазок рода *Chrysopa* [Козлов, 1971]. Виды семейства Proctotrupidae - *Proctotrupes gravitator* L. и *Phaenocерphus calcar* Haliday известны как паразиты личинок жуков, обитающих в почвенном слое. Первый из них паразитирует на жуке-лицих родов *Amara* и *Harpalus*, второй - паразит коротконадкрылых жуков рода *Quedius* [Козлов, 1971]. Ряд видов - *Encrateola* sp., *Gelis areator* Panz., *G. ? instabilis* Forst., *Mesochorus* sp., *Stictopisthus* sp., а также часть видов семейства Perilampidae, Eulophidae (Chalcidoidea) и Megaspilidae (Ceratophonoidea) откладывают яйца в эндопаразитических личинок

многих видов семейств Ichneumonidae, Braconidae (Hymenoptera) и Tachinidae (Diptera), являясь вторичными паразитами чешуекрылых, жесткокрылых и перепончатокрылых. На полях сои представители этой группы малочисленны.

Из хищных перепончатокрылых на полях сои в небольшом количестве встречаются несколько видов муравьев Formicidae, ос-полистофес Vespidae, охотящихся на гусениц различных чешуекрылых, и роющих ос Sphecidae, жертвами которых являются тли.

Diptera. Из 22 семейств, представители девяти (Stratiomyidae, Platystomatidae, Otitidae, Ulidiidae, Ephydriidae, Drosophilidae, Anthomyidae, Muscidae, Sarcophagidae) известны как обитатели разлагающихся остатков животного и растительного происхождения [Определитель насекомых Европейской ..., 1969, 1970]. Однако некоторые, например, виды рода *Rivellia* (Platystomatidae) известны и как массовые вредители клубеньков сои. В районе исследований *Rivellia* sp. - один из доминирующих видов. Виды семейства Agromyzidae - облигатные фитофаги, повреждающие ткани живых растений. К числу потенциальных хищников мелких почвообитающих насекомых можно отнести виды семейства Dolichopodidae. Из 15 видов семейства Syrphidae 10 облигатные, хотя и немногочисленные хищники тлей. Все идентифицированные виды семейства Tachinidae - паразиты различных видов полужесткокрылых. Из саркофагид (Sarcophagidae) лишь *Blaesoxipha campestris* R. D. является эндопаразитом саранчовых и кузнечиков; остальные - обитатели разлагающихся остатков животного происхождения.

3.4. Сезонные аспекты колонизации "островов" монокультур насекомыми

Во многих исследованиях (см. гл. 1.3) подчеркивается, что структурно-сложные растения привлекают большее число видов фитофагов и их естественных врагов, чем структурно простые растения.

Растения сои предполагают наличие множества функционально различающихся трофических ниш и число их возрастает в процессе вегетации (прорастающие семена, ростки, корни, стебли и листья, боковые побеги, цветы, завязи бобов, бобы, незрелые семена и т. д.). В процессе вегетации растений становятся существенно более разнообразными и микроклиматические условия. Кроме этого, внешне однородные поля культурных растений, благодаря незначительным различиям в режиме влажности и температуры почвы, густоте и высоте

растений, на самом деле представляет собой сложную мозаику различных сочетаний абиотических и биотических факторов среды, что обеспечивает возможность для сосуществования множества видов с различающимися требованиями к условиям среды. В условиях ежегодной ротации культур сезонные сообщества на монокультурах практически полностью распадаются с окончанием вегетации растений. Лишь незначительная часть видов способна выживать на полях сои в неблагоприятные периоды (после завершения вегетации и наступления холодов). Это относится преимущественно к почвообитающим насекомым и видам, зимующим в почве на преимагинальных стадиях развития. И лишь немногие виды насекомых способны колонизировать посевы культурных растений к моменту появления всходов.

Рост числа видов, колонизирующих поля сои, происходит синхронно с ростом и развитием растений (т.е. с появлением вакантных трофических ниш и усложнением микроклимата). Число видов очень медленно увеличивается до стадии образования 4-х сложных листьев и быстро возрастает в дальнейшем к моменту смыкания полога листьев. Максимальное число видов наблюдалось в конце 20-й декады августа в 1983 г. и в середине первой декады августа в 1984 г., что совпало с фазой начала образования бобов (рис. 3.6). Различия между двумя сезонами обусловлены сроками посева и погодой, которая в 1984 г. благоприятствовала ускоренному росту и развитию растений.

Рост числа видов хищных и паразитических насекомых происходил синхронно с увеличением общего числа видов фитофагов. Интенсивность иммиграции видов резко усиливалась по мере завершения вегетации с момента пожелтения листьев. Однако численность некоторых видов, в частности многоядных хищников (клопа *Nabis* sp., жукелиц родов *Poecilus* и *Pterostichus*) продолжала оставаться высокой вплоть до полного опадания листьев.

Наши данные свидетельствуют о том, что миграционная активность большинства видов, колонизирующих посевы сои, достаточно высока, поскольку не обнаружено сколько-нибудь заметного градиента в числе видов от края к центру полей. Даже сравнительно большие по площади поля (более 0,5 км от края до центра) заселяются отдельными видами (как фитофагами, так и хищными и паразитическими насекомыми) за короткий срок и практически одновременно на всем протяжении (см. рис. 3.6). В этом смысле наши данные существенно расходятся с выводами П. Прайса [Price, 1976], который нашел от-

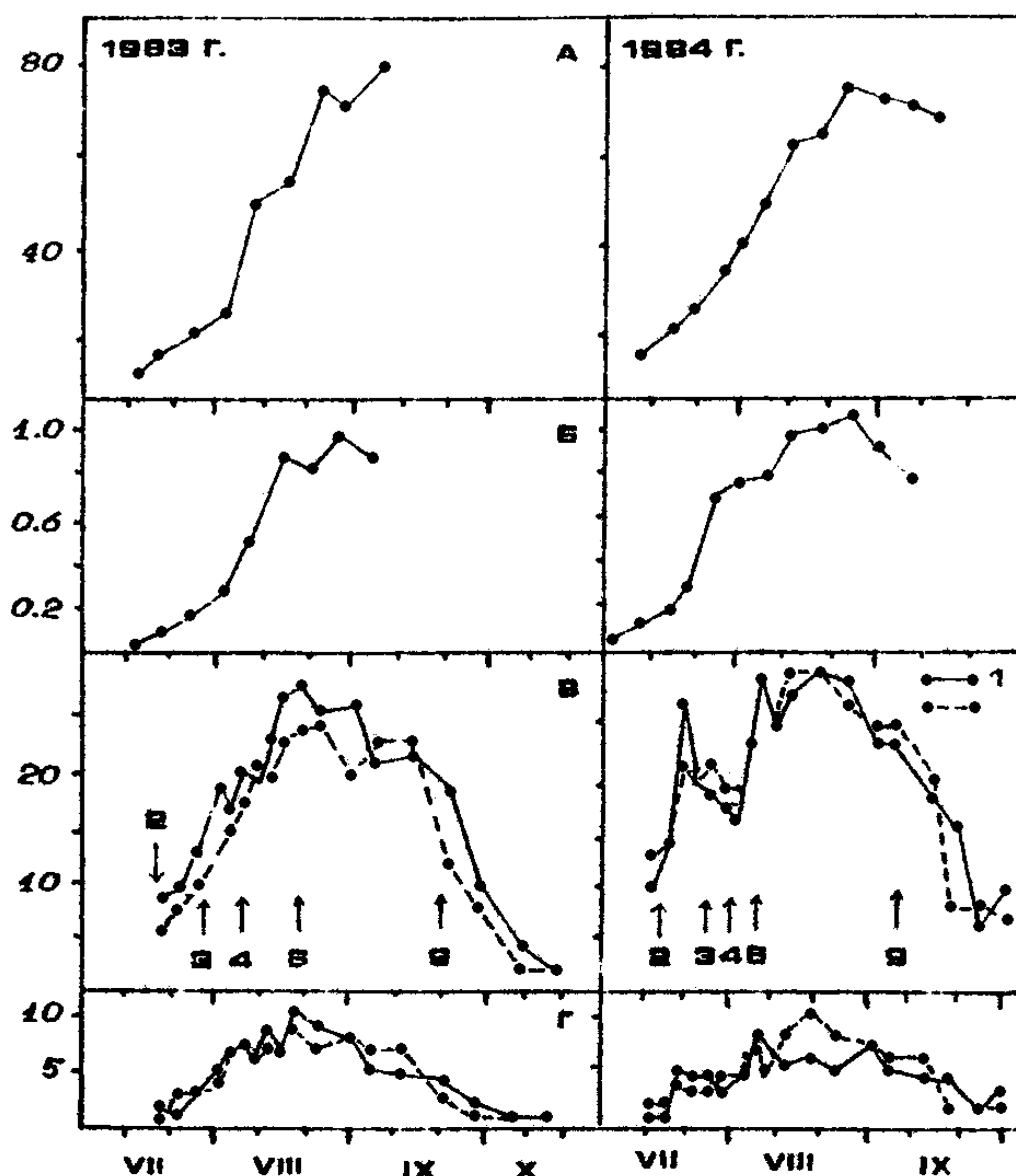


Рис. 3.6. Сезонные изменения в числе видов насекомых на полях сои. А - высота растений сои (см), Б - индекс "емкости местообитания" в долях единицы (произведение площади "типичного" листа и общего числа листьев на растении), В - число видов насекомых в пробе (1 - край поля, 2 - центр поля), Г - число видов хищных и паразитических насекомых в пробе. Стрелками обозначены фазы вегетации сои: 2 - 4 сложных листа, 3 - начало цветения, 4 - начало массового цветения, 5 - начало бобообразования, 6 - начало пожелтения листьев

четливый градиент в числе видов от края к центру поля. По его данным, колонизация посевов сои хищниками и паразитами усиливалась только после смыкания полога листьев. Позднее это подтверждено экспериментальным путем [Mayse, 1978; Ferguson et al., 1984]. М. Мэйс [Mayse, 1978], в частности, показал, что при ширине междурядий 96 и 24 см смыкание полога листьев произошло через 11 и 5 недель с момента посева, соответственно. При этом в загущен-

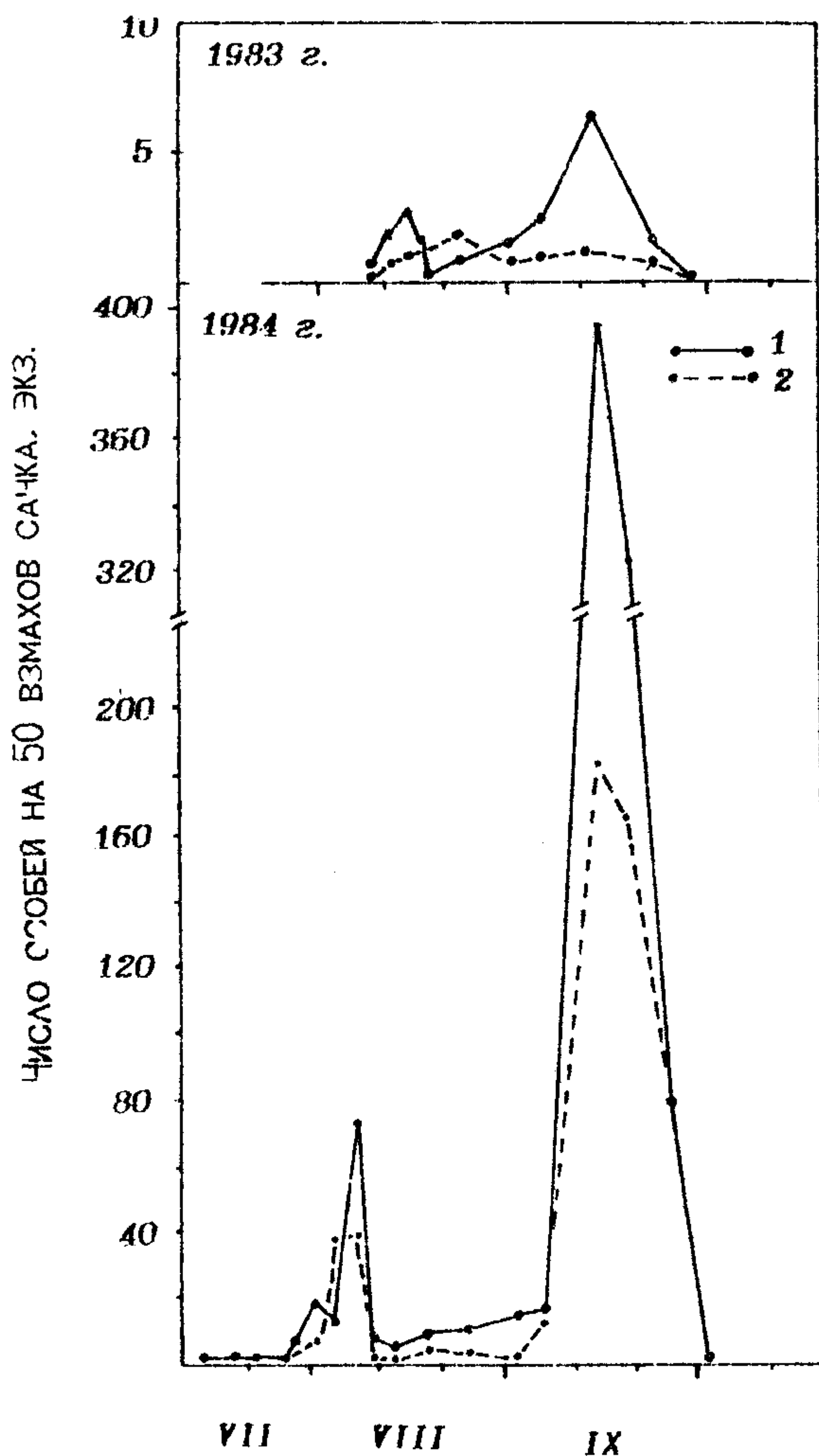


Рис. 3.7. Численность *Paraluperodes suturalis* в пределах отдельных полей по краю (1) и в центре поля (2).

ных посевах численность ряда видов хищных и паразитических насекомых (сирфиды, золотоглазки и полужесткокрылые) была значительно выше. Таким образом, расхождения в результатах касающихся темпов

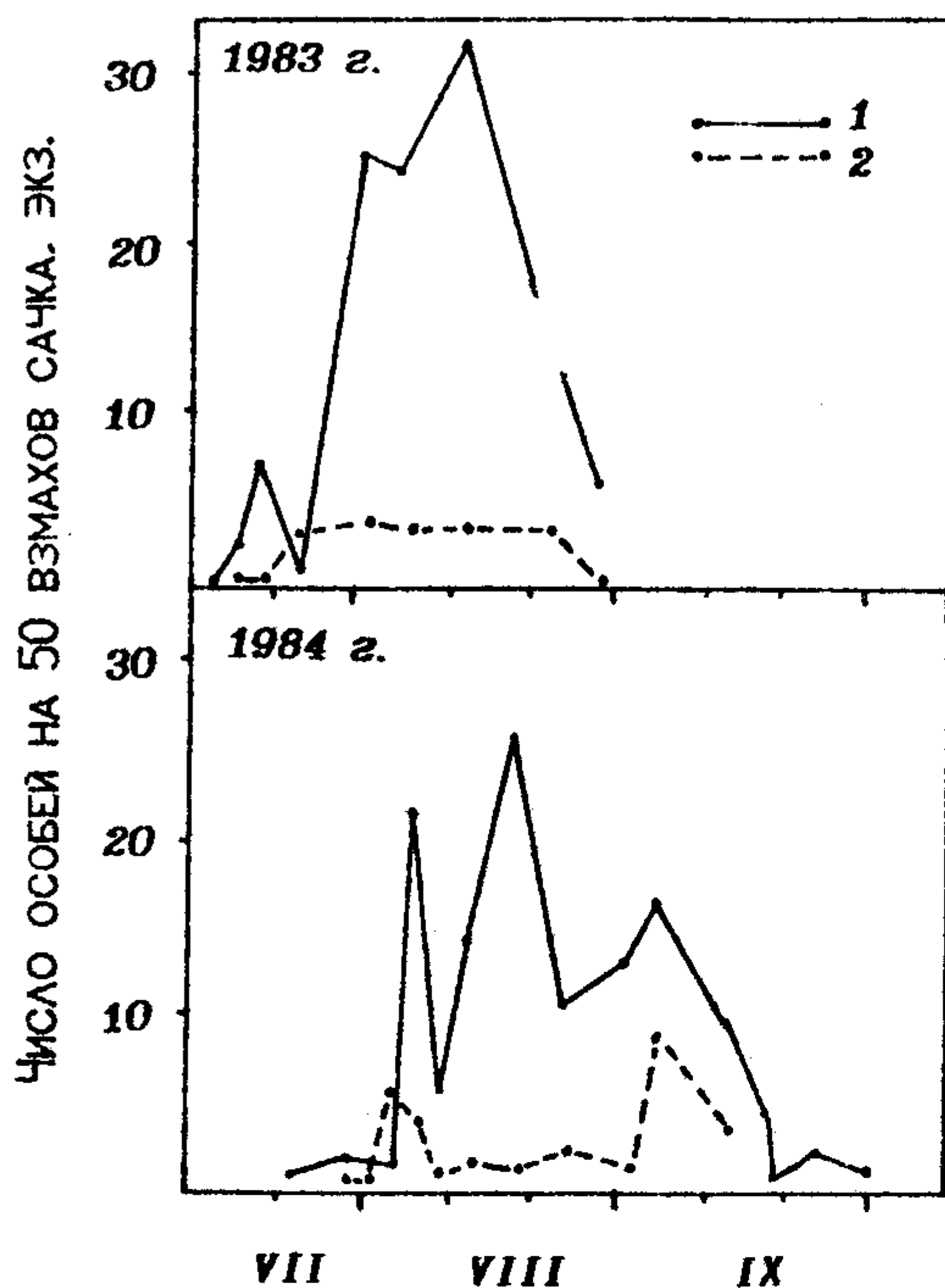


Рис. 3.8. Численность *Monolepta quadriguttata* в пределах отдельных полей по краю (1) и в центре поля (2).

на поля сои из воздушного "планктона" (тли *A. glycines*, *A. solani*) [Арефин, Ивлиев, 1984а] (см. также главу 4.1). Напротив, для некоторых мелких листогрызуших насекомых, заселяющих поля сои из близлежащих участков с естественной растительностью (*P. satralis*, *M. quadriguttata*), характерен отчетливый градиент численности от края к центру полей (рис. 3.7 и 3.8).

Есть и еще одна, вероятно, наиболее общая особенность присутствия "островов" монокультур: нестабильность популяций многих видов фитофагов, которую часто связывают с низкой эффективностью естественных врагов. При этом выдвигаются следующие аргументы: 1) низ-

колонизации посевов фитофагами и плотоядными насекомыми, можно сопоставить с различными способами возделывания культуры: в районе наших исследований применяется обычно трехстрочный способ посева сои с шириной междурядий 45 см.

Наряду с тем, что колонизация посевов сои насекомыми протекает быстро и в короткие сроки, отмечены определенные различия в характере репродукции фитофагов в пределах полей. Последнее, вероятно, определяется источниками миграций и видоспецифичной миграционной активностью. Примером может служить относительно равномерное в пределах полей распределение численности видов, заносимых

кое разнообразие хищных и паразитических насекомых в центре больших полей [Lewis, 1969a, b; Altieri, Todd, 1981]; в частности, Т. Льюис [Lewis, 1969a, b] полагает, что вредные виды с большей вероятностью уничтожаются вблизи обочин полей, чем в центре, и поскольку это воздействие не распространяется к центру полей, то естественные враги будут более эффективно контролировать численность вредителей на маленьких полях; 2) различия в экологии фитофагов и их естественных врагов, что делает агроэкосистемы более благоприятными для фитофагов, чем для их паразитов и хищников [Price, Waldbauer, 1975; Price, 1976]. Для последних пищевые ресурсы прерывисты, колонизация посевов затруднена ввиду дефицита влаги, отсутствия или недостатка нектара, медвяной росы, что является важным источником пищи для многих наездников.

Первый из приведенных аргументов по существу соответствует представлениям о зависимости между разнообразием и стабильностью [Элтон, 1960]. Однако, как отмечал Г. Ван Эмден, примеры, подтверждающие, что вспышки вредителей являются следствием общего снижения разнообразия при введении монокультур, чрезвычайно редки. Более того, некоторые авторы [Зубков, 1984; и др.] указывают, что на обширных сельскохозяйственных территориях Западной Сибири вспышки численности отдельных видов наблюдаются не чаще, чем в природных экосистемах. В самом деле, основываясь на этой точке зрения, невозможно объяснить низкую численность тлей *A. glycines* на больших массивах полей сои в Амурской области и вспышки численности этого вида (после весенне-летних засух) в Приморье, где поля (в районе исследований) сравнительно невелики и окружены разнообразной растительностью. Становится вполне очевидным, что увеличение или сохранение видового разнообразия без оценки качества этого разнообразия не может быть рекомендовано [Van Emden, 1974; May, 1981; и др.]. С точки зрения управления численностью вредителей более уместно говорить о трофически организованном разнообразии [Southwood, Way, 1970].

Касаясь различий в экологии фитофагов и их естественных врагов, П. Прайс [Price, 1976] считает, что подход к стабилизации популяций фитофагов в агроэкосистемах заключается в сокращении разрыва между периодами колонизации первых и последних и снижении темпов вымирания полежных видов (при достижении более раннего смыкания полога листьев над поверхностью почвы). Как было показано экспериментально, в посевах сои с узкими междурядьями (где

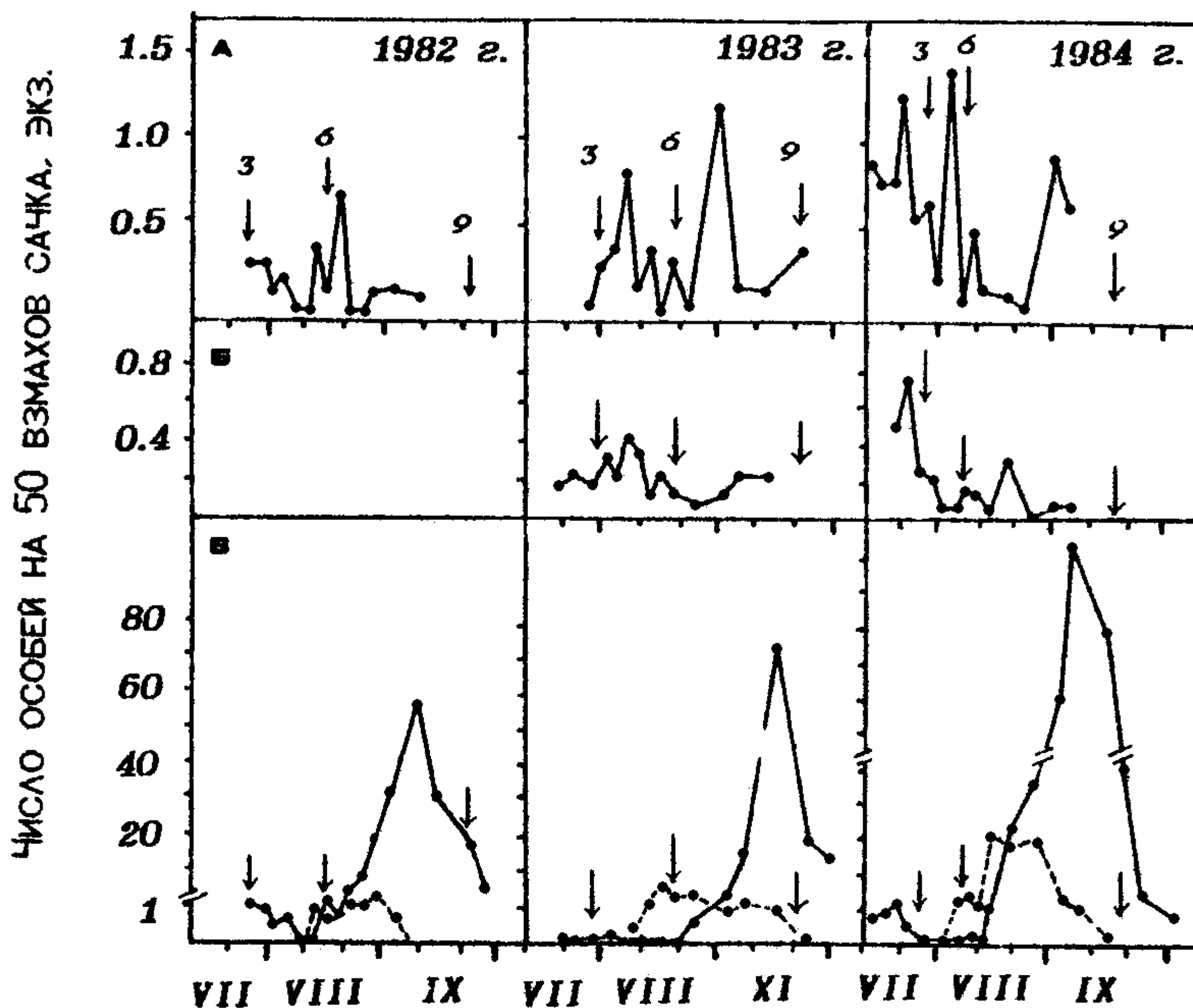


Рис. 3.9. Динамика численности *Laodelphax striatella* (А), *Philaenus spumarius* (Б) и *Cicadella viridis* (В). Остальные обозначения, как на рис. 3.6

смыкание полога происходит значительно раньше) численность сирфид, глатоглазок и хищных полужесткокрылых значительно возрастает [Mayse, 1978; Ferguson et al., 1984]. Наряду с этим резко снижается численность ряда вредных видов [Mayse, 1978].

Все три сезона, в течение которых проводились исследования, резко различались по погодным условиям. Весна и начало лета 1982 г. были необычно теплыми и засушливыми. Весна 1983 г. была холоднее обычного, лето было прохладным и дождливым. В 1984 г. май характеризовался высокой температурой при дефиците осадков. Лето было теплым с большим количеством осадков.

Приведенные данные по сезонным флуктуациям численности массовых видов фитофагов (рис. 3.9-3.10, 3.11-3.12, 3.13-3.16) явно демонстрируют влияние погоды на обилие отдельных видов и равное их

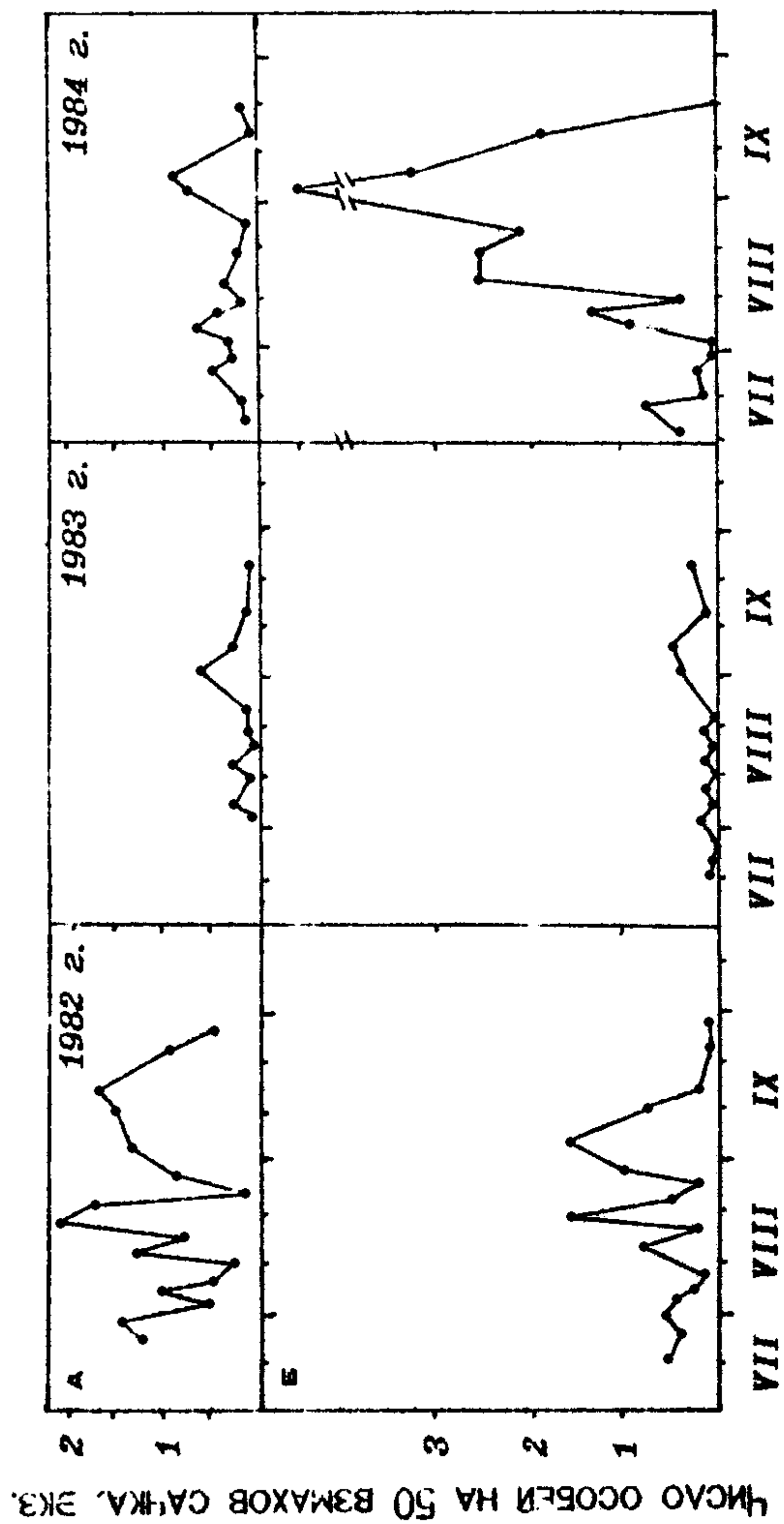


Рис. 3.10. Динамика численности *Psammotettix striatus* (А) и *Ophiola* sp. (Б).

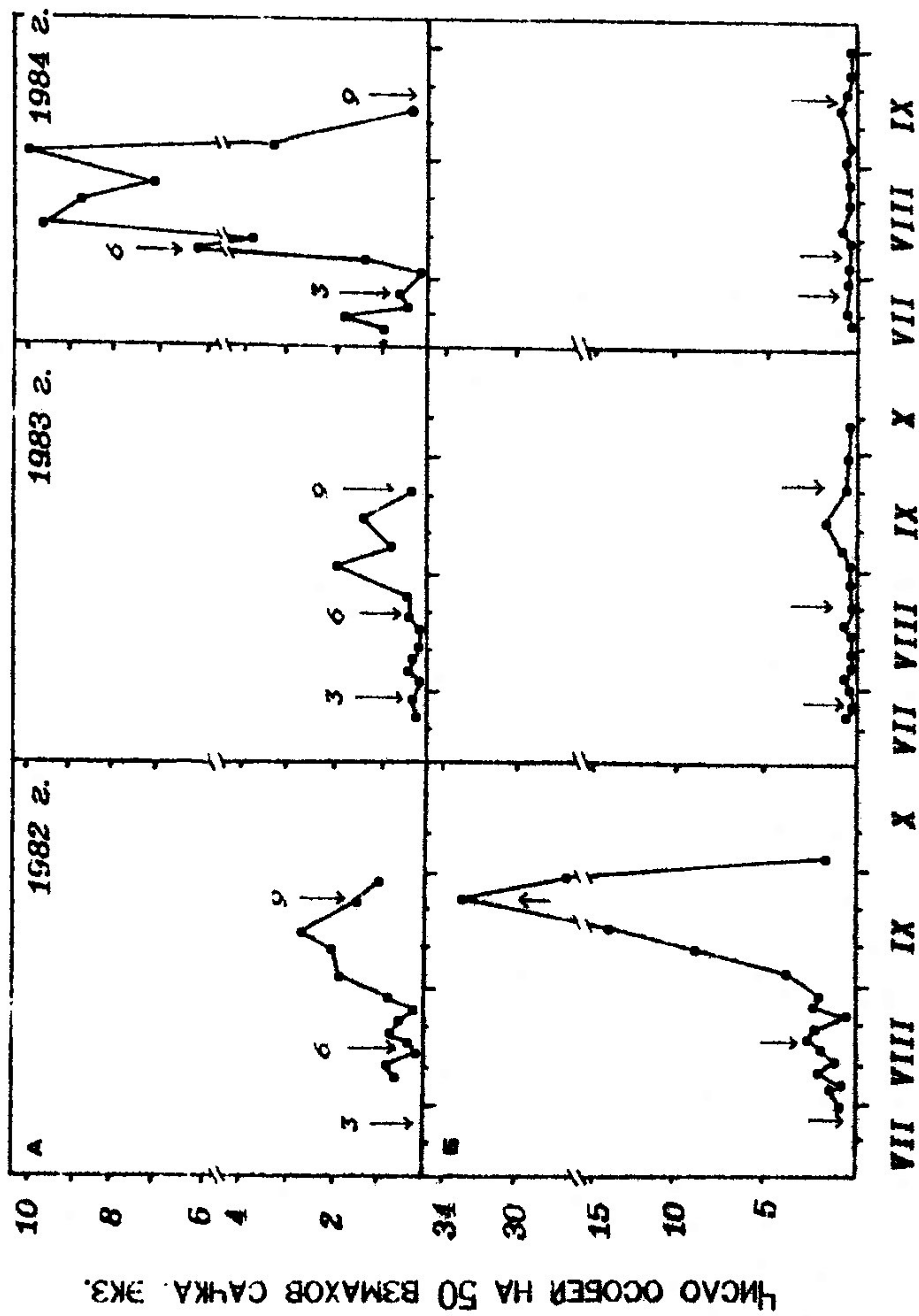


Рис. 3.12. Динамика численности *Plagiognathus amurensis* (А) и *Dolycoris bassarum* (Б). Остальные обозначения, как на рис. 3.6

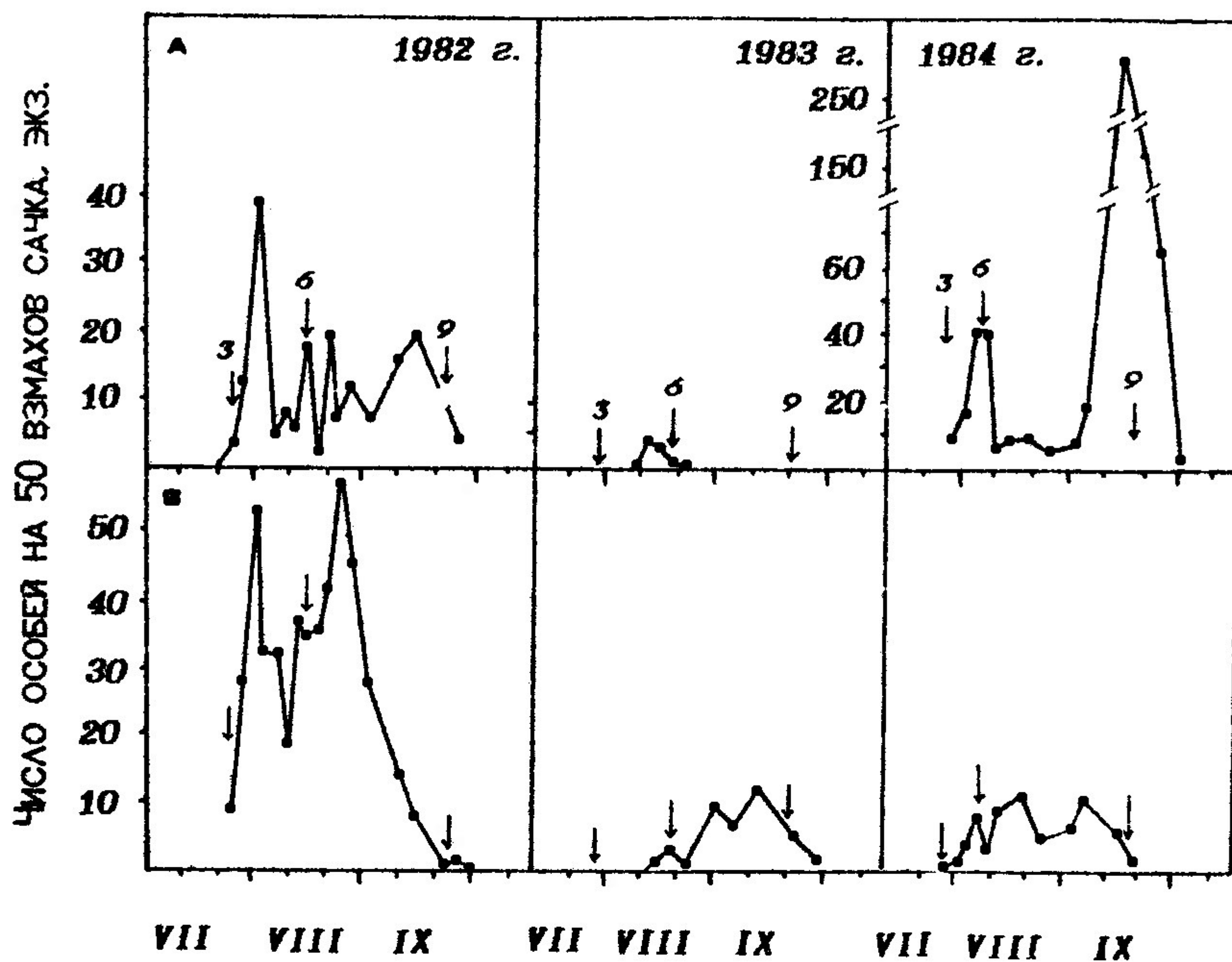


Рис. 3.13. Динамика численности *Paraluperodes suturalis* (А) и *Monolepta quadriguttata* (Б). Остальные обозначения, как на рис. 3.6

отношение к погодным условиям. В частности, в 1982 г. наиболее высокая численность отмечена для тли *A. glycines* (рис. 4.1), клопов *D. baccarum* (рис. 3.12б), листоблошек *Ph. vittula* (рис. 3.14а), *Ch. concinna* (рис. 3.14б), листоеда *M. quadriguttata* (рис. 3.13б). Наиболее высоким было и обилие осок (рис. 3.15а-г, 3.16а). Для первого из перечисленных видов на основе наблюдений за 1981-1986 гг. установлена отчетливая отрицательная связь между суммой осадков в мае-июне и риском вспышек массового размножения (см. главу 4.1.4). Прохладное и дождливое лето 1983 г. было неблагоприятным для большей части доминантных видов фитофагов. Низкой численностью характеризовались тли, а наиболее низкая численность в этом сезоне отмечена для некоторых полужесткокрылых

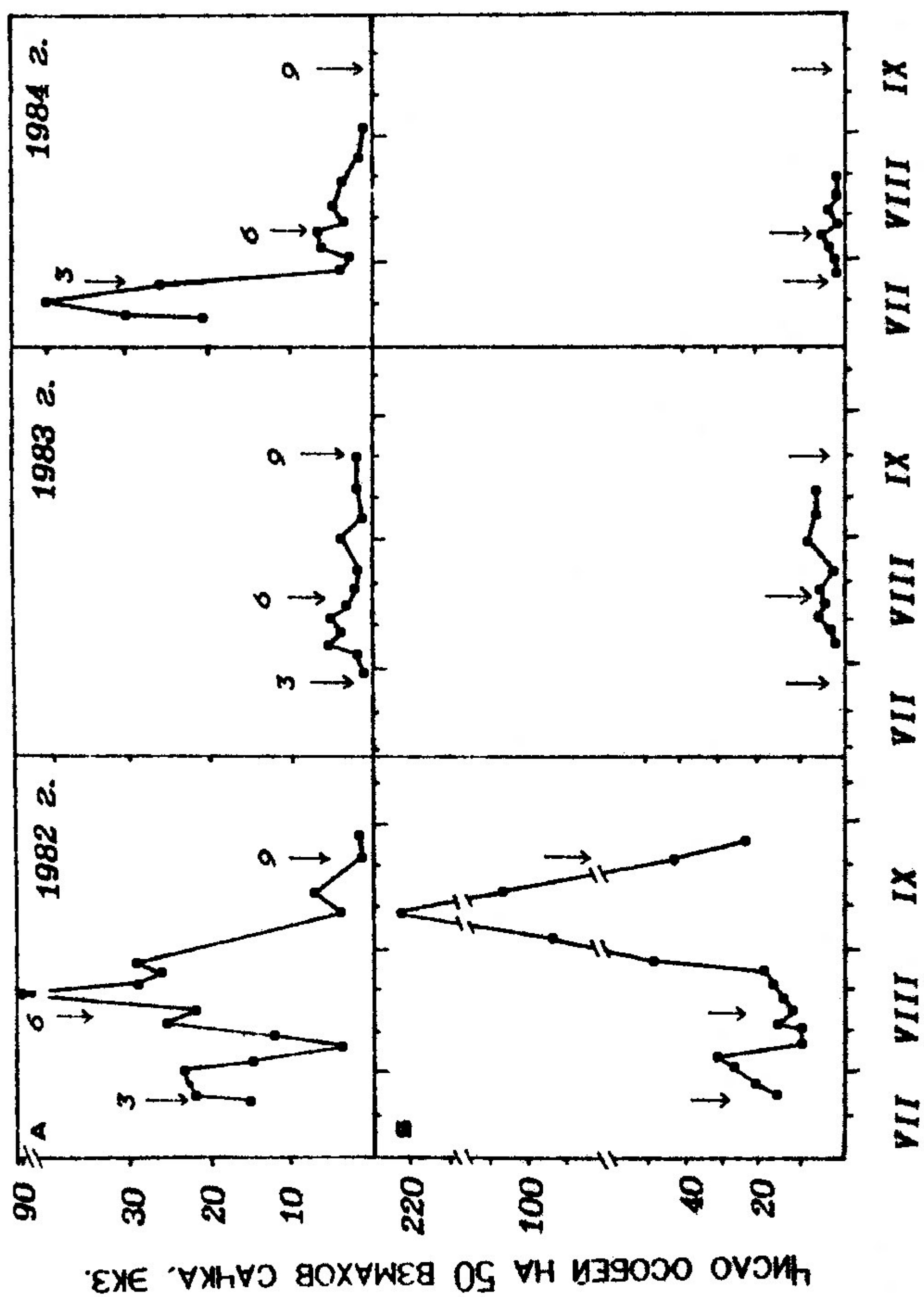


Рис. 3.14. Динамика численности *Phyllotreta vittula* (А) и *Chaetocnema concinna* (Б). Остальные обозначения, как на рис. 3.6

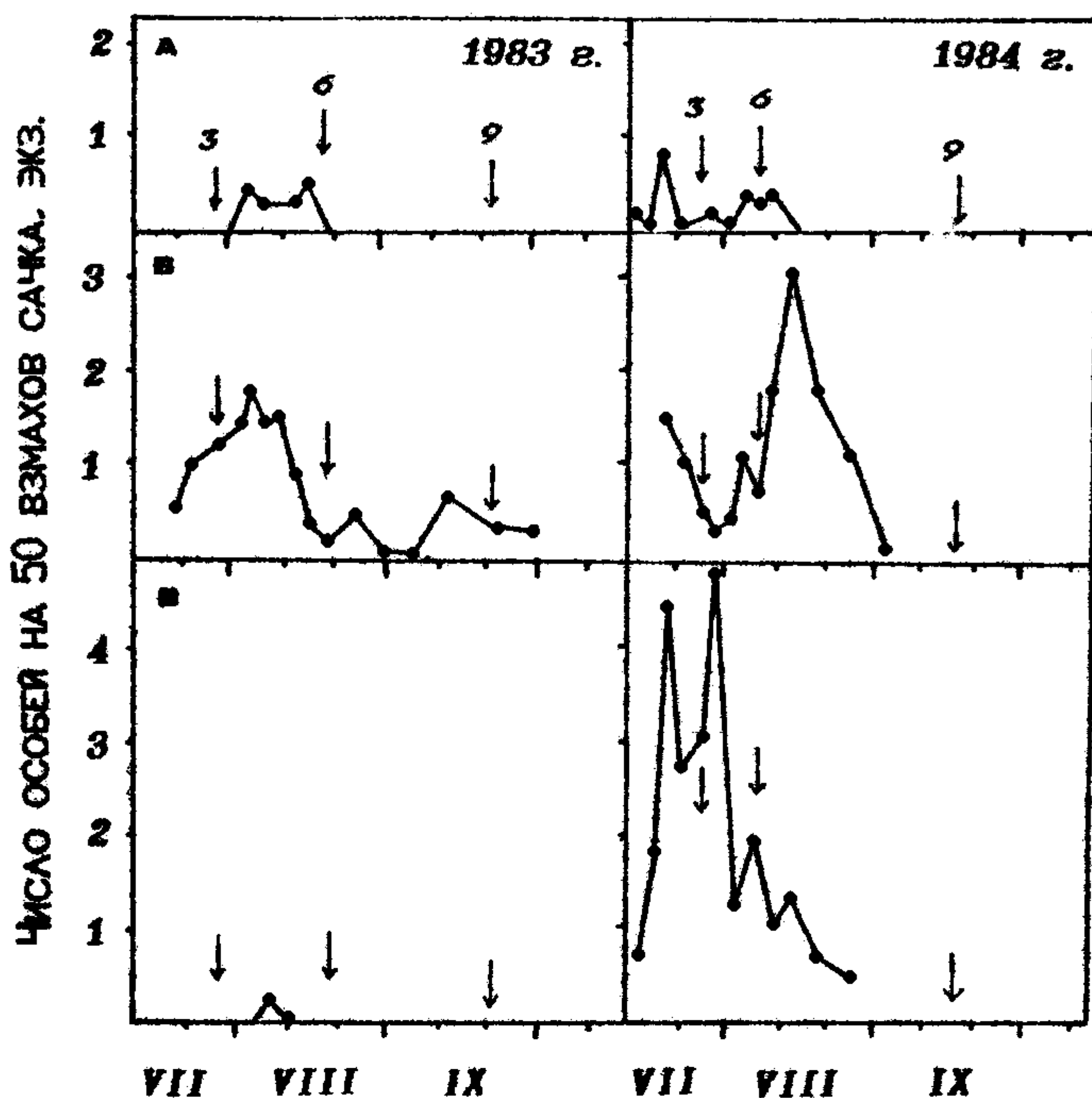


Рис. 3.15. Динамика численности *Hypera tristalis* (А), *Heliothis maritima* (Б) и *Pyrria umbra* (В). Остальные обозначения, как на рис. 3.6

(*Plagiognatus amurensis*, *D. baccarum*) (рис. 3.12а,б), листоблошек (*Ph. vittula*, *Ch. concinna*, *P. suturalis*, *M. quadriguttata*) и всех видов совок. Некоторое исключение составляли лишь *L. rugulipennis* (рис. 3.10г) и *C. erate poliographus* (рис. 3.16б), для которых в 1983 г. была характерна наиболее высокая численность.

Теплый, с большим количеством осадков летний сезон 1984 г. характеризовался высоким обилием некоторых пикадок (*C. vitidis*, *Orphiola* sp.) (рис. 3.9в, 3.10б), клопа *P. amurensis* (рис. 3.12а), листоблошки *P. suturalis* (рис. 3.13а), совок (*H. maritima*, *P. umbra*) (рис. 3.15б, в).

В целом можно отметить высокую нестабильность популяций доминантных видов фитофагов в годы исследований. Сравнительный анализ

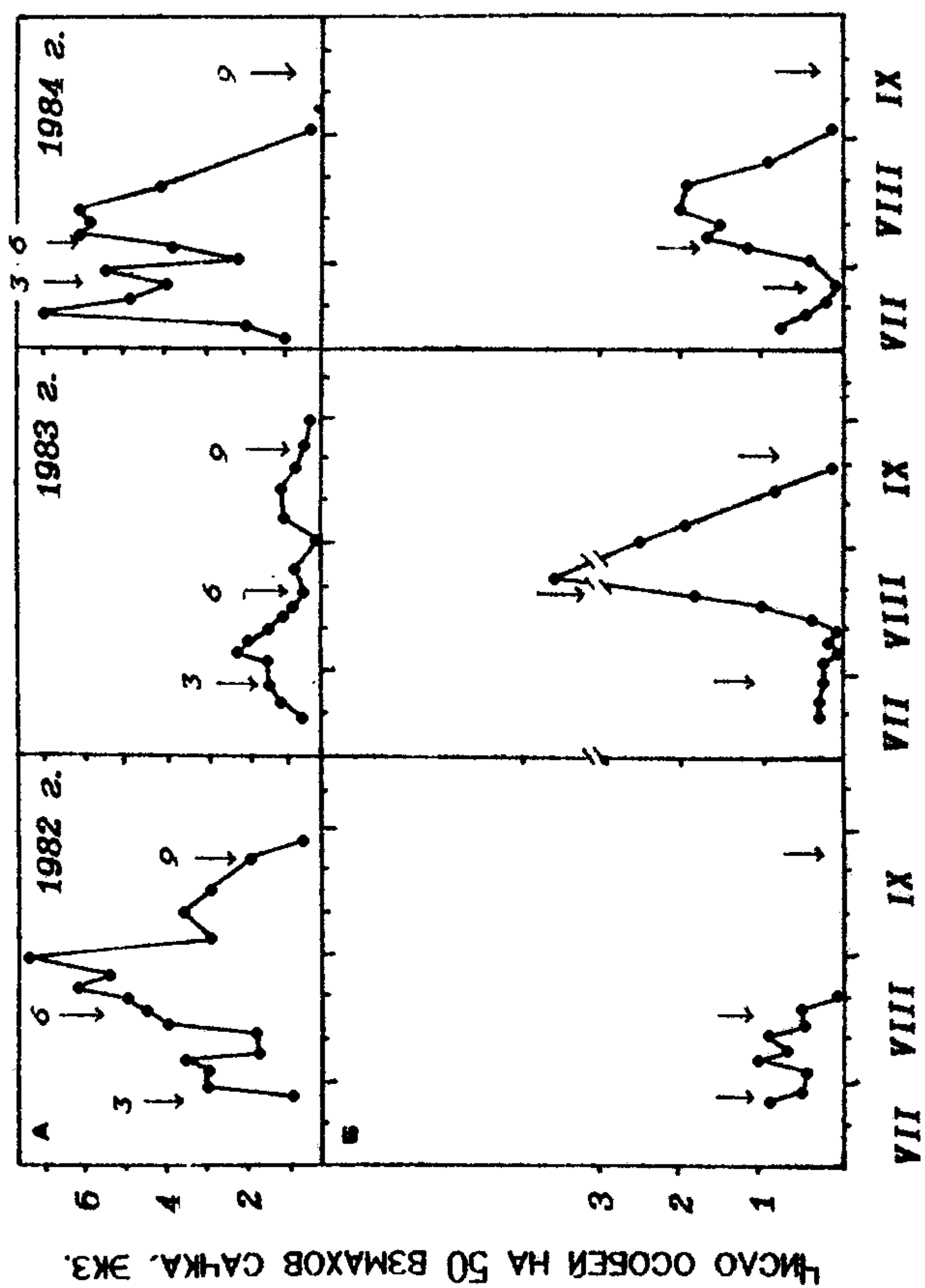


Рис. 3.16. Динамика численности всех видов *Nostuinae* (А) и *Colias erate polio-graphus* (Б). Остальные обозначения как на рис. 3.6

фенологии сои и динамики численности важнейших фитофагов свидетельствует о том, что максимум численности большинства сосущих (*C. viridis*, *A. lineolatus*, *A. suturalis*, *L. rugulipennis*, *D. baccarum*), листогрызущих насекомых (*Ph. vittula*, *Ch. conccina*, *P. suturalis*, *M. quadriguttata*, *H. maritima*, *P. umbra*, *C. erate poligraphus*) приходится на период, когда растения сои вступают в генеративные стадии развития. Исключение составляет лишь *A. glycines*, максимум численности которой в годы массового размножения приходится на период от начала цветения сои до начала бобс образования.

Соя одна из культур, обладающих высокой способностью компенсировать последствия повреждений листового аппарата листогрызущими и сосущими насекомыми без значительного ущерба для урожая и качества зерна. В ряде экспериментов, выполненных в США, снижения урожая сои при потере около 20% поверхности листьев на всех фазах вегетации [Kogan, Turnipseed, 1980] не наблюдалось. Однако Т. П. Симаковой [1985] в условиях Приморья показано, что все уровни дефолиации, имитирующие повреждения листогрызущими насекомыми (от 17 до 100%), достоверно снижают урожай сои в пределах от 30 до 83%. Наиболее чувствительны к дефолиации растения в генеративных стадиях развития.

Таким образом, вполне очевидно совпадение максимумов численности доминантных видов фитофагов с генеративными (наиболее уязвимыми к повреждениям) стадиям развития. В связи с этим насекомые фитофаги, даже при относительно небольших флуктуациях численности, могут быть фактором вызывающим экономически ощутимые потери урожая сои.

3.5. Трофическая структура сообщества

В целом в составе сообщества (совокупные данные по учетам копанием и почвенным ловушкам) доля растительноядных насекомых составляет около 40%, хищных насекомых - 19%, в том числе много-ядных хищников - около 11%, включая и хищников различных мелких насекомых и их яиц, хищников, трофически связанных преимущественно с тлями - 6%. Паразитические насекомые составляют 24% от общего числа видов, в том числе около 2% приходится на долю сверхпаразитов. Насекомые потребители различного рода остатков растительного и животного происхождения составляют около 14%.

Характер имеющихся данных не дает возможности для более детального анализа трофической структуры сообщества в целом (см. гл. 3.3). По этой причине отдельно анализируется структура части сообщества насекомых, обитающих в пологе листьев.

Все виды насекомых были разбиты на широкие трофические группы: фитофаги, хищники, паразиты и сапрофаги. Характер этих группы близок к понятию гильдии [Root, 1973], определяемых как группы видов, которые эксплуатируют определенные классы ресурсов среды сходным образом. Аналогичным образом разбивка на гильдии использовалась и при изучении трофической структуры сообществ членистоногих на деревьях [Moran, Southwood, 1982; Stork, 1987; и др.] и отражает в большей степени пищевую "специальность" видов в сообществе, нежели интенсивность межвидовых отношений [sensu Pianka, 1981]. Так, в группу фитофагов включены все виды, использующие для питания различные части растений, в группу паразитов - все виды паразитоидов, включая и сверхпаразитов. В анализ включены лишь виды, зарегистрированные в стадии имаго. В анализ не включены чешуекрылые, что связано со сложностью идентификации ряда видов по преимагинальным стадиям. Таким образом, анализ трофической структуры не лишен недостатков и ограничений. Общие представления о трофической структуре сообщества могут быть получены из диаграмм, где представлено долевое участие тех или иных таксонов по числу видов и числу особей (рис. 3.17а-г).

Фитофаги. Среди этой группы по числу видов и относительному обилию особей преобладают представители отряда Coleoptera (27,5% видов и 42,8% особей), при этом исключительно доминируют виды семейства Chrysomelidae. Второе место по числу видов и обилию особей занимают виды отряда Homoptera (19% видов и 27,3% особей) (см. рис. 3.17а). К числу фитофагов, питающихся соей, на основании собственных и литературных данных, можно достаточно уверенно отнести лишь 61 вид. Из этого списка 16 видов имеют хозяйственное значение или могут быть потенциально опасными (см. приложение). Для сравнения можно привести данные М. Когана [Kogan, 1981] - списки основных вредителей сои в США, Индии, Корее включают 14 видов; в Бразилии и Японии - 16 видов. Большая часть видов растительноядных насекомых в наших условиях не является сколько-нибудь специализированной к питанию соей, связана либо с сорной растительностью, либо о её трофических связях не имеется данных. Кроме того, ряд видов фитофагов явно случайно занесен на поля сои. Од-

нако если учесть относительное обилие видов трофически связанных с соей, то они представлены подавляющим числом особей.

Хищники. Эта группа включает в общей сложности 67 видов. Наибольшим богатством видов отличаются отряды Diptera - 32,8% и Coleoptera (Coccinellidae) - 22,4% видов и более 50% особей (рис. 3.176). Особенности взаимодействия тлей и афидофагов рассматриваются в гл. 4.2. Хищные полужесткокрылые представлены всего 4 видами (9%), однако по числу особей стоят после Coccinellidae (32,7%). Среди них исключительно доминирует многоядный хищник *Nabis* spp. (Nabidae) (28,1%).

Паразиты. Эта группа представлена 159 видами. Наиболее бога-

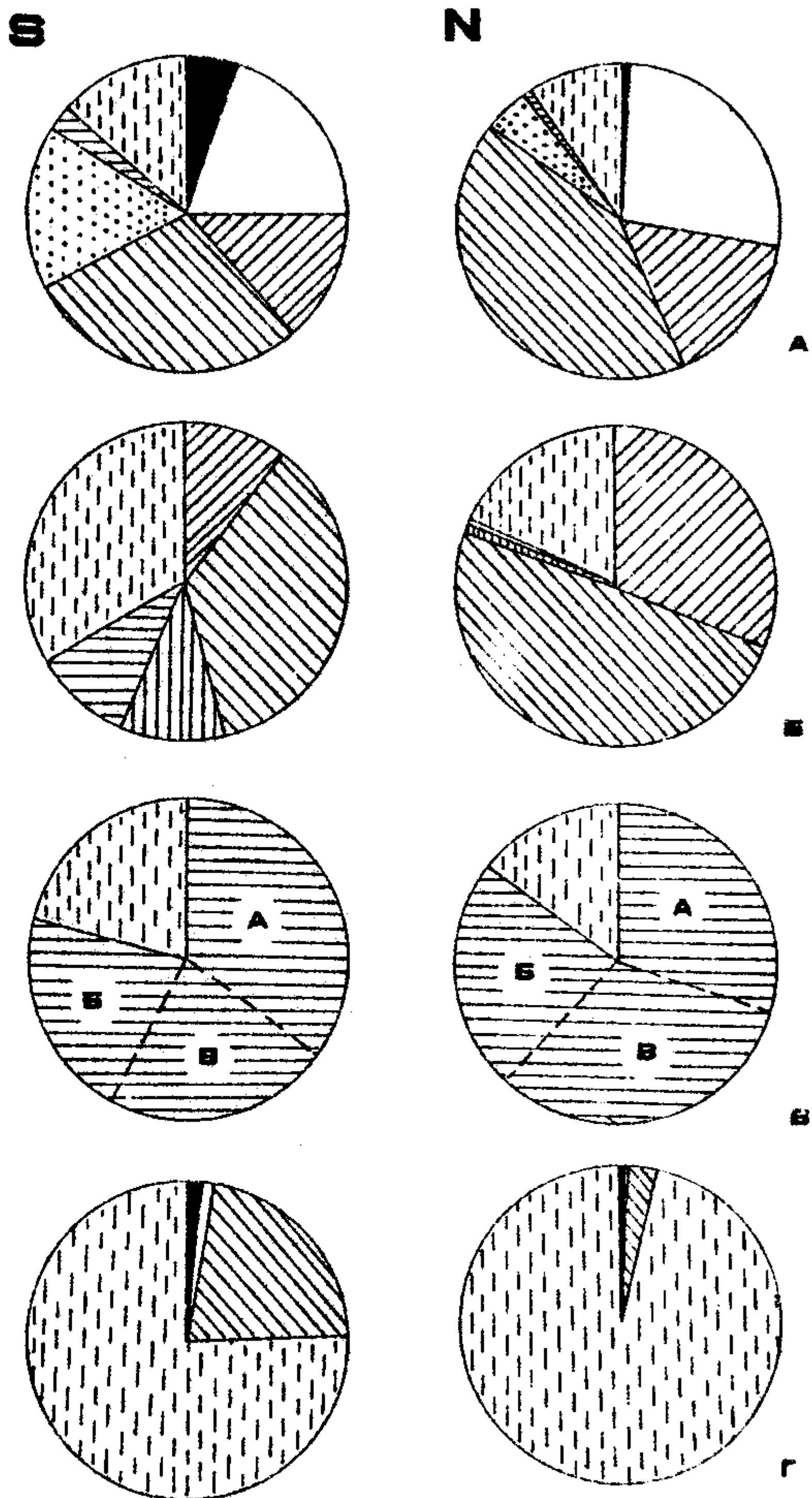


Рис. 3.17. Трофическая структура сообщества насекомых монокультуры сои. Соотношение между трофическими группами по числу видов (S) и числу особей (N). А - фитофаги, Б - хищники, В - паразиты (а - Ichneumonidae, б - Braconidae, в - прочие семейства отряда Hymenoptera), Г - сапро-некрофаги. Остальные обозначения, как на рис. 3.1

то видами семейства Ichneumonidae (34,5%), а по числу особей преобладают виды семейства Braconidae (34,1%). При этом наиболее богато представлены виды паразитирующие на Lepidoptera (62 вида, 38, 9% особей) (рис. 3.17в). Дополнительный анализ взаимодействий между чешуекрылыми и паразитоидами выполнен на основе выводного материала и представлен в главе 5.

Сапро-некрофаги. Виды, потребляющие остатки растительного и животного происхождения, относятся к 4 отрядам (рис. 3.17г). В этой группе по видовому богатству и относительному обилию особей доминируют представители отряда Diptera (75% видов и более 96% особей) (рис. 3.17г). Причем среди последних виды семейства Anthomyiidae составляют 27%, а их обилие - более 76%.

Если рассматривать экологию как "поиск примеров в природе" [Elton, 1966], то изучение сообществ и, в частности их трофической структуры, обнаруживает ряд интересных закономерностей. Впервые стабильность трофической структуры сообществ членистоногих, возникающей на основе межвидовых взаимодействий, была продемонстрирована, вероятно, Х. Хитволдом и Р. Левинсом [Heatwole, Levins, 1972; см. также Glasser, 1982]. Далее, относительно недавнее изучение гильдий насекомых на "островах" ряда древесных пород в Англии и южной Африке [Moran, Southwood, 1982] позволило обнаружить удивительно стабильное соотношение числа видов, относящихся к гильдиям фитофагов (около 23%) и хищников (около 20%), несмотря на то, что абсолютное число видов фитофагов на разных породах деревьев колебалась от 26 до 105, а хищников - от 20 до 97 видов. Эта закономерность подтверждена и для выборок насекомых из сообществ тропических деревьев [Stork, 1987]. И еще один пример. При анализе трофических сетей из 62 сообществ животных на основе опубликованных данных, была найдена замечательная регулярность в их структуре: "...в биологических сообществах пропорции... видов (относящихся к разным трофическим уровням) обычно независимы от общего числа видов. Отсюда следует прямая зависимость между числом типов жертв и хищников" [Briand, Cohen, 1984: 264].

Эти примеры стабильности трофической структуры получены на основе изучения сообществ, имеющих длительную историю. В частности, продолжительность жизни всего одного поколения "островов" деревьев разных пород [Southwood, Kennedy, 1983] намного больше, чем история существования "островов" многих видов культурных

растений, в том числе и сои в Приморье. Даже в работе Х. Хитвола и Р. Левинса [Heatwole, Levins, 1972] речь идет лишь о реколонизации мангровых островов видами, которые в большинстве уже были адаптированы к подобным условиям.

Наряду с этим "острова" монокультур, очевидно, наиболее эфемерные из всех островных местообитаний. Резкие колебания их площади [Арефин и др., 1987], введение новых сортов и агротехнических приемов, химических удобрений и пестицидов, ротация культур и т. д. - все это можно отнести к числу факторов, препятствующих последовательной адаптации видов к кормовым растениям и местообитаниям. В этом смысле попытки ответить на вопрос: "существуют ли подобные закономерности в трофической структуре сообществ насекомых монокультур?" представляет определенный интерес. Кроме этого, как отмечали В. Моран и Т. Саутвуд [Moran, Southwood, 1982], остается совершенно неизвестным, каким образом меняется соотношение фитофагов, хищников и паразитов во времени.

Таким образом, основная задача анализа сводится к выяснению того, насколько стабильно соотношение между трофическими группами насекомых в течение отдельных вегетационных периодов и при сравнении выборок за отдельные сезоны вегетации.

Сезонные аспекты колонизации посевов сои насекомыми и взаимосвязь процессов колонизации с появлением новых вакантных трофических ниш, возникающих в процессе вегетации растений, уже рассмотрены в гл. 3.4. Однако для понимания динамики трофической структуры сообщества необходим методически иной подход к определению динамики фауны в целом.

Динамика числа видов в течение трех сезонов вегетации сои представлена на рис. 3.18. Начало учетов фауны не всегда было выдержано одной календарной датой, что зависело от срока посевов и скорости развития растений. Однако очевидно, что наиболее активная колонизация происходит в период между 1 и 3 стадиями вегетации сои (см. также гл. 3.4). В этот период наблюдаются наиболее резкие изменения в составе фауны как за счет увеличения числа видов, колонизирующих посевы, так и из-за локального оборота видов, возникающего вследствие того, что часть попыток вселения оказывается неудачной. Вслед за активной колонизацией наступает период относительного равновесия, когда число вновь "прибывающих" видов уравнивается числом "убывающих", а относительная скорость оборота видов сравнительно невелика (см. рис. 3.18). С началом

пожелтения листьев наступает период распада сообщества, когда происходит активная миграция насекомых за пределы полей. Общее число видов резко снижается, а скорость оборота видов вновь возрастает.

Определенные различия в динамике и общем богатстве видов связаны прежде всего с конкретными погодными условиями отдельных сезонов. Так, в 1982 г. была сильно растянута фаза цветения растений, к концу которой общее число видов снизилось после пика колонизации в начале этой фазы. Это объясняется длительным засушливым периодом. Так, за 3-ю декаду июля - 1-ю декаду августа выпало не более 5 мм осадков. Лето 1983 г. было холодным и засушливым, развитие растений было достаточно равномерным, динамика фауны в этих условиях была более выровненной (после быстрого периода колонизации наступил наи-

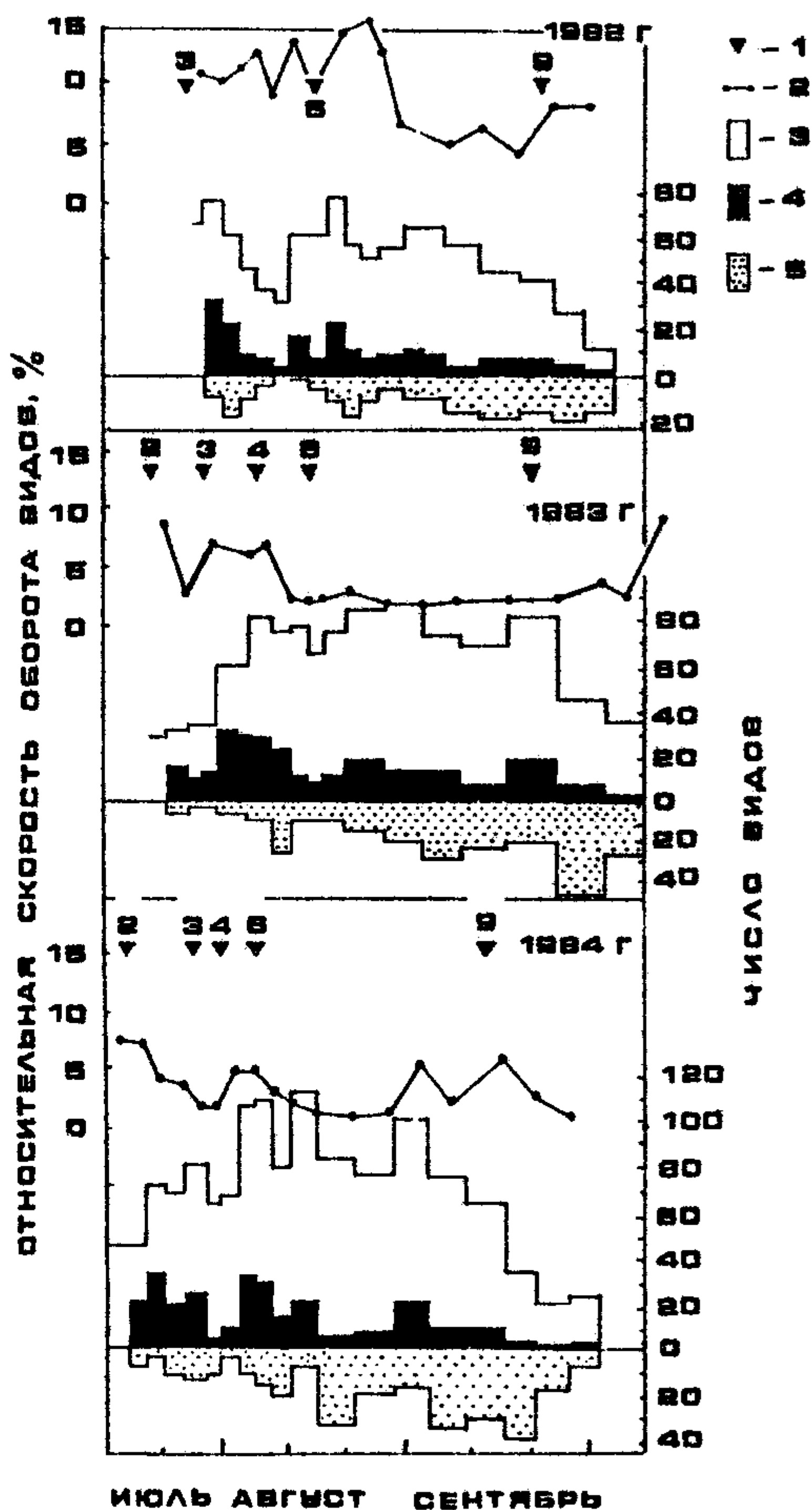
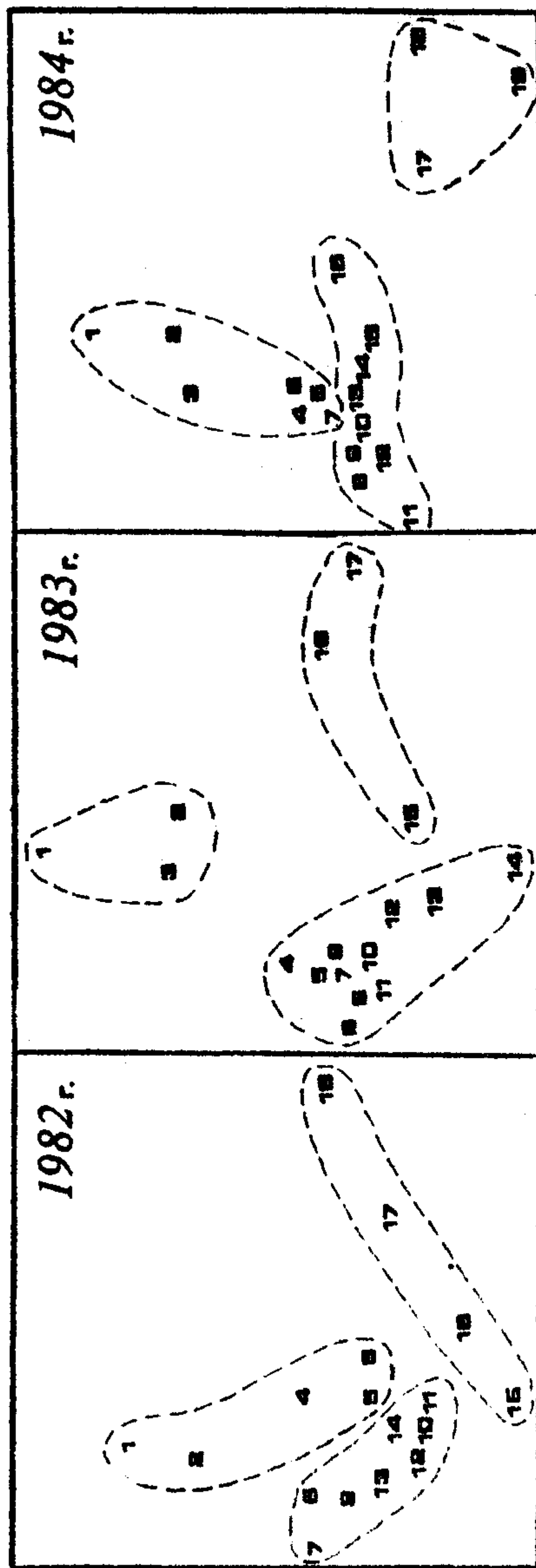


Рис. 3.18. Сезонная динамика видов в сообществе насекомых монокультуры сои. 1 - фазы вегетации сои (обозначения как на рис. 3.1), 2 - относительная скорость оборота видов, 3 - общее число видов, 4 - число вновь появившихся видов, 5 - число "исчезнувших" видов



ось 2

ось 1

Рис. 3.19. Полярная ординация выборок насекомых, взятых в течение периода вегетации на монокультуре сои. Нумерация точек соответствует последовательности взятия выборок во времени

более длительный "равновесный" период). Следующий год был теплым и дождливым. Быстрое развитие растений сопровождалось и скачкообразными изменениями в числе видов насекомых.

Несмотря на погодные особенности сезонов, общие тенденции в динамике видов прослеживается достаточно четко с помощью метода полярной ординации. Первоначально этот метод был разработан и использован для градиентного анализа растительных сообществ [Beals, 1984], а позднее и при изучении сукцессий в ассамблеях насекомых-некрофагов [Schoenly, Reid, 1987]. В нашем случае в качестве меры расстояния между выборками в полярной ординации был выбран коэффициент Соренсена, приведенный к виду, выражающему фаунистическую дистанцию. Построение осей ординации выполнено на основе регрессионо-дисперсионного анализа матрицы расстояний между выборками [Beals, 1984]. Относительная скорость оборота видов в сообществе в течение вегетационного периода рассчитана по формуле, предложенной Дж. Даймондом [Diamond, 1969]. Проверка на однородность трофической структуры сообщества выполнена с помощью критерия χ^2 . Среднее таксономическое сходство выражено мерой процентного сходства Соренсена [Moran, Southwood, 1982].

Метод полярной ординации позволяет получить двумерную проекцию выборок за отдельные даты учетов из многомерного пространства фаунистических дистанций между всеми попарными сравнениями выборок. Таким образом, учитываются качественные различия между сравниваемыми выборками. Размещение точек (выборок) более или менее соответствует хронологической последовательности и имеет "V"-образный характер (рис. 3.19). Сравнение с динамикой видов в сообществе (см. рис. 3.18) показывает, что оси ординации можно легко интерпретировать: ось ординат характеризует процесс колонизации (нарастание числа видов к началу координат), а ось абсцисс – процесс распада сообщества (уменьшение числа видов по направлению от начала координат). В соответствии с этим (а не на основе простого объединения ближайших точек) выделяются группы точек, соответствующие периоду колонизации (точки 1-6 – 1982 г.; 1-3 – 1983 г.; 1-7 – 1984 г.), "равновесному" периоду (точки 7-14 – 1982 г.; 4-14 – 1983 г.; 8-16 – 1984 г.) и периоду распада сообщества (точки 15-18 – 1982 г.; 15-17 – 1983 г.; 17-19 – 1984 г.). "Равновесный" период характеризуется во всех случаях компактным расположением точек, что свидетельствует о высоком фаунистическом сходстве выборок в этот отрезок времени.

Картина динамики трофической структуры сообщества и результаты статистических тестов (рис. 3.20, табл. 3.2) демонстрируют высоко

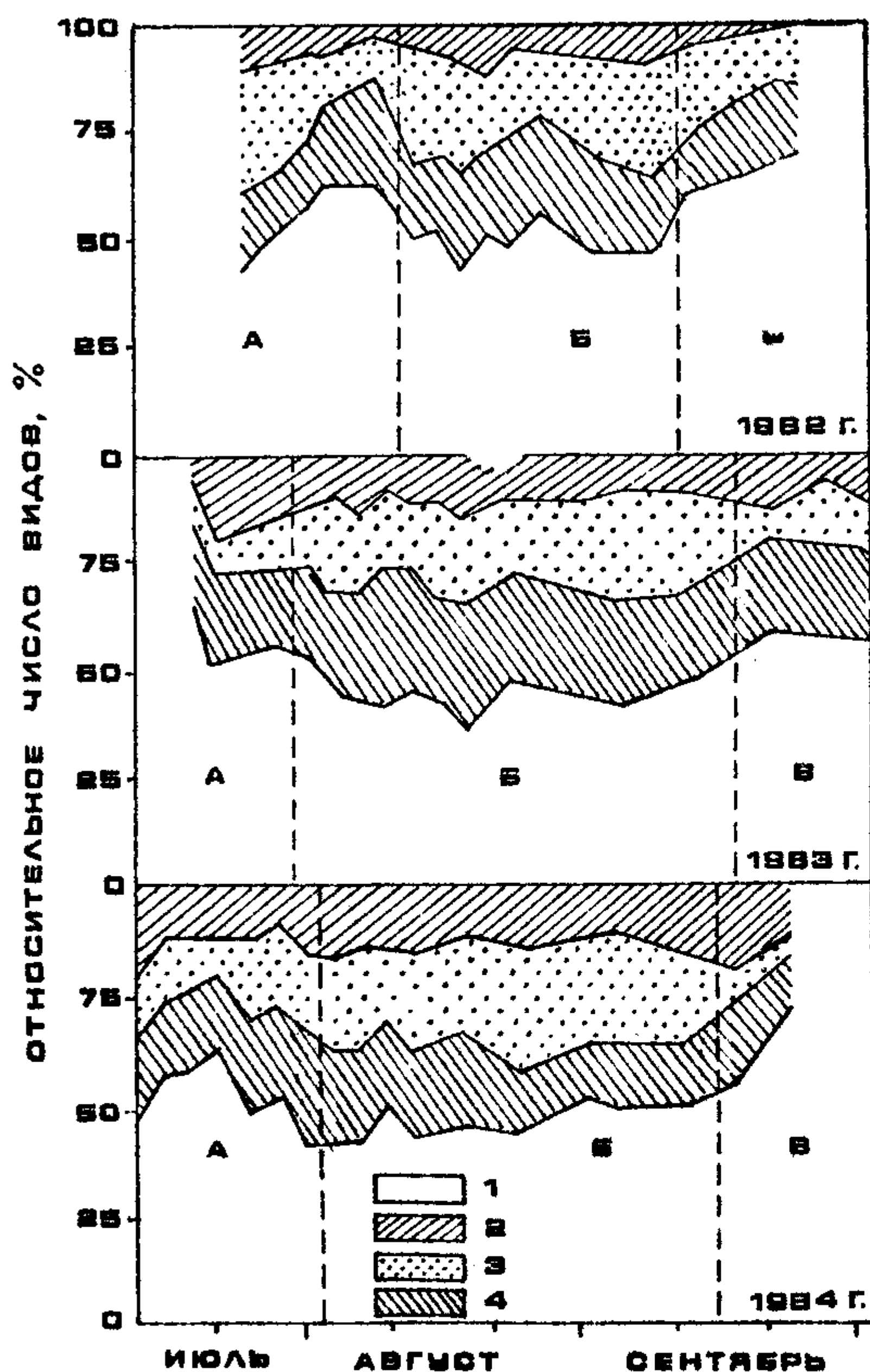


Рис. 3.20. Сезонная динамика трофической структуры сообщества насекомых монокультуры сои. 1 - фитофаги, 2 - сапрофаги, 3 - паразиты, 4 - хищники. Пунктирной линией выделены периоды колонизации (А), "равновесного" состояния (Б) и распада сообщества (В)

однородную пропорциональность между разными трофическими группами, несмотря на постоянный оборот видов. Исключение составляет лишь группа паразитов, долевое участие которых было статистически неоднородным в 1982 и 1984 гг. Однако неоднородность наблюдалась лишь в периоды колонизации и распада сообщества (см. табл. 3.2). В течение же равновесного периода стабильность соотношения между трофическими группами сохранялась. Последнее предполагает существование положительной связи между колебанием в видовом богатстве фитофагов и их естественных врагов. Результаты регрессионного анализа (рис. 3.21) свидетельствуют о том, что динамика числа видов, относящихся к разным трофическим группам, тесно коррелирует, хотя наклон линий регрессии существенно отличается.

Таблица 3. 2

Проверка на неоднородность трофической структуры для всех дат
учетов и в отдельные периоды развития сообщества насекомых
монокультуры сои (критерий однородности χ^2)

Год	Трофическая группа	Весь сезон	Период колонизации	"Равновесный" период	Период распада
1982	Фитофаги	21,128	6,771	3,488	0,642
	Хищники	8,664	2,802	3,705	0,498
	Паразиты	34,177 **	10,651	6,558	8,771 *
	Сапрофаги	8,738	2,199	2,874	3,527
Степени свободы		16	6	7	3
1983	Фитофаги	18,146	1,053	6,271	0,081
	Хищники	7,209	0,295	5,005	0,086
	Паразиты	20,008	0,446	5,338	1,573
	Сапрофаги	7,456	1,490	3,251	1,349
Степени свободы		16	2	10	2
1984	Фитофаги	24,831	8,968	4,833	1,157
	Хищники	8,318	2,182	5,584	0,064
	Паразиты	27,607 *	4,954	4,592	0,193
	Сапрофаги	9,842	6,515	2,489	0,550
Степени свободы		17	6	8	1

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 3.1.

Таким образом, несмотря на постоянный оборот видов на протяжении большей части периода вегетации сои и дискретный характер динамики сообщества насекомых монокультуры сои, между отдельными трофическими группами сообщества сохраняется стабильное соотношение числа видов. Анализ трофических групп для совокупных выборок, подтверждает предположение о том, что трофическая структура сообщества монокультуры сои достаточно устойчива. Стабильность соотношения между трофическими группами сохраняется независимо от того, что от года к году существенно менялось абсолютное число ви-

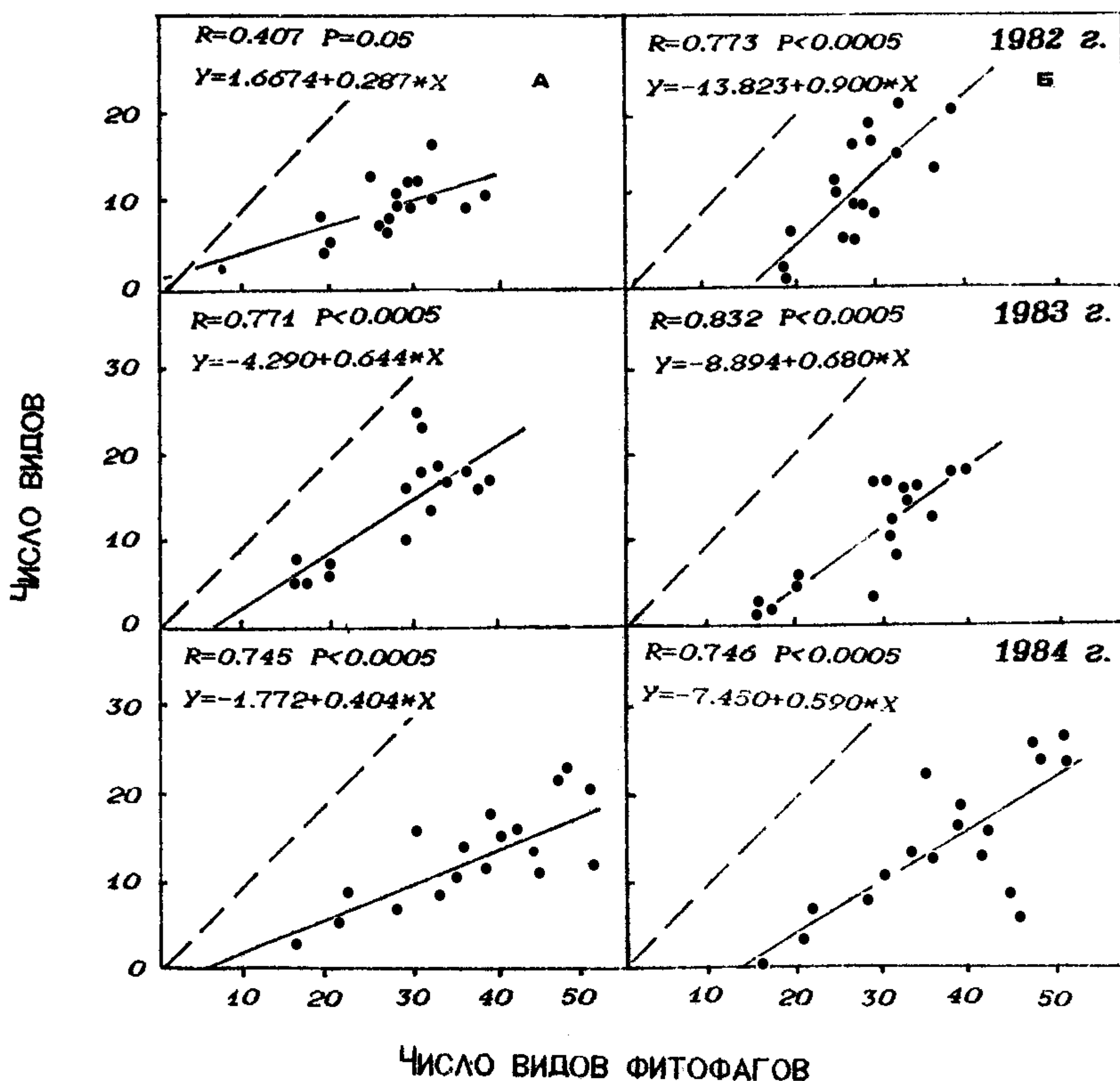


Рис. 3.21. Связь между числом видов фитофагов и хищных (А) и паразитических (Б) насекомых. Пунктиром нанесена линия регрессии при $b=1$.

дов (табл. 3.3) и таксономический состав сообщества (табл. 3.1).

Характер наших данных (см. также гл. 3.4) во многом сходен с результатами анализа Х. Хитвола и Р. Левинса [Heatwole, Levins, 1972] трофической структуры сообществ членистоногих мангровых островов, возникающей в процессе их реколонизации. Используя данные Д. Симберлоффа и Е. Вильсона [Simberloff, Wilson, 1969] они заключили, что в процессе реколонизации островов происходит быстрое восстановление равновесной трофической структуры сообществ, определяемой взаимодействиями видов (но не обязательно с участием

Таблица 3.3

Проверка на неоднородность трофической структуры сообщества насекомых мочокультуры сои (критерий однородности χ^2)

Трофическая группа	1982		1983		1984		χ^2	Степени свободы
	S	%	S	%	S	%		
Фитофаги	87	41,04	110	41,50	122	38,36	0,696	2
Хищники	25	11,79	41	15,47	39	12,26	1,724	2
Паразиты	69	32,65	71	26,79	97	30,51	1,994	2
Сапрофаги	31	14,62	43	16,24	60	18,87	1,704	2
В целом	212	100	265	100	318	100	4,827	6

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 3.1.

одних и тех же видов). Д. Симберлофф [Simberloff, 1976b] подверг критике это заключение, утверждая, что важность трофических взаимодействий остается недоказанной, а процесс реколонизации носит случайный характер, определяемый способностью видов к дисперсии и требовательностью их к условиям среды. Позднее Дж. Глассер [Glasser, 1982] рассмотрел (в отличие от Х. Хитвола и Р. Левинса) реколонизацию каждого острова в отдельности и пришел к выводу, что этот процесс происходит последовательно по трофическим уровням: паразиты и хищники появляются только вслед за фитофагами. Механизм, объясняющий последовательные изменения в составе видов, был назван Дж. Глассером "модификацией биотической среды". Последний дополняет традиционные механизмы модификации абиотической среды.

В предыдущей главе уже было отмечено, что растения сои предполагают наличие множества функционально различающихся трофических ниш, число которых в процессе вегетации вначале последовательно возрастает, а затем сокращается. Число видов фитофагов, колонизирующих посевы сои, синхронно возрастает с увеличением структурной сложности растений [Арефин и др. 1987; Арефин, Холин, 1988] и усложнением микроклимата. Роль последнего достаточно обоснованно рассмотрена П. Прайсом [Price, Waldbauer, 1975; Price, 1976]. Касаясь различий в экологии фитофагов и их естественных врагов,

П. Прайс [Price, 1976] указывает, что для последних отставание в сроках колонизации определяется суровостью абиотических условий, прерывистостью пищевых ресурсов, дефицитом влаги, нектара и медвяной росы, что является важным источником пищи для многих наездников. При этом подчеркивается, что асинхронность в сроках колонизации фитофагами и их естественными врагами прямо подвержена влиянию агротехники, в частности увеличению ширины междурядий. Однако в нашем случае исследование проводилось на полях с узкими междурядьями при трехстрочном посеве растений сои, где смыкание полога листьев наступает рано, микроклимат быстро изменяется в благоприятную сторону для паразитов и хищников, асинхронность в сроках колонизации видами из разных трофических групп выражена очень слабо.

Далее, как показывали Б. Хокинс и Дж. Лотон [Hawkins, Lawton, 1987], видовое богатство фитофагов и их естественных врагов положительно коррелирует со структурной сложностью растений. Совокупный эффект увеличения структурной сложности растений сои и микроклимата на полезную фауну может быть прослежен на простом примере. Вертикальное распределение доминантных видов кокцинеллид на растениях после смыкания полога листьев достоверно различается, что снижает вероятность межвидовых столкновений [Арефин, Ивлиев, 1988]. Один из доминантов - *C. septempunctata* - явно более ксерофильный вид, преобладает в верхней части полога листьев, тогда как другие виды преобладают в средней и нижней части полога листьев [Арефин, Ивлиев, 1988; см. также гл. 4.3.3]. Кроме этого, различные виды кокцинеллид концентрируются и на участках полей с разной густотой растений. В частности, *C. septempunctata* преобладает на участках с изреженными посевами [Арефин, Ивлиев, 1984a].

Таким образом, механизмы возникновения высокой положительной корреляции между богатством видов фитофагов и их естественных врагов (см. рис. 3.21) становится в определенной мере понятным.

Однако причины, по которым соотношение между разными трофическими группами в сообществе принимает именно такие (см. рис. 3.20, табл. 3.3), а не другие значения, остаются недостаточно понятными. Ясно, что сообщество насекомых монокультуры сои не является замкнутым. Исключительное большинство видов, используя несколько или многие ресурсы, в разной степени адаптированы к сое и местообитанию в целом. Такие сообщества являются в некотором смысле "элементарными единицами" более крупных видовых объедине-

ний. Сравнительные исследования на таком уровне могут способствовать пониманию того, как формируется трофическая структура объединений видов более крупного масштаба. В этом смысле одна из наиболее интересных перспективных задач заключается в том, насколько сохраняются подобные соотношения в трофической структуре сообществ других моно- или поликультур.

Независимо от причинности вполне очевидно, что феномен стабильности трофической структуры сообществ может быть использован в перспективе для индикации различного рода отклонений, вызванных, например, длительным использованием пестицидов, а также при разработке методов управления агроэкосистемами, направленных на сохранение видового разнообразия и повышения эффективности полезной фауны.

3.6. Видовая структура сообщества насекомых монокультуры сои

Неоднородность обилия видов в сообществах растений и животных издавна привлекала внимание экологов. Хотя колебания численности отдельных популяций, составляющих сообщества, стохастичны, общие кривые обилия видов оказались во многих случаях удивительно стабильными и предсказуемыми. Часто эти кривые использовались в качестве индикаторов при анализе изменений в сообществах, вызванных загрязнением среды обитания. Кроме того, с их помощью удавалось в самом общем виде продемонстрировать сукцессии растительности [May, 1975; 1981]. Однако, несмотря на большой объем фактических данных, многие проблемы, связанные с изучением видовой структуры сообществ, остаются неразрешенными, например: 1) отражают ли характерные примеры видовой обилия такие важные характеристики сообществ, как энергетические потребности видов, распределение ресурсов, степень адаптации видов к местообитанию, равновесное или неравновесное состояние сообщества, степень их изоляции; 2) или эти же примеры являются лишь следствием различной реакции популяций видов, составляющих сообщества, на внешние воздействия? Другая проблема заключается в выявлении причин, по которым в одних сообществах число видов с каким-то средним уровнем обилия превышает число редких видов (близких к вымиранию), а в других - число видов с единичным обилием велико.

Основная задача данной главы водится к тому, чтобы проанализировать на примере сообщества насекомых монокультуры сои харак-

тер распределения видов по обилию для отдельных таксономических групп и для всех выборок в целом, оценить соответствие эмпирических данных известным моделям и устойчивость параметров моделей в отдельные сезоны; показать, каким образом на видовую структуру влияет низкая степень изоляции островных местобитаний монокультур от источников колонизации с позиций теории островной биогеографии. В частности, мы считали необходимым выяснить, отражают ли кривые распределения видов по обилию степень изоляции сообществ и являются ли равновесными сообщества монокультур.

3.6.1. Распределение видов по обилию

Видовой структурой экологического сообщества называют функцию $N(a)$, которая соотносит популяции каждого вида a , входящего в сообщество, и численность $N(a)$ особей этого вида [Левич, 1979]. Для описания эмпирических распределений видов по обилию известно множество математических моделей, параметры которых дают количественные характеристики видовой структуры изучаемого сообщества.

Рассматриваемые здесь эмпирические данные по видовой структуре отдельных таксономических групп и совокупной выборки насекомых сообщества монокультуры соя наиболее адекватно описываются ранговыми моделями распределения.

Ранговое распределение видовой структуры есть функция $N(i)$, где i - ранг вида в ряду видов, расположенных по убыванию численности, $N(i)$ - численность этого вида. Нами использованы две модели рангового распределения, дающие наилучшее приближение к эмпирическим данным, - экспоненциальная и гиперболическая. В аналитическом виде они имеют вид:

$$\frac{N(i)}{N} = Bz^{i-1} \quad \text{и} \quad \frac{N(i)}{N} = \frac{A}{i^b}$$

соответственно. Или в логарифмическом виде:

$$\log N(i) = \log(BN) + (i-1)\log z$$

и

$$\log N(i) = \log(AN) - b\log i,$$

где z , b и i ($1, 2, \dots, W$) - параметры распределений, W - число видов, B и A - нормировочные коэффициенты, N - полная численность выборки [Левич, 1979].

Параметры моделей рассчитывались по методу наименьших квадратов. В качестве критерия адекватности модели эмпирическому рас-

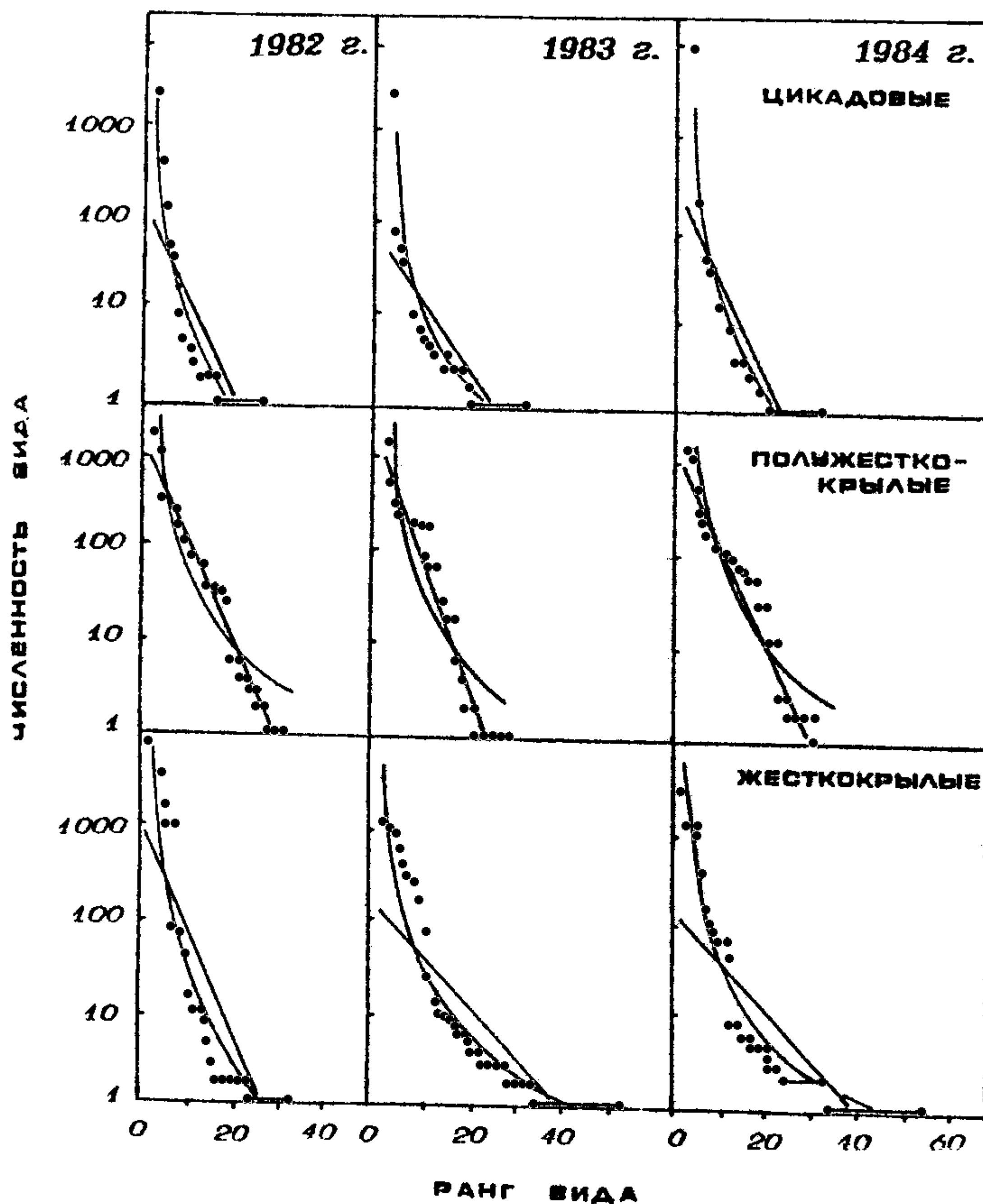


Рис. 3.22. Ранговое распределение численности насекомых разных таксономических групп на полях монокультуры сои. Модель распределения: прямая линия - экспоненциальная, гипербола - гиперболическая.

ределению выбран показатель доли объяснимой регрессии - R^2 [Дрейпер, Смит, 1936].

В большинстве случаев наилучшее описание эмпирических данных дает гиперболическая модель ($R^2=29,2-98,4\%$) (см. табл. 3.4 и рис. 3.22). Исключение составляет группа полужесткокрылых, для которой

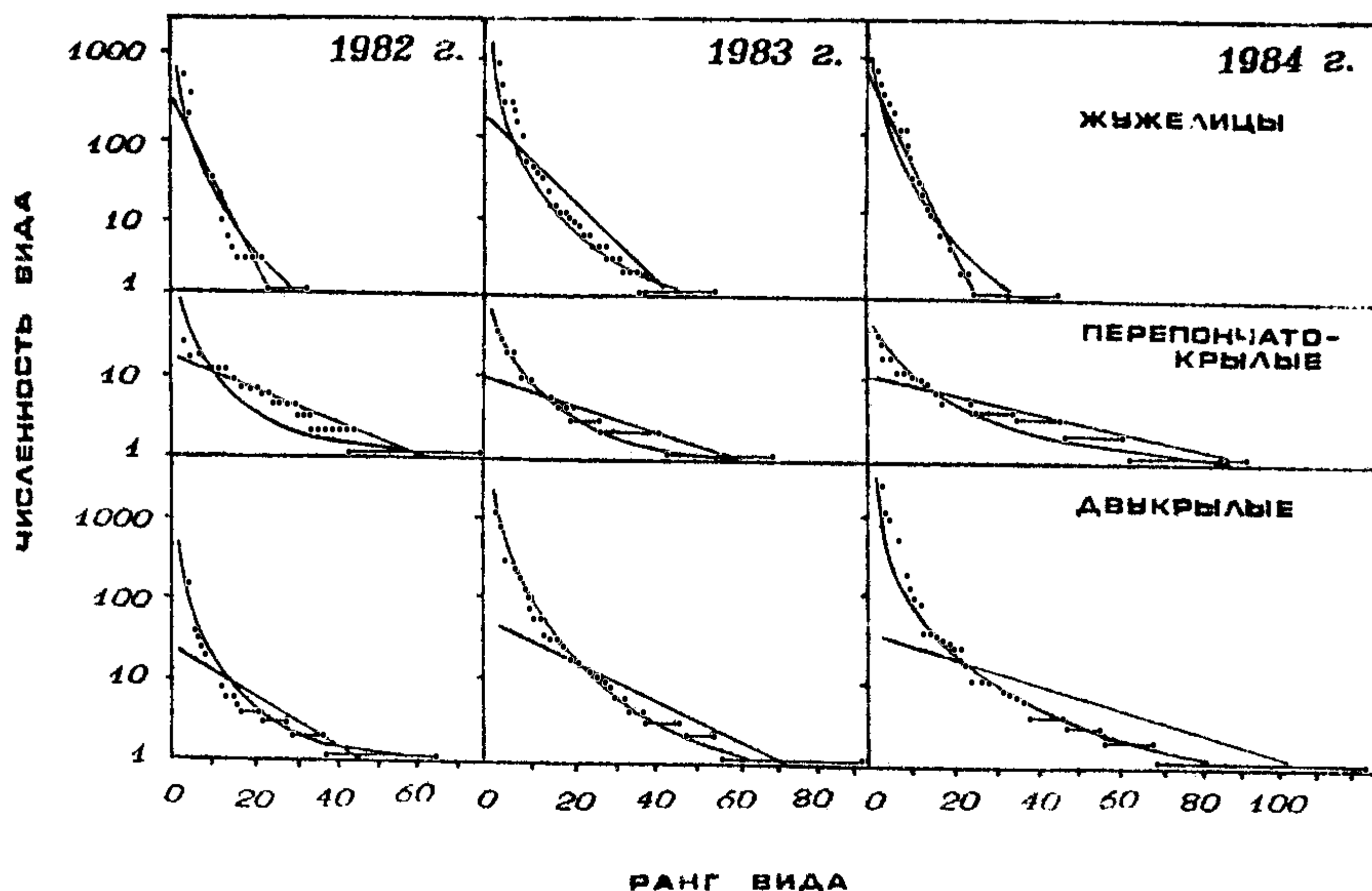


Рис. 3.22а. Продолжение.

характерно экспоненциальное распределение видов по обилию ($R^2 = 95,4-98,4\%$). Распределение видов по обилию для жужелиц приближается к гиперболическому, но может переходить в экспоненциальную форму (данные за 1984 г.) (см. табл. 3.4 и рис. 3.22). Эмпирическое распределение обилия перепончатокрылых, несмотря на достаточно высокое соответствие обеим моделям ($R^2 = 82,7-92,2$ для экспоненциальной и $R^2 = 89,2-95,8\%$ для гиперболической) описываются ранговыми моделями неудовлетворительно, особенно в области видов с высоким обилием. Отчасти это, вероятно, связано с общей низкой численностью перепончатокрылых в сравнении с другими таксономическими группами.

Совокупные данные по фауне зарегистрированных в пологе листьев (учеты кошением) и герпетобионтам (почвенные ловушки) одинаково удовлетворительно описываются гиперболической моделью (табл. 3.4).

Как отмечалось ранее [Левич, 1979, 1980], параметры ранговых распределений могут быть использованы для оценки состояния сооб-

Таблица 3.4

Оценки параметров ранговых распределений обилия видов в группах насекомых по данным учетов 1982-84 гг на полях монокультуры сои

Группа насекомых	Год	Параметры моделей			
		экспоненциальной		гиперболической	
		$z \pm se$	R^2	$b \pm se$	R^2
Цикадовые	1982	0,769 $\pm$ 0,013	74,18	2,550 $\pm$ 0,097	96,89
	1983	0,835 $\pm$ 0,009	71,39	2,090 $\pm$ 0,090	95,22
	1984	0,793 $\pm$ 0,010	76,18	2,638 $\pm$ 0,079	97,66
Полужесткокрылые	1982	0,764 $\pm$ 0,003	98,16	2,452 $\pm$ 0,195	85,91
	1983	0,722 $\pm$ 0,005	96,40	2,536 $\pm$ 0,267	80,39
	1984	0,786 $\pm$ 0,004	95,45	2,317 $\pm$ 0,204	82,23
Жесткокрылые	1982	0,744 $\pm$ 0,010	81,11	3,390 $\pm$ 0,164	93,67
	1983	0,877 $\pm$ 0,004	75,57	2,395 $\pm$ 0,091	93,34
	1984	0,884 $\pm$ 0,004	71,84	2,440 $\pm$ 0,081	94,63
Жужелицы	1982	0,808 $\pm$ 0,006	84,50	2,552 $\pm$ 0,094	95,96
	1983	0,879 $\pm$ 0,003	89,02	2,157 $\pm$ 0,061	96,52
	1984	0,804 $\pm$ 0,004	94,83	2,480 $\pm$ 0,131	91,85
Перепончатокрылые	1982	0,959 $\pm$ 0,001	87,75	1,014 $\pm$ 0,041	89,21
	1983	0,960 $\pm$ 0,001	82,71	0,982 $\pm$ 0,025	95,80
	1984	0,969 $\pm$ 0,001	92,17	0,908 $\pm$ 0,029	91,61
Двукрылые	1982	0,938 $\pm$ 0,002	72,96	1,513 $\pm$ 0,032	97,22
	1983	0,944 $\pm$ 0,001	81,00	1,810 $\pm$ 0,033	97,07
	1984	0,958 $\pm$ 0,001	73,20	1,836 $\pm$ 0,024	97,96
Все группы (кошение)	1982	0,981 $\pm$ 0,001	73,90	1,990 $\pm$ 0,016	98,37
	1983	0,981 $\pm$ 0,001	76,50	1,844 $\pm$ 0,020	97,03
	1984	0,984 $\pm$ 0,001	72,10	1,861 $\pm$ 0,013	89,41
Почвенные ловушки	1982	0,836 $\pm$ 0,005	85,68	2,433 $\pm$ 0,085	96,21
	1983	0,902 $\pm$ 0,002	86,25	2,059 $\pm$ 0,051	96,69
	1984	0,823 $\pm$ 0,003	82,53	2,301 $\pm$ 0,078	94,44

щества. На первый взгляд, относительно малые изменения значений параметров z и b по годам указывают на относительную стабильность видовой структуры сообщества. Однако стандартные отклонения этих параметров свидетельствуют, что не все значения z и b перекрываются, т.е. между выборками за отдельные годы существуют значимые

различия в видовой структуре. Поскольку значения параметров z и b зависят от общей численности N , то, например, резкое отличие значения параметра b в 1982 г. для группы жесткокрылых можно связать со значительно более высокой общей численностью N (в 3-4 раза).

Интересно отметить, что существенные колебания погоды в годы наблюдений не оказывали заметного влияния на характер кривых рангового распределения несмотря на сильные флуктуации численности многих видов фитофагов и хищных насекомых. Действительно, значения параметров z и b , полученные для 1982 г. (наиболее засушливого) практически не имели направленных отклонений от значений полученных в другие годы (табл. 3.4). В целом имеющийся материал не дает четкой картины взаимосвязи значений параметров с другими показателями, характеризующими состояние сообщества или среду обитания.

Есть, однако, одно общее обстоятельство, которое накладывает ограничение на применение этого типа моделей: во всех случаях число видов с обилием равным 1 (как для отдельных таксономических групп, так и для всей совокупности) превышает значения, предсказываемые той или иной моделью (рис. 3.22). Последнее побуждает к тому, чтобы рассмотреть отдельно роль редких видов в сообществе. В частности, представляет интерес выявить участие видов с разным обилием в "обороте" видов.

3.6.2. "Оборот" и "псевдооборот" видов

Одни виды, колонизируя островные местообитания, адаптируются к ним, репродуцируют и образуют устойчивые популяции, способные выживать длительное время. Другие постепенно вымирают в силу разных причин (см. предисловие). Процессы колонизации и вымирания в "островных" местообитаниях на материке обычно охватывают небольшое число видов. Примером подобного исследования может служить работа Л. Уарда [Ward, 1977], где рассматриваются процессы локального вымирания видов насекомых фитофагов можжевельника в геологическом масштабе времени на территории Англии. Проблемы в определении локального вымирания видов возникают в связи со сложностью выделения реально обосновавшихся видов (*resident species*), так как только эти виды могут рассматриваться в качестве кандидатов для локального вымирания [Strong, 1979]. Однако многие виды в островных местообитаниях не являются обосновавшимися или способ-

ными к размножению, но в большей степени "путешественниками" или "бродягами" (*tramp species*) без репродуктивного потенциала [Johnson, 1972; Lynch, Johnson, 1974; Simberloff, 1976a]. Их участие в динамике видов в островных местообитаниях - результат "псевдооборота" (*pseudoturnover*). Если их не дифференцировать от размножающихся или потенциально способных размножаться видов, то видовая структура сообществ будет в большей степени показывать относительную долю внешних или случайных видов, чем обосновавшихся. Для примера, более 76% "вымерших" за двухлетний период видов членистоногих на мангровых островах были явными "бродягами" [Simberloff, 1976a]. В другом исследовании [McCoy, 1977, цит. по: Strong, 1979] из 585 видов членистоногих, зарегистрированных на мелких островах на севере Флориды, 535 были классифицированы как "бродяги", причем 241 вид из них был отмечен только однажды.

В выборках насекомых, сделанных на полях монокультур, могут обнаруживаться виды, попавшие в несвойственные им местообитания с воздушными потоками. Кроме этого, многие насекомые развиваются на сорных растениях, видовой состав и обилие которых постоянно колеблется. Наконец, плохо адаптированные к себе фитофаги могут в разные годы и в разных местах образовывать неустойчивые субпопуляции. При анализе списков видов за отдельные вегетационные периоды к числу реально обосновавшихся нами были отнесены лишь виды, ежегодно репродуцирующие на себе. Несмотря на то что псевдооборот можно рассматривать как реальное явление, процедура выделения обосновавшихся видов достаточно условна: резкие колебания численности могут приводить к выпадению некоторых видов из выборок в отдельные сезоны. В этом смысле, надежность данных может быть увеличена за счет более продолжительных наблюдений и усреднения выборок [Preston, 1980].

Относительное число "исчезнувших" и "появившихся" в отдельные вегетационные периоды видов насекомых (в сравнении с предшествующими годами) представлено на рис. 3.23. Распределение их по октавам обилия неоднозначно: наиболее высокий процент в "псевдообороте" выпадает на виды с единичным обилием. Ежегодная относительная скорость общего "оборота" видов насекомых [рассчитана по: Diamond, 1969] варьировала в пределах 42,4-45,2%.

Таким образом, график распределения видов по обилию в полных выборках представляет собой глубоко вогнутые кривые с большим числом редких видов (рис. 3.24) и адекватно описывается гипербо-

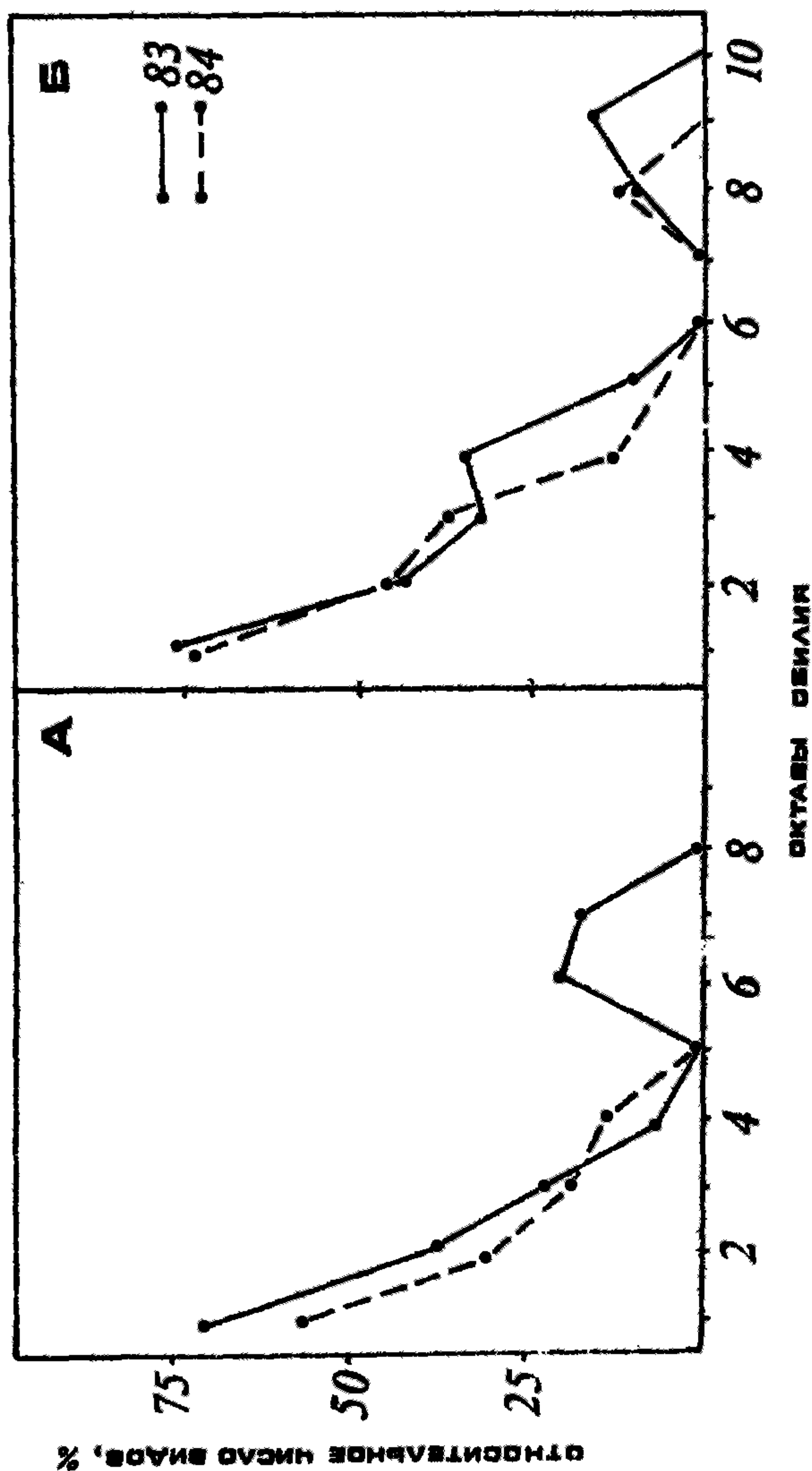


Рис. 3.23. Связь между числом видов, включенных в "псевдооборот", и их обилием. А - "исчезнувшие", Б - "появившиеся" виды. Октавы обилия - число особей, взятых с интервалом, образующим геометрическую прогрессию (1-2, 2-4, 4-8, 8-16 и т.д.).

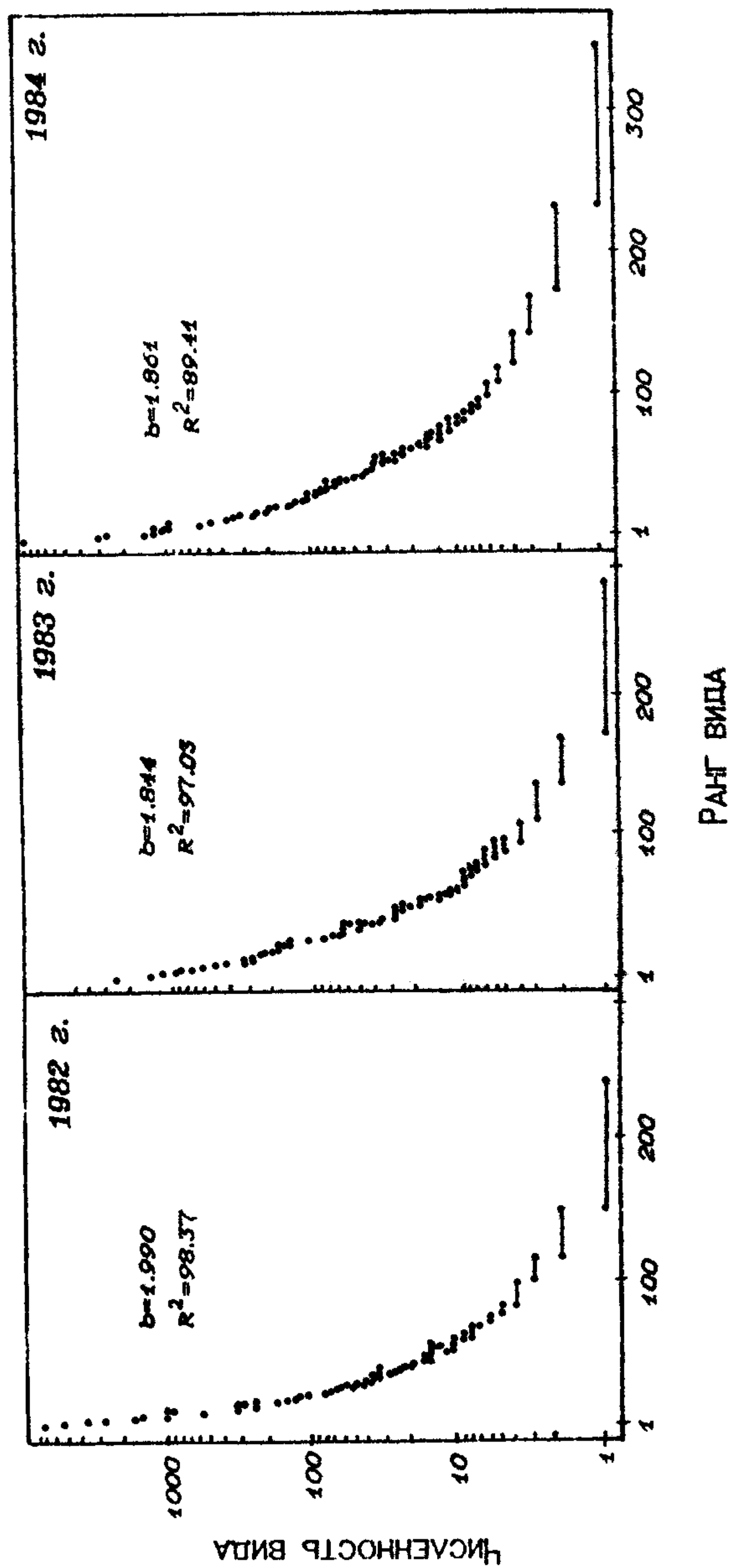


Рис. 3.24. Ранговое распределение по обилию видов насекомых монокультуры сои.
 b - параметр гиперболической модели, R^2 - доля объяснимой регрессии.

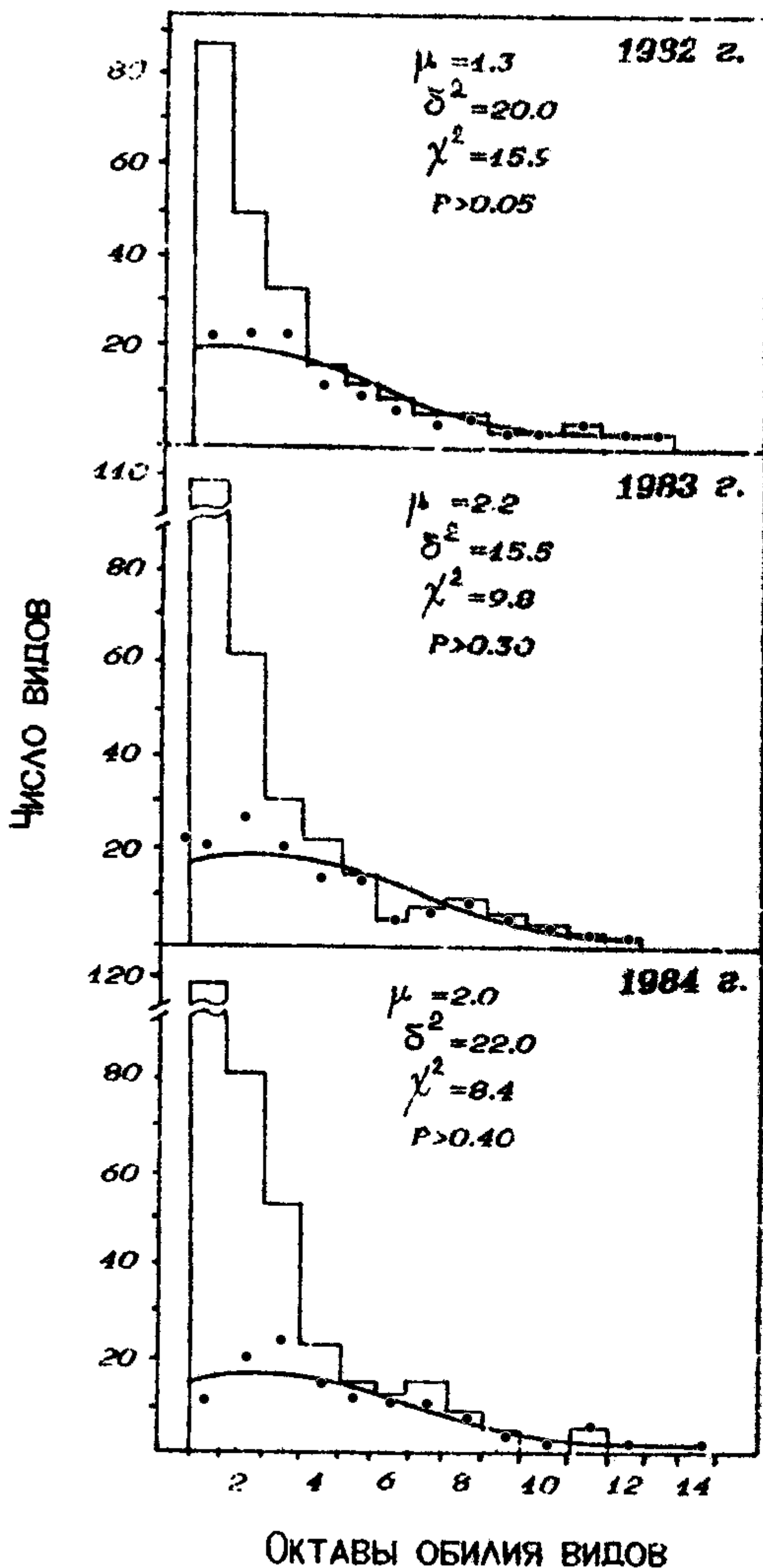
лической моделью распределения [Левич, 1980]. Характер распределения видов по обилию и, соответственно, видовая структура сообщества резко изменяются, если рассматривать только обосновавшиеся виды, выделенные с помощью вышеописанной процедуры. В этом случае распределение видов по обилию приобретает вид типичного логнормального усеченного распределения [Preston, 1948] (рис. 3.25). Из этого следует, что гиперболическое распределение по обилию полных наборов видов монокультуры сои отражает лишь слабую изоляцию местообитаний (полей сои) от множества случайных или плохо адаптированных мигрантов. Примечателен и факт стабильности характера распределений, несмотря на то что учеты проводились на полях в условиях ротации культур, а видовой состав насекомых существенно изменялся от года к году [Арефин и др., 1987].

Возникает вопрос о соотношении выявляемой видовой структуры сообщества насекомых монокультуры сои и его равновесности.

3.6.3. Является ли равновесным сообщество насекомых монокультуры сои?

Прежде чем ответить на этот вопрос, напомним о двух аспектах колонизации насекомыми (помимо сезонного), а именно: о колонизации растений в экологическом и эволюционном масштабе времени (см. гл. 1). Широкое введение некоторых видов культурных растений в новые регионы сопровождается и быстрым ростом числа видов фитофагов, адаптирующихся к ним. Фитофаги, включившиеся в процессы иммиграции и адаптации, имеют локальное происхождение и изначально обитают в данных регионах. Скорость колонизации снижается по мере насыщения видами, и в дальнейшем разнообразие видов возрастает (с низкой скоростью) как функция ареала и времени. Время остается важным фактором и в развитии адаптаций насекомых к растению-хозяину и местообитанию. По существу, любой список фитофагов, зарегистрированных на том или ином виде растений, представляет собой континуум видов, в разной степени адаптированных к данному ресурсу. Вполне естественно, что процессы адаптации и специализации ведут с течением времени к улучшению соответствия любого из видов насекомых с данным кормовым растением (см. гл. 2.2. 2.3), т.е. приводят к изменению относительного обилия видов во времени. То же самое относится и к видам следующего трофического уровня.

Таким образом, учитывая, что ареал и множественность питаемых



ресурсов. Вероятно, наиболее важные факторы в определении верхнего предела в числе видов [Lawton, Schröder, 1977; Strong, 1979; Strong, Levin, 1979; Capinera et al., 1984; и др.]. Можно считать, что сообщества насекомых на растениях представляют собой системы со множеством промежуточных равновесных состояний.

И далее, что означает соответствие кривых обилия для обосновавшихся видов (см. рис. 3.25) логнормальной модели? Во многих экспериментальных работах, где анализировалось влияние внешних воздействий на среду обитания и видовую структуру сообществ, соответствие обилия видов логнормальному распределению (ЛНМ) рассматривалось как "норма" для сообществ в ненарушенных место-

Рис. 3.25. Частотное распределение видов насекомых монокультуры сси по октавам обилия. Столбцы - все виды, точки - "обосновавшиеся" виды, μ , σ^2 - параметры логнормальной модели (сплошная линия). Октавы обилия, как на рис. 3.23.

обитаниях. Например, модель равновесного сообщества К. Угланда и Дж. Грэя [Ugland, Gray, 1982] допускает, что сообщества состоят из видов, в разной степени адаптированных к местообитаниям и различающихся по обилию. В равновесном состоянии распределение групп с разным обилием перекрывается, поэтому объединенные данные распределяются в соответствии с логнормальной кривой. Интенсивные разрушительные воздействия приводят к тому, что обилие многих видов меняется и общие кривые обилия уже не сводятся к единому логнормальному распределению. Подобные примеры можно найти и в ряде других работ [Patrick et al., 1954; Nagasawa, Nuorteva, 1974; Patrick, 1975; Preston, 1980; May, 1981; и др.]. Несмотря на всю условность выделения групп видов с разной степенью адаптации к местообитанию, это объяснение происхождения ЛНМ представляется более реалистичным, чем гипотезы, основанные на распределении какого-либо лимитирующего ресурса или гиперобъема ресурсов между видами (см. гл. 3.6.4). Действительно (см. гл. 2.2, 2.3) можно признать, что распределение видов насекомых по обилию в сообществе сои отражает, во многом, разную степень их адаптации к кормовому растению и местообитанию в целом. Например в США, где соя возделывается относительно недавно, нет специализированных фитофагов. В большинстве случаев фитофаги, обитающие на сое, всё еще предпочитают для откладки яиц другие бобовые или растения дикой флоры [Kogan, 1981].

В целом полученные нами данные можно интерпретировать следующим образом. За несколько десятилетий с начала последовательного и значительного расширения посевов сои в Приморье были исчерпаны наиболее пластичные виды, способные переключаться на новый ресурс. В результате сформировалось сообщество, достигшее некоторого квазиравновесного состояния.

3.6.4. Некоторые взгляды на механизмы, определяющие неравномерность относительного обилия видов

Наиболее дискуссионная область в изучении видовой структуры сообществ стремление теоретически осмыслить механизмы, определяющие характерные формы видовой обилия. Пример главного постулата здесь - гипотеза о том, что сообщества имеют "структуру", которая каким-то образом независима от видов, составляющих сообщества [Pielou, 1975]. В основе этой гипотезы чаще всего лежат представ-

ления о доминирующей роли межвидовой конкуренции и ограниченности ресурсов, распределяемых между видами - членами одного сообщества. Можно ограничиться лишь простым перечислением таких моделей, как "перехват ниш" [Whittaker, 1965; May, 1975], "разломанного стержня" [MacArthur, 1957], "распределения ресурсов" [Pielou, 1975], "минимальной структуры сообществ" [Sugihara, 1980], широко цитируемых в экологической литературе [Whittaker, 1972; May, 1975, 1981; Уиттекер, 1980; Левич, 1980; Песенко, 1982; Одум, 1986; Джиллер, 1988; и др.]. Однако на протяжении последних 10-15 лет появилось множество фактов, противоречащих традиционным представлениям. Было показано, в частности, что напряженность межвидовой конкуренции имеет, по крайней мере, разную величину в разных средах и сообществах [Schoener, 1983; Connell, 1983; Strong, 1983; и др.]. Во многих случаях перекрывание пространства ниш сосуществующих видов было более высоким, чем это можно объяснить, исходя из принципа конкурентного исключения [Neck, Kenneth, 1980; den Boer, 1980, 1985; Ghilarov, 1984; Jermy, 1985; и др.]. В то же время форма ниш часто подвержена сильному влиянию хищников [Jeffries, Lawton, 1984]. Приведены доказательства того, что для различных групп животных, в частности для исключительного большинства насекомых фитофагов, трофические ресурсы не являются лимитирующим фактором [Lawton, Strong, 1981; Strong, 1983; Jermy, 1984; 1985].

Что касается непосредственно моделей и гипотез видового обилия, основанных на распределении ресурсов между видами, то они уязвимы для критики по следующим причинам:

1. Все указанные выше модели либо подразумевают раз и навсегда определенные пределы обилия одного вида и его место в ряду других видов от наименее до наиболее обильного, либо это положение вообще игнорируется. В частности, модели "распределения ресурсов" и "минимальной структуры сообщества", ведущие к ЛНМ, не допускают перемещения видов из одной октавы в другую. Между тем в эмпирических распределениях из реальных сообществ обилие видов постоянно колеблется и ежегодно многие виды насекомых, входящие, например, в модальную октаву, замещаются другими [Арефин, Холин, 1988, 1991].

2. Если исключить методический аспект, то при рассмотрении выбор к из разных сред и сообществ, мы будем иметь непрерывно меняющийся спектр самых разнообразных кривых, в которых последова-

тельно изменяется число редких видов и обилие массовых. Однако каждая новая модель давала объяснение частным, весьма специфическим случаям, не объясняя ни переходных форм, ни всей совокупности в целом.

3. Для всех моделей, объясняющих происхождение распределений, характерна одна общая черта - совершенно игнорируется степень изоляции местообитаний от притока извне новых видов и особей. В лучшем случае ЛНМ рассматривается (часто интуитивно) как инструмент для описания обилия видов в относительно независимых сообществах и ассамблеях видов [Preston, 1948, 1962; Песенко, 1982; Hughes, 1986].

4. Наконец существует и альтернатива: неравномерность обилия видов может быть отражением разной их толерантности к колебаниям среды в пятнистых местообитаниях [Preston, 1962; Ugland, Gray, 1982; Strong, 1983; Price, 1984; Brown, 1984; Underwood, 1986; и др.].

Между тем представления о неравномерности обилия видов, основанные на распределении лимитирующих ресурсов, оказались устойчивыми и приобрели некий статус универсальности. Ниже мы попытаемся показать, что разные по характеру кривые относительного обилия видов отражают динамические процессы, происходящие в сообществах с течением времени, под воздействием общего пула видов, потенциальных колонистов и в зависимости от изоляции местообитаний.

3.6.5. Почему многие выборки не имеют модальной октавы?

Этот вопрос закономерно возник при анализе собственных данных по обилию насекомых на монокультурах [Арефин, Холин, 1988, 1991], а также при знакомстве с некоторыми работами [например: Левич, 1980]. Р. Хьюз [Hughes, 1986: 882] проанализировал более 220 выборок из разных сред и сообществ и, обнаружив признаки моды только в 28% выборок, пришел к выводу, что ЛНМ "...наиболее вероятно при описании выборок из мелких или развивающихся сообществ...". Это утверждение противоречит распространенным представлениям о том, что ЛНМ свойственно для случайных выборок из экологических или таксономических ассамблей, содержащих, по крайней мере, несколько сот видов [Preston, 1948: 283], а также для выборок, которые объединяют виды из ряда сред и сообществ [Whittaker, 1975: 93], или применимо для видов, принадлежащих к достаточно биологически од-

нородному таксону в большом изолированном регионе [Песенко, 1932: 78-79].

Пользуясь этой терминологией, мы не можем с уверенностью отнести, например, сообщество насекомых на сое к "большому" или "мелкому"; рассматривать его как "экологическую или таксономическую ассамблею" или считать "достаточно биологически однородным таксоном" фитофагов сои (тли, цикады, клопы, жесткокрылые). Эта неуверенность вызвана, прежде всего, расплывчатостью таких терминов, как "сообщество", "ассамблея", бытующих в экологической литературе. Критика в адрес терминологии уже высказывалась в ряде работ [Ravera, 1984; Underwood, 1986; Hughes, 1986; и др.]. Однако указанные противоречия отражают и различные направления усилий исследователей.

Мы полагаем, что можно выделить два подхода, сложившихся при изучении относительного обилия видов. Первый из них акцентирует внимание на том, являются ли виды, попавшие в выборки, членами одного или нескольких сообществ. Теоретически допускается, что любое население (или "изолят") имеет тенденцию давать симметричную кривую распределения и достаточно близкую аппроксимацию к полному ЛНМ [Preston, 1943; 1962a, b]. Выборки, взятые из такого населения, будут иметь вид либо "обезглавленного", либо "усеченного" ЛНМ. Этот подход нашел отражение и в работе Ю. А. Песенко [1982], который рассматривает методы анализа фаун на основе богатства "коллекций" (выборок). Характерные примеры - анализ видового обилия различных таксономических ассамблей (диатомовые водоросли, бабочки, жуки, птицы и т. д.) безотносительно к тому, являются ли они членами какого-либо специфического сообщества. Оценка параметров ЛНМ в контексте "таксономических ассамблей" часто используется для определения общего числа видов фауны в том или ином регионе.

Второй подход характеризуется учетом приуроченности видов к определенным часто специфическим местообитаниям (т. е. рассматривает выборки как часть достаточно высоко организованных сообществ). Он хорошо выражен О. Равера [Ravera, 1984: 151]: "...сообщества следует рассматривать в большей степени как систему фактически взаимодействующих видов, чем как единицу, объединяющую все виды, обитающих в одной физической среде и догматически связанные по трофическим взаимодействиям". Интерпретация параметров ЛНМ при этом подходе связана с определением того, насколько "равновесно"

сообщество.

Особый интерес вызывает роль редких видов в выборках, дающих начальный пик распределения, т.к. их присутствие при одном и другом подходах будет иметь разный экологический смысл. В первом случае, как мы полагаем, наиболее удовлетворительное объяснение для них дает Дж. Браун [Brown, 1984: 274]: "...многие локально редкие виды представляют собой "хвосты" пространственного распределения видов, которые более обычны в других регионах". Если же мы анализируем относительное обилие видов в контексте "сообществ", то их присутствие следует рассматривать скорее как артефакт, свидетельствующий лишь о никакой изоляции местобитаний от множества случайных или плохо адаптированных видов. Смещение таких подходов при интерпретации результатов обычное явление. Примером могут служить выводы Р. Хьюза [Hughes, 1986] о применимости ЛНМ, противоречащие обычным представлениям (см. выше).

Следует подчеркнуть, что в одних ситуациях специфические "островные" местообитания и сообщества выделить легко, рассматривая, например, растения как "острова" для насекомых фитофагов. В других - значительно сложнее. Нужно признать справедливость замечания А. П. Левича [1980: 213]: "Существуют ли "полные" сообщества меньшие, чем сообщество всего водоема (например Белого моря), вопрос пока чисто умозрительный".

Изоляция местообитаний. Монокультуры имеют много общих черт с естественными островными местообитаниями, но, в отличие от последних, непосредственно примыкают к источникам колонизации и открыты для притока множества случайных мигрантов. Кроме того, виды, входящие в состав сообществ монокультур, используют более чем один ресурс. Эти обстоятельства в значительной мере усложняют выделение той части видов, которая непосредственно или опосредованно связана с данным типом местообитания, т.е. видов, реально входящих в состав сообщества. В этой ситуации возможен подход с использованием методов островной биогеографии: анализ фауны на отрезке времени и выделение обосновавшихся видов. Полученные данные позволяют говорить о том, что наблюдаемая при таком анализе видовая структура сообществ (гл. 3.6.2) резко отличается от таковой, выявляемой по исходным данным. По-видимому, подобный подход целесообразен для сравнительного анализа видовой структуры сообществ организмов, занимающих "островные" местообитания (например, в разных регионах) и представляющих сотни видов, реально использую-

фических связей которых практически невозможен. В противном случае кривые относительного обилия будут иметь максимум в области видов с "единичным" обилием и будут отражать не более, чем степень изоляции местообитания от присутствия того или иного числа плохо адаптированных и попросту случайных видов. Это положение подтверждается и наблюдениями Р. Хьюза [Hughes, 1986], который обнаружил признаки модальной октавы в распределении видов по обилию даже в пионерских и изолированных сообществах морских беспозвоночных с ограниченной иммиграцией видов.

Сезонный аспект. Трудно ожидать, что разные (даже очень большие по объему) выборки из сообществ многих, короткоживущих, организмов позволят выявить модальную октаву в распределении видов по обилию. Однолетние растения предполагают наличие множества функционально различающихся трофических нив, число которых изменяется в процессе вегетации от появления всходов и до созревания семян и плодов. Рост числа видов, их обилия на отдельных видах растений происходит синхронно с увеличением структурной сложности растений, изменением микроклимата. При этом одни виды последовательно замещаются другими, в результате чего общее видовое богатство намного выше, чем в любой отдельный отрезок времени (гл. 3.5). По этой причине разовые выборки не отражают общего богатства видов и их реального обилия. Многие доминантные виды в таких выборках будут иметь статус редких попросту потому, что они еще не начали репродуцировать.

Реальная видовая структура в сезонных сообществах насекомых (так же, как и других короткоживущих организмов) может быть выявлена только на основе объединения серии выборок, взятых в течение всего периода вегетации растений. Поэтому попытки отвергнуть лог-нормальную модель на основе анализа разовых выборок необоснованы [см. например: Hughes, 1986].

Пространственный аспект. Часто распределение видов по обилию видов из мелких выборок имеет начальный пик в области редких видов [Preston, 1948, 1962a, b; Pielou, 1975]. Обычный аргумент сторонников "ресурсных" гипотез заключается в том, что в выборках, описывающих отдельные части сообществ (а также сообществ на ранних стадиях сукцессии или обитающих в суровой среде), доминирующее значение имеет какой-то один фактор, а пространство нив разделено по иерархическому принципу и поэтому следует ожидать логарифмическое или геометрическое распределение [Уиттекер, 1980;

Джиллер, 1988; и др.]. Хорошо известно, однако, что любые местообитания отличаются определенной пятнистостью. Популяции одних видов могут быть сильно агрегированными в отдельных пятнах, с наиболее благоприятными условиями среды, тогда как другие, более пластичные, будут распределены равномернее. Ясно, что мелкие выборки будут приводить к недооценке обилия агрегированных видов, которые будут давать начальный пик распределения. Практика объединения серий выборок, взятых в ненарушенных местообитаниях, часто приводит к ЛНМ [Preston, 1948, 1962a,b, 1980; Routledge, 1980; Уиттекер, 1980; Ugland, Gray, 1982].

Нарушения. Есть достаточно много хороших примеров, подтверждающих тот факт, что соответствие обилия видов ЛНМ можно рассматривать как "норму" или выражение равновесного состояния для сообществ в ненарушенных местообитаниях. Там, где местообитания и сообщества подвергаются интенсивным разрушительным воздействиям, обилие многих видов меняется и распределение не сводится к единой логнормальной кривой [Patrick et al., 1954; Nagasawa, Nuorteva, 1974; May, 1975; Preston, 1980; Ugland, Gray, 1982]. Кривые относительного обилия видов в зависимости от степени загрязнения среды, а также в сукцессионных сообществах, могут приобретать различные формы с начальным пиком в области редких видов.

Подводя итог обсуждению, можно сказать, что гипотезы, объясняющие происхождение тех или иных распределений видового обилия, построенные на разделении ресурсов между видами [MacArthur, 1957; May, 1975; Pielou, 1975; Sugihara, 1980; Уиттекер, 1980; и др.] или основанные только на популяционной динамике видов (например, динамическая модель - Hughes, 1984), широко используются в области математической экологии. Однако зачастую хорошее соответствие эмпирических данных моделям еще не означает экологического реализма последних. Они неудовлетворительны во многом уже потому, что в реальных сообществах (например, насекомых монокультур) видовое обилие может определяться и разделением ресурсов между видами (например, сосососущие формы - тли, цикады, полужесткокрылые), и реакцией популяций на внешние воздействия. Относительное обилие видов, кроме того, определяется наличием множества других ресурсов (источники дополнительного питания, убежища и т.д.), степенью адаптации видов к кормовому растению и местообитанию, а среди высокоадаптированных видов - и различиями в энергетических потребностях.

Иногда попытки объяснить происхождение кривых относительного обилия видов, например на основе моделей популяционной динамики [Hughes, 1986], были предприняты вопреки таким важным положениям теории островной биогеографии, как степень изоляции островных местообитаний, "оборот" и "псевдооборот" видов. Можно утверждать, что многие примеры видового обилия (более 220 выборок) из равных сред и сообществ, описанные Р. Хьюзом [Hughes, 1986] с помощью так называемой динамической модели (ранговые, глубоко вогнутые кривые с большим числом редких видов), отражают попросту никакую степень изоляции местообитаний и присутствие большого числа случайных и плохо адаптированных видов. В целом же причины проявления кривых относительного обилия, имеющих пик в области редких видов, определяются разнообразными факторами, которые можно в целом охарактеризовать как "методические", зависящие от изоляции местообитаний и связанные с нарушениями среды обитания. Последние обстоятельства, однако, по нашему мнению, не снижают прикладной значимости ранговых моделей видовой структуры. Относительно высокая стабильность параметров моделей, характеризующих внешний облик видовой структуры сообщества или отдельных таксономических ассамблей, дает возможность использования их в качестве индикаторов при анализе интенсивных внешних воздействий на агроэкосистемы (расширение площадей под монокультурами, широкое внедрение новых сортов и агротехники, длительное использование пестицидов и т. д.).

3.6.6. Динамика относительного обилия видов

Рост богатства насекомых фитофагов на растениях во времени, процессы специализации отдельных видов фитофагов к определенным видам кормовых растений, протекающие с разной скоростью (см. гл. 1.2, 2.3), свидетельствуют о том, что видовая структура сообществ в целом также подвержена непрерывным динамическим изменениям.

Рассмотрим, как могут меняться кривые относительного обилия видов под воздействием переменных, которым придается наибольшее значение в теории островной биогеографии [MacArthur, 1972], а именно: времени, изоляции местообитаний и общего пула видов потенциальных колонистов.

Широкое введение какой-либо культуры в новые регионы (см. гл. 1.1, 1.2) часто ведет к асимптотическому росту числа видов насе-

комых фитофагов, колонизирующих это растение. Вероятно, что преобладание плохо адаптированных видов в составе сообществ будет давать начальный пик распределения относительного обилия. Увеличение привязанности к данному кормовому растению и оптимизация жизненных показателей на уровне отдельных видов будет изменять и характер видовой структуры сообществ. Можно ожидать, что на протяжении нескольких десятилетий в сообществе сформируется группа достаточно высоко адаптированных видов, которые будут давать модальную октаву распределения (см. рис. 3.25). Непрерывные процессы специализации видов будут, вероятно, приводить к тому, что распределение относительного обилия будет становиться все более симметричным и высота модальной октавы будет возрастать, подобно "перегруженным" распределениям, обнаруженным Ф. Престоном [Preston, 1980] (рис. 3.26a). Естественно, что временные масштабы, отражающие эти процессы будут различными (см. гл. 1.2). Отсюда можно предположить, что кривые относительного обилия видов в сообществах насекомых, например на сое, будут более симметричными в регионах с древней историей возделывания этой культуры (Индия), чем в странах с недавней историей (США).

Изоляция местообитаний может быть выражена как степень таксономической близости (или удаленности) растений интродуцентов к видам нативной флоры (см. гл. 1.4). Если исходить из представлений, развитых Т. Саутвудом и К. Кеннеди [Southwood, Kennedy, 1983], то таксономически изолированные виды растений будут иметь меньшее число видов фитофагов с высокой степенью преадаптации и, естественно, меньшее равновесное число видов. Можно полагать, что высота модальной октавы в распределении относительного обилия видов будет снижаться по мере увеличения таксономической изоляции растений интродуцентов (при всех прочих равных условиях) (рис. 3.26b). Еще одним важным фактором, влияющим на форму кривых относительного обилия видов, будет и изоляция местообитаний от притока извне случайных видов или "бродяг". В этом случае изоляция местообитаний может быть выражена через относительную скорость псевдооборота видов (см. гл. 3.6.2, 3.6.4). Кривые относительного обилия видов в местообитаниях с высокой скоростью псевдооборота видов более высокий пик в области редких видов (рис. 3.26b). Однако распределения обосновавшихся видов в местообитаниях с различной скоростью псевдооборота видов могут быть сравнительно сходными. Естественно, что относительная скорость псевдооборота

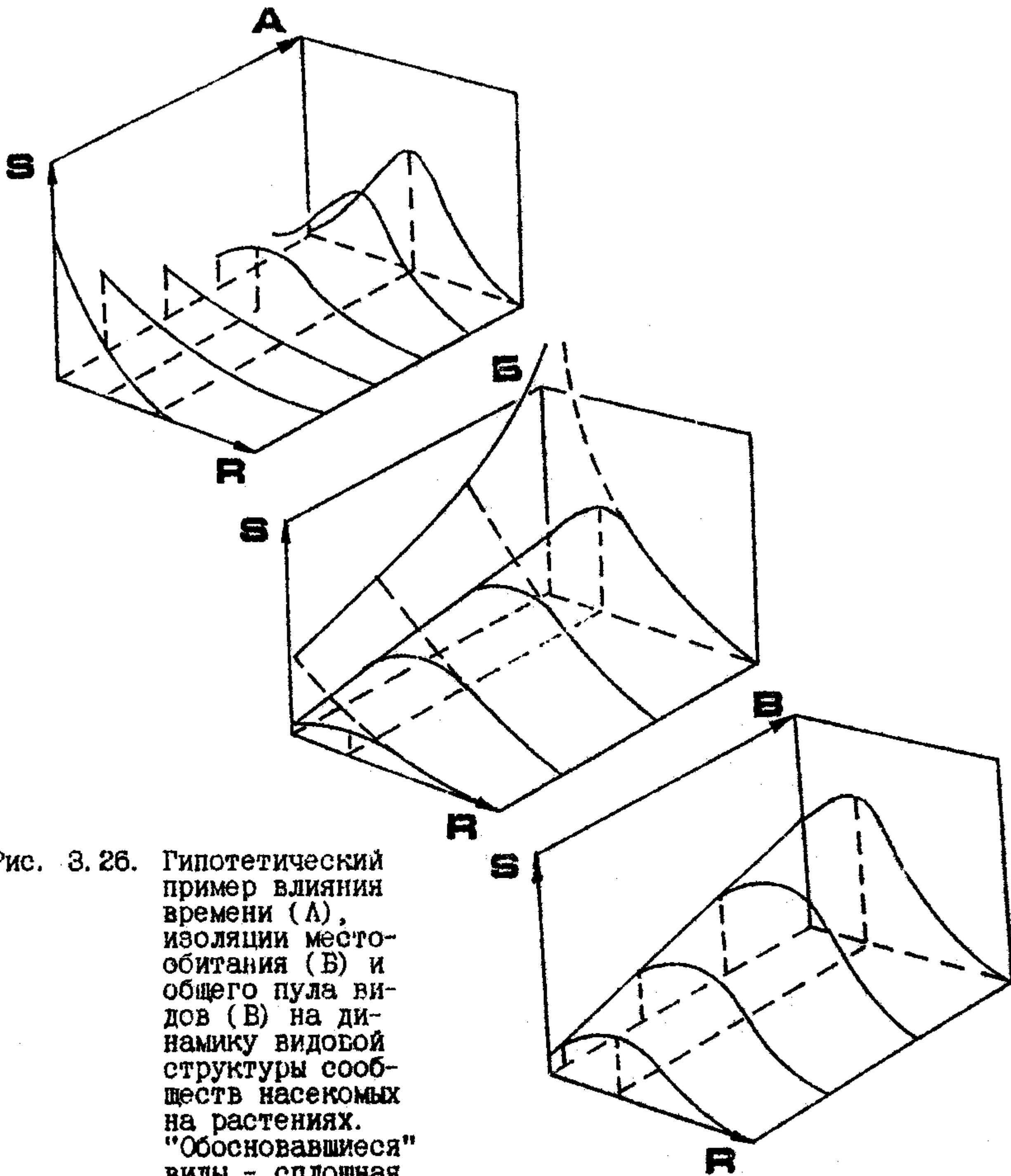


Рис. 3. 26. Гипотетический пример влияния времени (А), изоляции местообитания (Б) и общего пула видов (В) на динамику видовой структуры сообществ насекомых на растениях. "Обосновавшиеся" виды - сплошная линия, включенные в "псевдооборот" - пунктирная, S - число видов, R - октавы обилия.

видов будет зависеть и от масштаба исследований (локальный или региональный): увеличение числа выборок будет приводить к появлению в них новых видов с низким обилием.

Наконец, можно предположить, что в разных регионах с увеличивающимся богатством фауны, будет возрастать число видов фитофагов с высокой степенью преадаптации к данному виду растения. В этом случае одни и те же виды растений в регионах с различающимся богатством фауны насекомых будут иметь и разное равновесное число видов фитофагов (и различную высоту модальной октавы в распределении относительного обилия) (рис. 3.26в).

Если указанные переменные рассматривать в виде системы координат, то легко представить, что в любой из точек распределение относительного обилия видов будут давать совершенно разные по характеру кривые - от глубоко вогнутых с максимумом в области редких видов до симметричного логнормального распределения с разной высотой модальной октавы.

Форма кривых относительного обилия видов - отсутствие или наличие моды (ее высота и положение) - может отражать неравновесное или различные состояния квазиравновесия сообществ. В этом смысле параметры логнормальной модели могут служить одной из важных экологических характеристик сообществ и свидетельствовать о динамических процессах, происходящих в них.

Мы считаем, что подобный подход при анализе относительного обилия видов применим, по-видимому, не только для "островов" монокультур, но и для сообществ других организмов, населяющих островные местообитания. Мы утверждаем также, что неравномерность относительного обилия видов в сообществах имеет равную причинность и не может рассматриваться однозначно лишь как следствие распределения лимитирующих ресурсов между видами.

Глава 4. Тли и афидофаги

4.1. Тли

Тли, входящие в состав сообщества монокультуры сои и представленные всего несколькими видами, отличаются наибольшим обилием среди всех насекомых фитофагов. В списке тлей, повреждающих сою на Дальнем Востоке, были указаны *Aulacorthum pelargoni* Kalt., *Aphis gossypii* Glov. [Мищенко, 1957]. Однако проведенная позднее ревизия видов [Дьяконов, 1973] показала, что афидофауна сои представлена преимущественно картофельной *A. solani* Kalt. и соевой *A. glycines* Mats. Эти тли относятся к числу наиболее массовых и вредоносных видов и в Китае, Корее, Японии [Kogan, Turnipseed, 1987]. В Приморье *A. gossypii* и *Myzodes persicae* Sulz. отмечены как спорадически встречающиеся на сое [Дьяконов, 1973]. Несмотря на то что для *M. persicae* соя не является благоприятным кормовым объектом, крылатые девственницы способны переносить вирус мозаики сои при пробном питании [Дьяконов, Голаюда, 1971].

По характеру взаимоотношений с кормовыми растениями оба вида, заселяющие посевы сои, существенно отличаются друг от друга. *A. glycines* - стенофаг. Кроме культурной и дикой сои в рационе этой тли зарегистрирован лишь один хвойник - *Achyranthes japonica*. Кормовые растения, на которых происходит зимовка, неизвестны. В списке кормовых растений *A. solani* свыше 30 видов кормовых растений [Niguchi, Miyazaki, 1969]. Следствием питания тли *A. solani*, даже при низкой плотности, является образование некротических пятен на листьях сои. Характерные признаки повреждения другим видом *A. glycines* - скручивание и гофрированность листьев (при высокой плотности). Помимо прямого ущерба, наносимого растениям при питании, тли являются еще переносчиками вирусной инфекции.

Отбор проб для оценки численности тлей осуществляли ежегодно на трех полях сои. На каждом поле через равные промежутки от края до центра отмечали 5 точек учета. Расстояние между точками учета варьировало в зависимости от размеров полей. Посевы регулярно

осматривались с момента появления всходов для обнаружения первых колоний тлей. Учеты после обнаружения первых колоний тлей в 1981 г. проводили один раз в неделю, в 1982-1985 гг. - два раза. В качестве единицы учета служил 1 м ряда растений. В каждой учетной точке брали от 3 до 5 учетных единиц с 1-метровыми интервалами. При низкой плотности тлей на каждом метровом отрезке проводили сплошной осмотр растений, число обнаруженных колоний и особей тлей в них подсчитывалось непосредственно на месте. В период массового размножения тлей число учетных растений на каждом учетном отрезке сокращалось до 5-10. Учет имаго и личинок афидофагов осуществляли двумя способами - непосредственно при определении численности тлей на растениях и кошением с помощью энтомологического сачка.

4.1.1. Сезонные колебания численности

Сезонный популяционный цикл тлей складывается из нескольких фаз: появления (миграции из мест зимовок, лет, колонизация растений), роста и падения численности, выживания в течение неблагоприятных периодов [Smith, 1966].

Рост и падение численности тлей, взаимосвязь их в этот период с растением-хозяином, имеющим относительно короткий период вегетации, и комплексом энтомофагов - наиболее важные моменты в популяционном цикле, с точки зрения прогноза численности и размера ожидаемого ущерба.

Движение численности популяций *A. solani* и *A. glycines* в 1981-1985 гг. представлено на рис. 4.1.

1981 г. Первые колонии *A. solani* зарегистрированы в начале первой декады июля. На растениях сои в этот момент полностью сформировались одно-двух сложных листа. Нарастание численности *A. solani* началось во второй декаде июля, плотность тлей на 1 растение достигала максимума в конце июля-начале августа. Период интенсивного роста численности (третья декада июля) характеризовался сухой погодой, в то же время средняя температура понизилась в сравнении со второй декадой июля². Рост популяции картофельной тли сопровождался и увеличением в колониях доли крылатых особей, ко-

² - здесь и далее характеристики погоды даны по Агрометеорологическим бюллетеням по Приморскому краю Приморского Гидрометцентра.

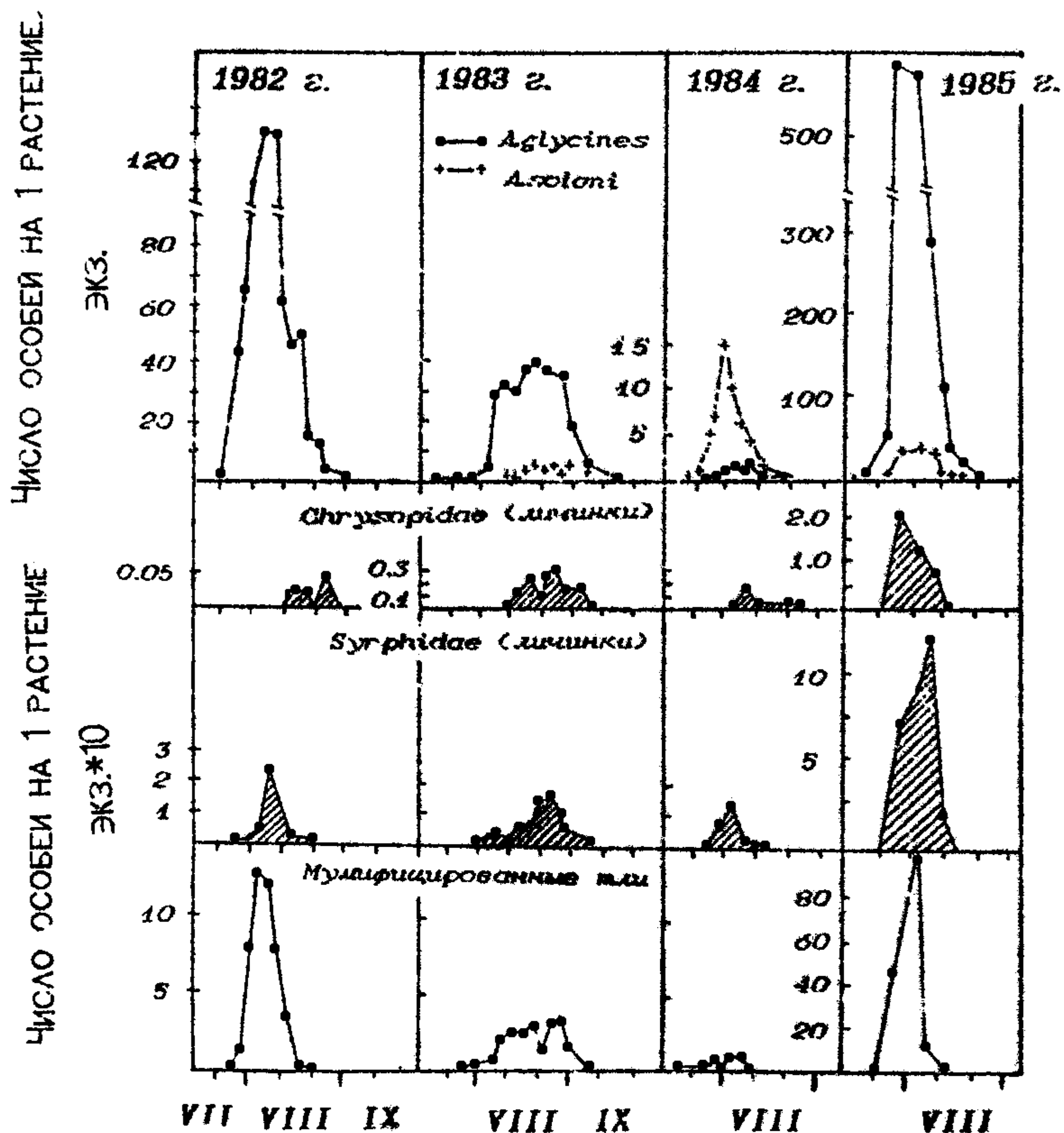


Рис. 4.1а. Сезонная динамика тлей и доминирующих видов кокцине-
лид (А), тлей и элатогазок, сирфид и паразитических
наездников - афидиид (Б) в 1982-1985 гг.

которые колонизировали не заселенные тлями растения. Плотность осо-
бий картофельной тли существенно различалась на трех учетных по-
лях (в период максимума) и составляла 34,2, 53,0 и 28,1 на 1
растение. В течение августа численность последовательно снижалась
и к концу месяца достигла практически исходного уровня. Падение
численности крылатых особей происходило в соответствии с общим
снижением численности и уже в середине второй декады августа ок-

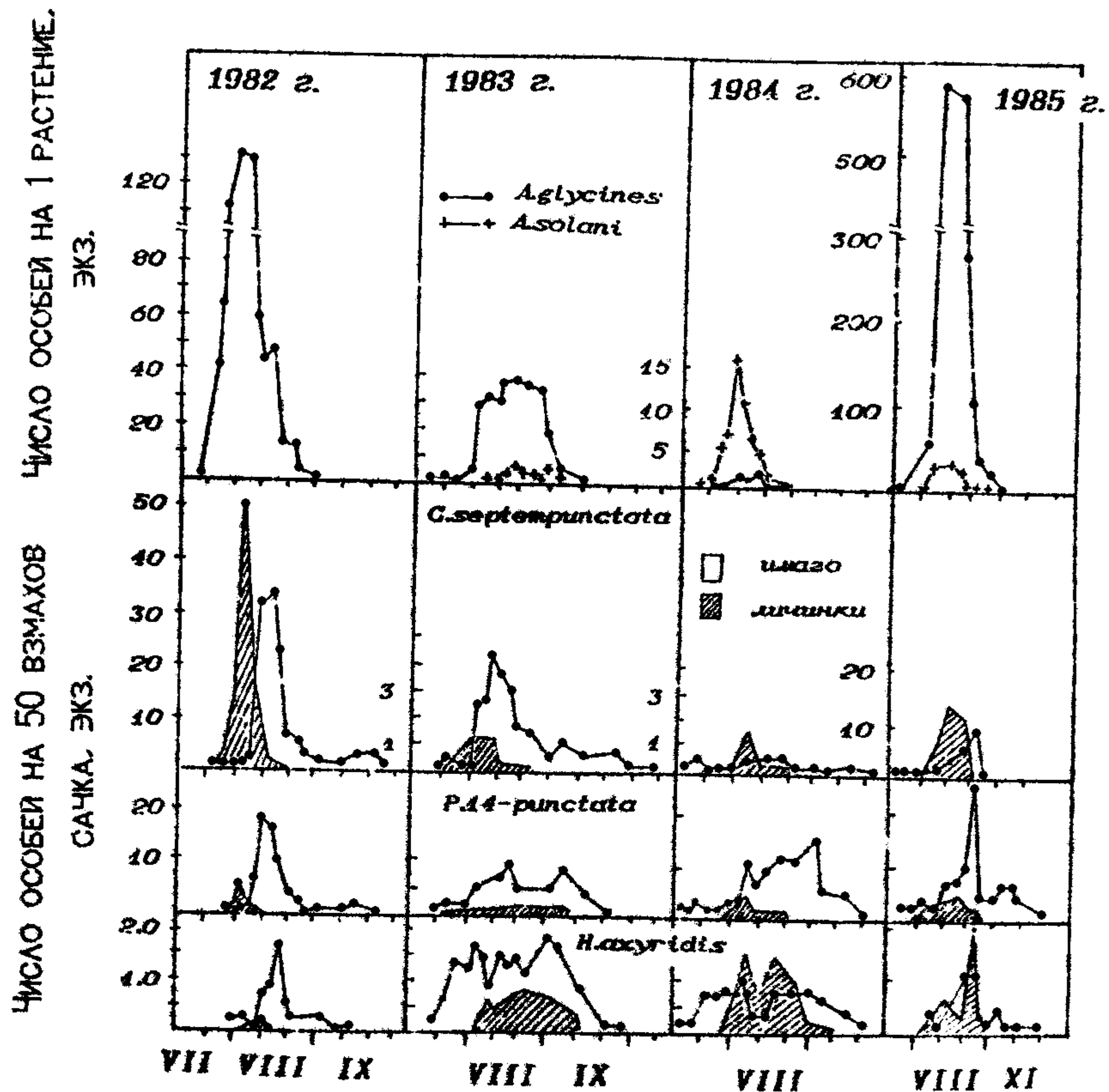


Рис. 4.16. Продолжение.

рыленные особи встречались в колониях тлей единично.

Первые колонии *A. glycines* в точках учета были обнаружены в начале третьей декады июля. Вообще же единичные колонии этой тли отмечались и ранее (первая половина июля). Фазы роста и падения численности *A. glycines* (см. рис. 4.1) были смещены во времени на две-три недели по отношению к *A. solani*. Неблагоприятная погода в первой половине августа (сильные дожди с градом и одновременное понижение температуры) способствовала падению численности *A. solani* и прекращению роста численности *A. glycines*. Максимум

численности *A. glaucines* пришелся на середину августа (т. е. приблизительно на 15 дней позднее, чем у *A. solani*). Плотность особей на 1 растение в этот период составила 33,6, 44,0 и 29,3 (соответственно для полей 1-3).

1972 г. Для весны и начала лета была характерна необычно теплая погода. Длительные периоды без осадков в июне в сочетании с высокой температурой вызвали сильное иссушение почвы. Сезон отличался от предшествующего практически полным отсутствием на полях в течение всего вегетационного периода соевых колоний тли *A. solani*. Единичные колонии *A. glaucines*, основанные самками расселительницами, были отмечены впервые в начале июля. Колонии концентрировались преимущественно в точках роста и на распускавшихся листьях растений. Доля заселенных растений в это время была крайне низкой (0,63%). Резкий рост популяций (см. рис. 4.1) сопровождался массовым появлением крылатых особей, численность которых достигла максимума в середине третьей декады июля. Дальнейшее интенсивное увеличение плотности *A. glaucines* происходило на фоне снижения числа крылатых самок. Максимум численности *A. glaucines* пришелся на первую декаду августа, когда высокая температура воздуха (24,8 °C в среднем за декаду) сочеталась с почти полным отсутствием осадков. Средняя плотность тлей на 1 растение в момент пика численности (1-я декада августа) составила 239,6, 107,9 и 45,1 (для полей 1-3, соответственно). В отдельных точках учета она достигала 573 особи на 1 растение. Резкое падение численности *A. glaucines* началось с середины первой декады августа.

1983 г. Погода в мае была холоднее обычной, лето наступило также позднее обычного и было прохладным и дождливым. Например, устойчивый переход температуры выше 15 повсеместно произошел на две-четыре недели позднее многолетних сроков. Колонии *A. glaucines*, основанные самками расселительницами, отмечены в начале второй декады июля. Максимум численности тлей на полях отмечен в период с 18 по 27 августа - 48,2 и 33,4 (поля 1 и 2, соответственно) особей на 1 растение. Численность *A. solani* была незначительной, вид встречался спорадически на отдельных участках полей.

1984 г. Несмотря на позднюю весну, в мае установилась высокая дневная температура; наблюдался дефицит осадков, переход температуры выше 15 произошел на 15-20 дней раньше обычного. Численность *A. glaucines* была наиболее низкой за весь период наблюдений (не более 2 особей на 1 растение в период максимума). В то же время

наблюдалось значительное увеличение численности *A. solani* в сравнении с предшествующим годом средняя плотность особей в период максимума достигла 15,4 особей на 1 растение.

1985 г. В мае температура воздуха была довольно высокой, наблюдалось минимальное количество осадков. Первые две декады июня также характеризовались засушливой погодой, осадков в течение месяца выпало менее половины нормы. Первые колонии тлей *A. glycines* наблюдались на посевах сои уже во второй половине июня - это наиболее ранние сроки заселения посевов тлями за все годы наблюдений. В середине первой декады июля доля заселенных *A. glycines* растений сои составила уже 28,3%. Последовательное увеличение численности тлей и доли заселенных растений продолжалось до конца второй декады июля. При этом, так же как и в 1982 г., на отдельных группах растений наблюдались крупные плотные колонии в точках роста и на распускающихся листьях. Интенсивная вспышка численности (см. рис. 4.1) произошла в третьей декаде июля, когда средняя плотность особей на 1 растение возросла за 5 дней от 51,2 до 585,2 особей, что так же, как и в 1982 г., сопровождалось значительным увеличением числа крылатых особей. Плотность тлей в отдельных точках учета достигала свыше 1,5 тыс. особей на 1 растение. Особенно сильно повреждались растения в изреженных посевах. Характерные признаки сильного повреждения - отставание в росте, скручивание и неправильная форма листьев. Параллельно возрастала и численность *A. solani*, плотность особей которой в период максимума составляла 32,6 особей на растение (см. рис. 4.1).

4.1.2. Общие особенности колонизации посевов сои и роста численности

Можно выделить три этапа, составляющих период роста популяции *A. glycines* и *A. solani* на полях сои. 1) Колонизация полей крылатыми девственницами (этот этап характеризуется наличием изолированных "первичных" колоний, основанных мигрантами на отдельных растениях, при очень низком общем проценте зараженных растений); 2) расселение особей из "первичных" колоний на соседние растения путем миграции бескрылых особей и незначительного количества крылатых форм (т.е. образование небольших по площади очагов расселения); 3) массовое появление крылатых форм, заселяющих все свобод-

ные растения и образующих новые колонии.

Последний этап является наиболее существенным в фазе нарастания численности тлей. Рост плотности особей в колониях и увеличение числа крылатых форм наблюдалось у *A. solani* (1981 г.) и у *A. glycines* (1982, 1985 гг.). Изолированные компактные колонии, основанные крылатыми девственницами на отдельных растениях, занимали верхнюю часть стебля точки роста и распускающиеся листья. Эти колонии быстро уплотнялись; массовое появление в них крылатых форм, заселяющих все свободные растения, происходило в этих колониях практически одновременно на всех полях. Не рассматривая в деталях причин, вызывающих массовое появление крылатых особей в колониях укажем лишь, что одним из основных факторов, индуцирующих этот процесс, считается перенаселение особей в колониях (эффект группы) [Bonnetmaison, 1951; цит. по: Dixon, 1977]. Некоторые авторы [Дьяконов, 1979] считают основной причиной появления крылатых особей у тлей на сое пищевой фактор: ухудшение их питания на старых листьях, а кроме того, неблагоприятные климатические условия, появление афидофагов и др. Однако, например в 1982, 1985 гг., образование крылатых форм сопровождалось резким увеличением доли заселенных растений за короткий отрезок времени (см. рис. 4.1) и бурным ростом численности. В обоих случаях этот процесс происходил при теплой сухой погоде, низкой численности афидофагов, а интенсивный последующий рост численности не свидетельствовал об ухудшении пищевой ценности растений.

Очевидно, что интенсивность роста отдельных колоний определяется погодными условиями в этот период. В годы с теплой сухой погодой образуются мощные очаги расселения, представляющие собой крупные колонии на отдельных группах растений.

Нам представляется, что массовое и практически одновременное появление крылатых форм в фазе нарастания численности следует рассматривать, прежде всего, как своеобразный внутривидовой механизм, предотвращающий переуплотнение и гибель "первичных" колоний и обеспечивающий расселение и максимальное использование популяцией пищевых ресурсов. Разумеется, если этот процесс не лимитируется неблагоприятной погодой.

4.1.3. Локальные колебания численности.

Примечательной особенностью популяционного цикла тлей в соеб-

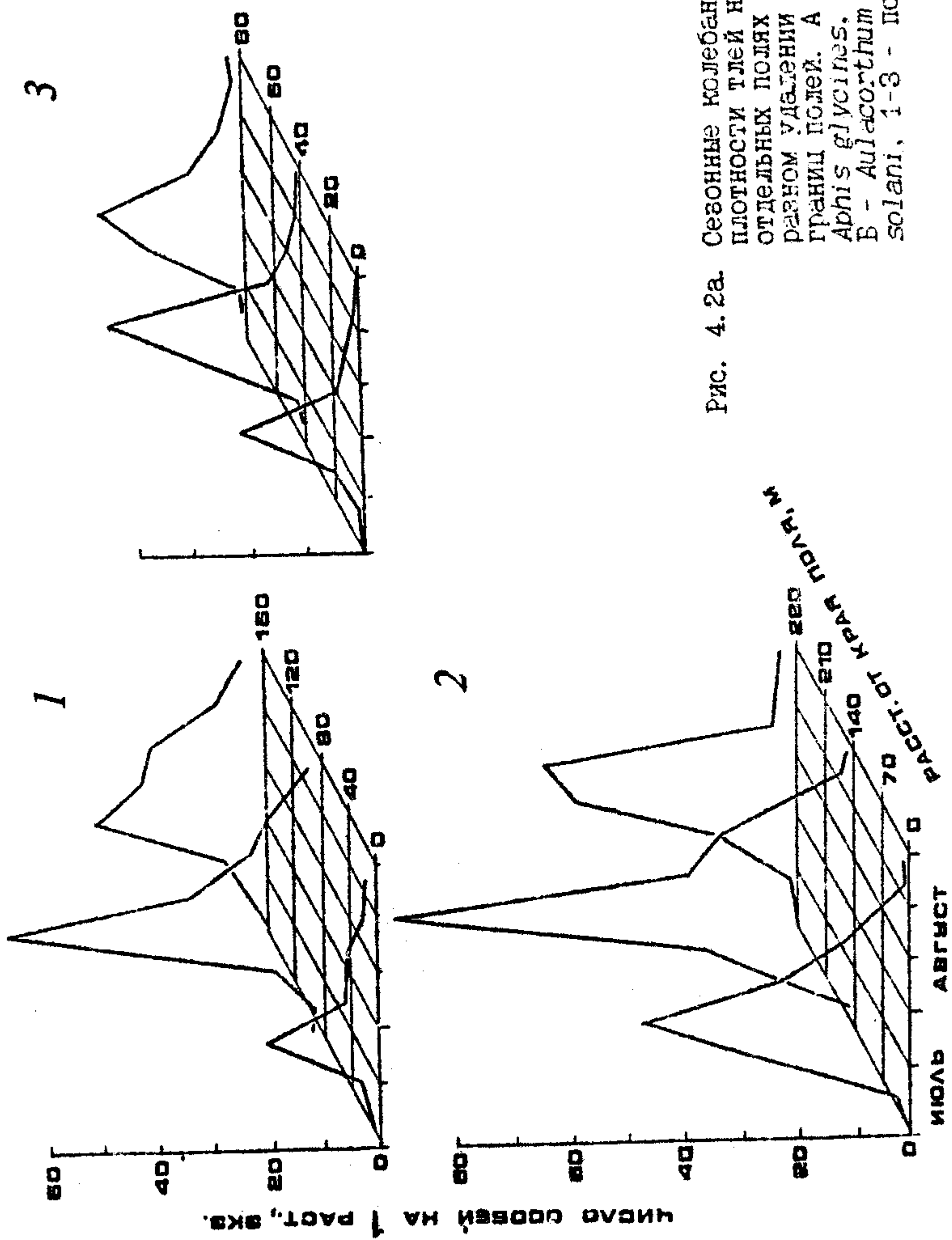


Рис. 4.2а. Сезонные колебания
плотности тлей на
отдельных полях и
разном удалении от
границ полей. А -
Aphis glycyines,
Б - *Aulacorthum*
solani, 1-3 - поля

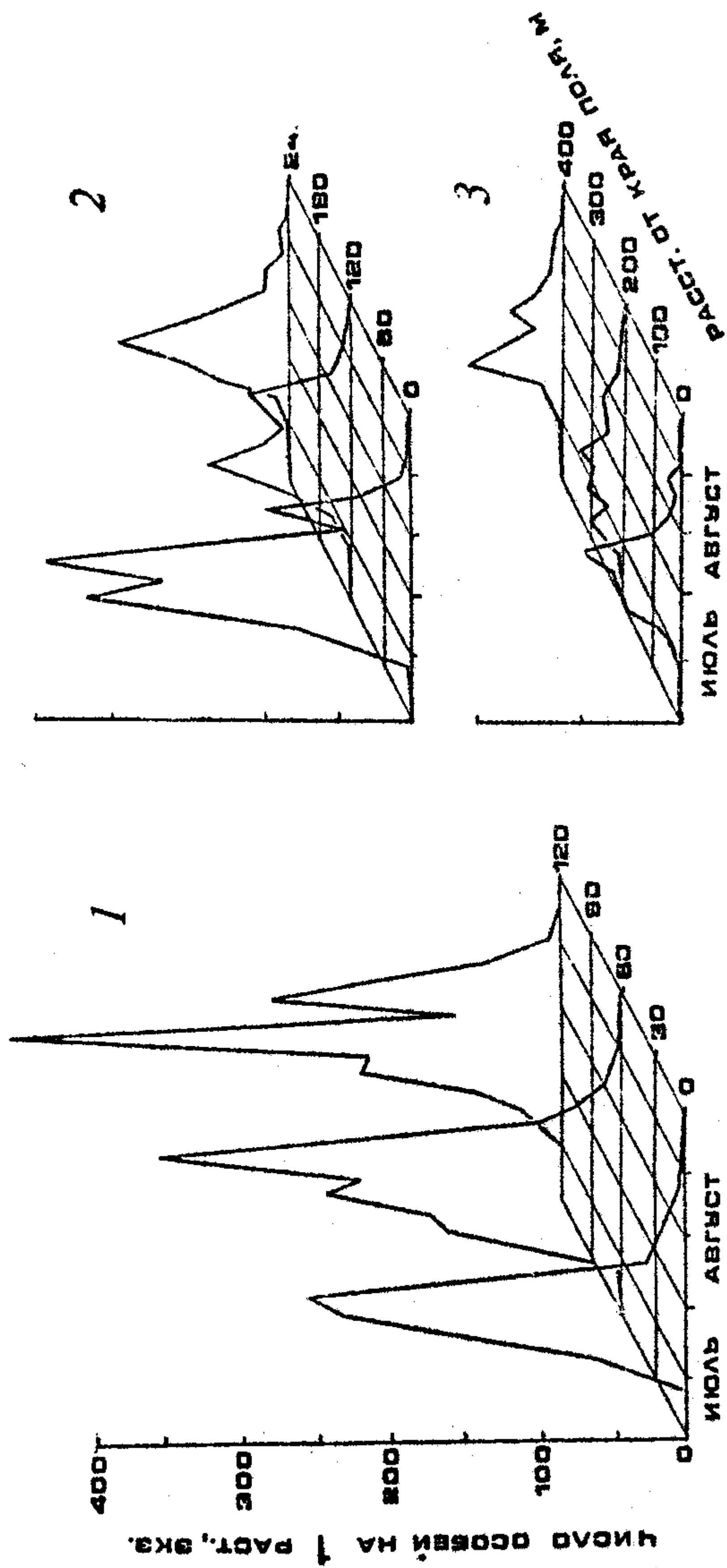


Рис. 4.26. Продолжение.

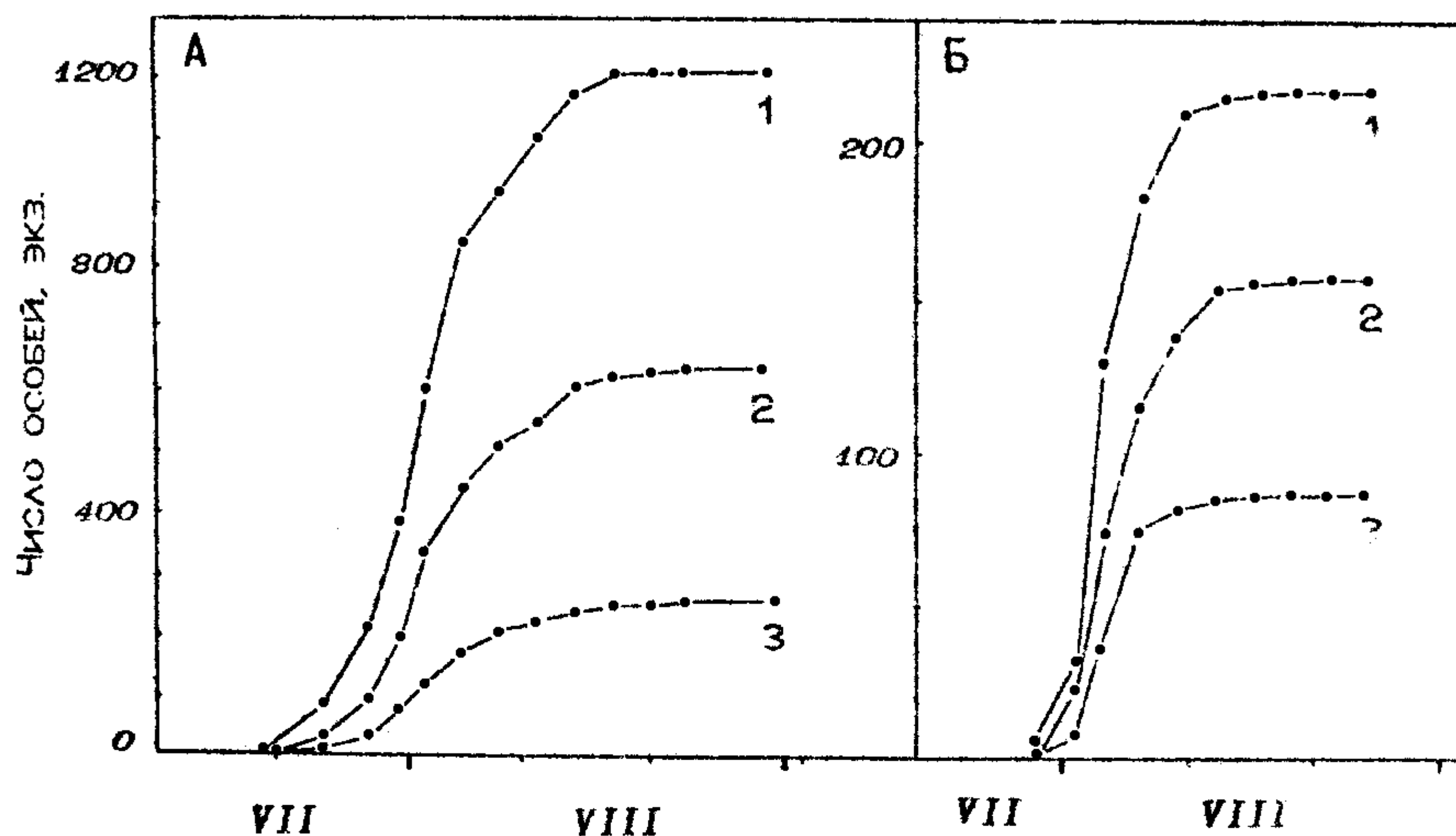


Рис. 4.3. Кумулятивный рост численности тли *Aphis glycines* (А) и личинок всех видов кокцинелл (Б) на трех полях (1-3) в 1982 г.

шествие монокультуры сои являются локальные колебания численности. В данном случае представляет интерес рассмотрение дисперсии в плотности популяции в пределах одного поля и между отдельными полями, так как различия в конечном итоге могут повлиять на составление программ учетов и защитных мероприятий.

Достаточно наглядно локальные различия иллюстрируются сезонной динамикой *A. glycines* и *A. solani* на трех полях (рис. 4.2) и кумулятивными данными о росте популяции *A. glycines* (рис. 4.3). Оценка варьирования плотности *A. glycines* (данные за 1982 г.) позволила установить, что основной источник изменчивости и плотности тлей (54,3% общей дисперсии) - различия между отдельными полями. Колебания плотности в пределах отдельных полей не столь существенны (9,3% общей дисперсии). При этом удаленность от края поля не оказывалась сколько-нибудь заметно как на исходной плотности тлей (в начале сезона), так и на сезонной динамике. Колебания плотности двух видов в пределах одного поля были скорее случайными, нежели закономерными (рис. 4.2). С учетом сказанного очевидно, что выводы о значительном сокращении плотности тлей и доле колонизируемых

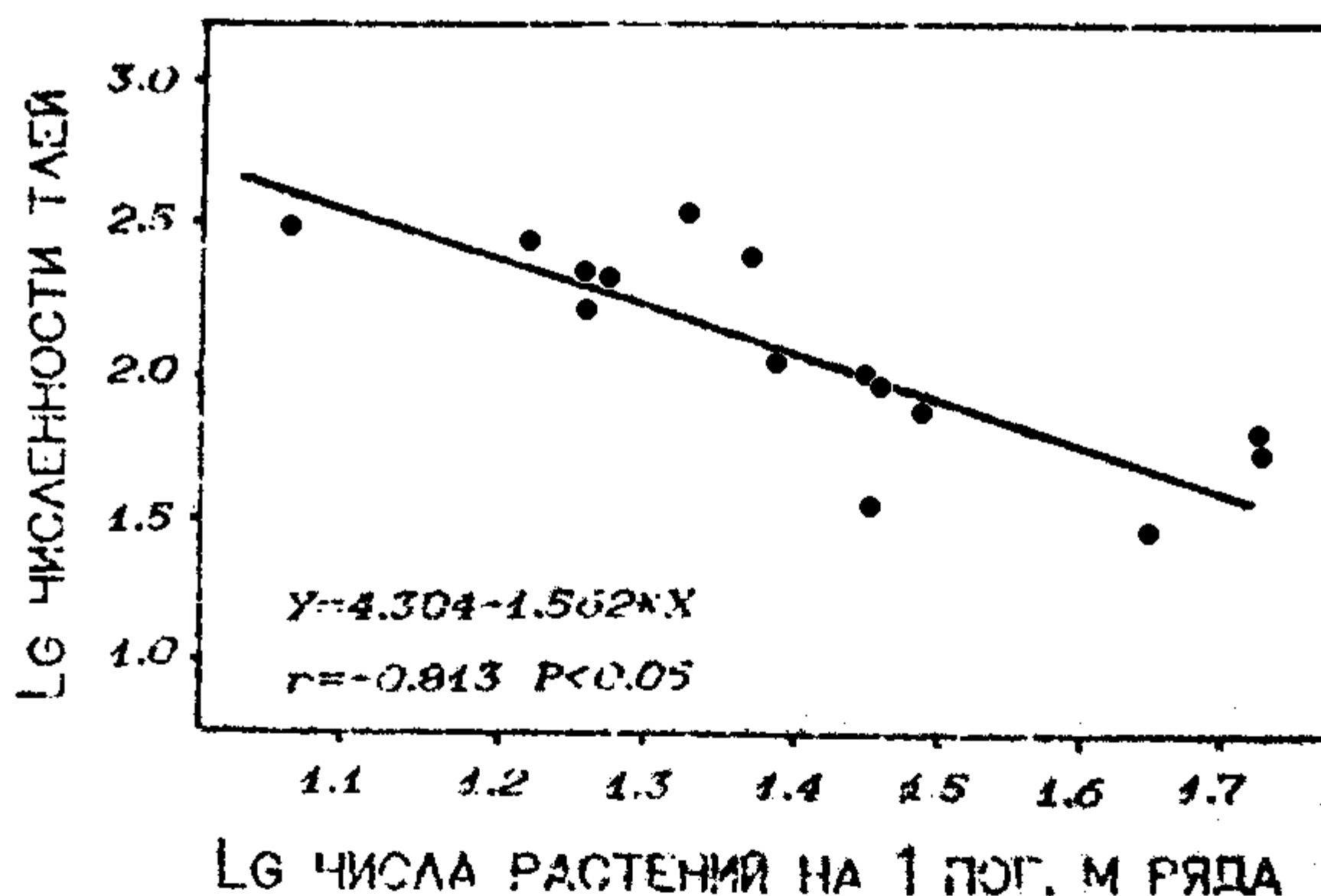


Рис. 4.4. Зависимость максимальной плотности тли *Aphis glycines* в течение сезона от сомкнутости посевов сои.

ных тлями растений по мере удаления от края поля к центру, сделанные некоторыми авторами [Дьяконов, 1979, 1981] недостаточно обоснованы.

Что касается причин изменчивости в плотности тлей между близлежащими полями то, в частности, Р. Смит и К. Хаген [Smith, Hagen, 1966] видят их в различном действии биотических факторов и особенностях микроклимата. Д. Хил Рис Ламберс [1976] увязывает локальные различия с особенностями лета мигрантов и удаленностью полей одной культуры от мест зимовок тлей.

В нашем случае расстояние между исследуемыми полями не превышало 1-2 км. не было также отмечено сколько-нибудь заметного отклонения в сроках появления всходов или состояния растений на отдельных полях. В то же время прослеживается отрицательная связь между загущенностью посевов (число растений на 1 м ряда) и средней плотностью тлей на 1 растение в период максимума численности (рис. 4.4). Можно предположить, что в загущенных посевах микроклимат изменяется в сторону неблагоприятную для *A. glycines*. Кроме того, непосредственные контакты между листьями соседних растений, возможно, позволяют бескрылым самкам успешнее мигрировать на соседние растения. В результате колонии не столь сильно переуплотняются, как на изолированных друг от друга растениях и не происходит массового появления крылатых форм. Дальнейшее тщательное изучение локальной изменчивости динамики тлей представляет несом-

ненный интерес, поскольку такие данные могут найти применение, например, в регуляции численности тлей путем создания определенной экологической обстановки на полях.

4.1.4. Погода и всплески численности тлей

Один из подходов в развитии методов прогноза численности тлей строится только на поисках зависимостей между погодными особенностями за какие-либо отрезки времени (зима, весенне-летний период, погода за короткие промежутки времени). Другой основан на подсчете зимующих яиц (для видов, которым свойственна четкая смена кормовых растений) или на комбинированной оценке интенсивности весенних миграций. Несмотря на довольно единодушное мнение о значительном модифицирующем влиянии погоды в весенне-летний период (т.е. во время миграций тлей на поля культурных растений) трудно найти хорошо документированные примеры. К тому же эффект погоды в весенне-летний период оценивается достаточно противоречиво. М. Уэй [Way, 1967] отмечал, например, что наиболее высокая численность тли *Aphis fabae* Scop. на *Vicia faba* наблюдалась в том случае, если кормовые растения заселялись большим количеством первичных мигрантов, а температура воздуха и солнечное излучение в июне-начале июля были выше средних значений. В такие сезоны подъем численности тли на полях бобовых происходил значительно раньше. Холодная пасмурная погода в этот период снижала численность тлей даже при значительном заселении бобовых крылатыми мигрантами. М. Уэй полагает, что практически ценный прогноз численности *A. fabae* в середине лета можно дать, начиная приблизительно с июля предшествующего года. Согласно К. Берендту [Behrendt, 1965, 1969], значимость весенней погоды становится сомнительна, если сравнить всплески *A. fabae*, наблюдавшиеся в отдельные годы. В 1956 г. оба периода были холодными и влажными, тогда как в 1959 г. они были жаркими и сухими. Ведущую роль, по его мнению, в динамике численности *A. fabae* играют различные факторы (т.е. отклонения погоды, изменения в растениях, динамика афидофагов и влияние других видов тлей) и их взаимодействие.

По мнению Г. Викермана [Vickerman, 1977], холодная весна, в частности холодный март и апрель, предшествуют всплескам тлей на зерновых культурах в Англии, а в середине весны афидофаги способны эксплуатировать обильные альтернативные виды жертв и достигать

высокого уровня численности уже в начале года. В холодную весну этого не наблюдается и низкое обилие афидофагов делает их неспособными предотвратить быстрый рост популяций тлей после весенних миграций. Позднее С. Уотсон и Н. Картер [Watson, Carter, 1983] показали, однако, что и в годы с теплой весной отсутствие всплеск нельзя объяснить только действием афидофагов.

Некоторые попытки связать плотность зимующих яиц с уровнем плотности тлей на сельскохозяйственных культурах следующим летом привели к разработке удачных схем прогноза всплеск *A. fabae* на полях бобовых в Англии [Campbell et al., 1978; Way et al., 1981]. Попытка разработать подобную схему для *Asyrthosiphon pisum* Harris была безуспешной, что связывалось с зимовкой этого вида на широком круге растений-хозяев [Jones, Jones, 1974].

Оценка плотности и факторов смертности зимующих яиц *Rhopalosiphum padi* L. на *Prunus padus* была выполнена в Англии [Leather, 1980, 1981], Швеции [Johanson, 1981 - цит. по: Leather, 1983], Финляндии [Leather, Lehti, 1981; Leather, 1983]. С. Лезер [Leather, 1983], сравнив относительный уровень смертности зимующих яиц *R. padi* в разных регионах, установил, что этот показатель относительно постоянен и мало варьирует в разные годы и в разных регионах. Последнее дало возможность на основе разового подсчета отложенных яиц предсказать число самок основательниц, вылупившихся из яиц следующей весной. Дополнительный учет ранней весной, перед вылуплением из яиц, повышает точность прогноза [Leather, Lehti, 1981]. Однако прогноз весенней численности тлей, сменяющих кормовые растения - *R. padi*, а также *Metopolophium dirhodum* (Walker), на основе подсчета зимующих яиц на первичных растениях-хозяевах может быть полезным только в тех регионах, где эти тли доминируют на зерновых культурах и где зимовка происходит на стадии яйца. В Финляндии и Швеции, например, где биология *R. padi* отъедает этим требованиям, подсчет зимующих яиц может быть положен в основу методов прогноза всплеск численности [Johanson, 1981; Leather, Lehti, 1981]. В Англии, где наряду с отложенными *R. padi*, зимуют (в большем или меньшем количестве) живородящие самки, которые также оказывают влияние на уровень популяций тлей следующим летом, этот метод непригоден. В такой ситуации более точный прогноз может быть обеспечен системой, учитывающей погоду и распределение посевов растения-хозяина [Leather, Walters, 1984], т.к. это обеспечит достаточный срок для принятия решений о

необходимости защиты посевов.

Рассматривая шансы прогноза численности еще одного вида тли *Sitobion avenae* (Fitch), дающего вспышки численности на зерновых, С. Лезер с соавторами [Leather et al., 1984] приписывают их возникновение комбинированному действию ряда факторов. В числе основных названы большие площади зерновых, растущие с использованием удобрений и пестицидов. Явно низкая численность естественных врагов на полях зерновых весной и обычно сухая погода в мае-июне также благоприятствует вспышкам численности. Одним из важных признаков в определении вероятности вспышек признается интенсивность и продолжительность миграций тлей [Walters, Carter, 1981]. С. Лезер с соавторами [Leather et al., 1984] считают, что для *S. avenae* системный подход к прогнозу численности является наилучшим. Он дает возможность определения значимости факторов, действующих на тлей в разных географических регионах.

Таким образом, из приведенного выше краткого обзора некоторых работ, совершенно очевидно, что адекватные методы прогноза для разных видов тлей и даже для популяций одного вида из разных регионов не могут быть созданы. Они будут иметь разную степень сложности. Если в одних случаях удовлетворительный прогноз может быть получен лишь на основе подсчета зимующих яиц тлей, то в других необходим системный подход с учетом множества взаимосвязанных переменных. К числу наиболее важных факторов, влияющих на уровень численности популяций и точность прогноза тлей, можно отнести плотность зимующих яиц, если вид имеет узкий круг растений-хозяев и зимовка происходит исключительно в фазе яйца. Для видов, не обладающих такими свойствами, в определении вероятности вспышек важным слагаемыми прогноза будут интенсивность и период миграций с зимних растений-хозяев на поля, состояние погоды в весенне-летний период и активность естественных врагов.

Улучшение прогностической ценности моделей за счет увеличения их сложности часто бесплодно [Barlow, 1982]. По этой причине будущее, вероятно, за относительно простыми моделями (в основе которых хорошее знание экологии видов), подобным "дереву решений" для определения риска вспышек *S. avenae* [Deward, Carter, 1984]. Исходные данные, используемые в этой модели, - дата посева, интенсивность осенних и весенних миграций, суровость зимы и численность афидофагов весной и в начале лета.

Возможность прогноза вспышек численности *A. glycines*. Погода, с

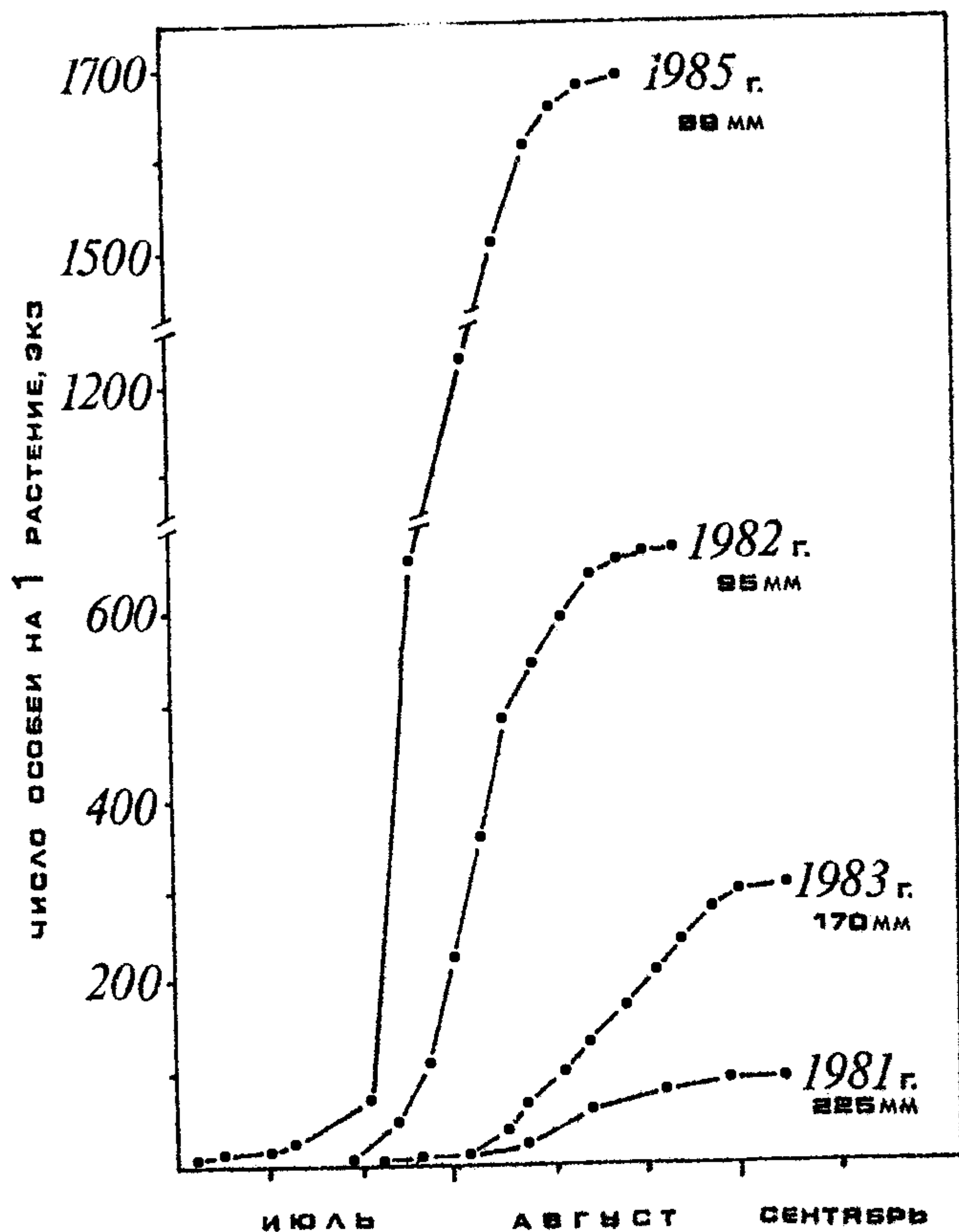


Рис. 4.5. Кумулятивный рост численности тли *Aphis glycines* в отдельные сезоны. В скобках указана сумма осадков за май-июнь

нашей точки зрения, была главным фактором, определяющим различия в скорости роста и уровне численности популяции *A. glycines* в отдельные годы. На рис. 4.5 представлены кумулятивные данные о росте плотности *A. glycines* на сое. Наиболее ранние сроки отмечены в 1985 г. (начало третьей декады июля), наиболее поздние - в 1981 г. Анализ до начала подъема численности позволяет установить определенную их связь с условиями погоды в предшествующий период:

наиболее раннее наступление этого этапа соответствует сезонам с весенне-летней засухой (низким суммарным количеством осадков за май-июнь). Например, в 1985 г. сумма осадков за этот период составила 89 мм, тогда как в 1981 г. - 225 мм. Сравнение максимумов численности *A. glycytes* в отдельные годы с суммой осадков за май-июнь также выявляет определенную зависимость между ними. В случае, если сумма осадков за этот период значительно превышает уровень 100 мм, то максимальная плотность особей соевой тли колеблется в небольших пределах на низком уровне. Вспышки массового размножения соответствуют сезонам с весенне-летней засухой (сумма осадков за май-июнь около 100 мм и ниже). Коэффициент корреляции (r), отражающий зависимость между максимальной численностью *A. glycytes* и суммой осадков за май-июнь равен $-0,515$ ($P < 0,05$).

Второй показатель, который явно коррелирует с обилием тлей на сое в отдельные сезоны - число часов солнечного сияния за май-июнь. В том случае, если он превышает 500 ч, максимум численности *A. glycytes* значительно выше, чем в сезоны с более пасмурной погодой ($r=0,662$, $P < 0,05$). Уравнение множественной регрессии, описывающее зависимость между максимумом численности *A. glycytes* и суммой осадков и числом часов солнечного сияния за май-июнь имеет вид

$$Y = 1,690X_1 - 0,236X_2 - 602,171 \quad (R^2 = 0,663),$$

где Y - максимальное число особей *A. glycytes* на 1 растение, X_1 - число часов солнечного сияния за май-июнь, X_2 - сумма осадков за тот же период (мм).

В то же время анализ температурных данных за период исследования, а также сумм эффективных температур не обнаруживает сколько-нибудь определенной связи со вспышками численности тли. Однако наиболее позднее начало подъема численности соевой тли на посевах сои соответствует сезонам с наиболее прохладной весной и началом лета (1981, 1983 гг.).

В общем виде высокая вероятность вспышек численности *A. glycytes* в годы с весенне-летней засухой определяется, на наш взгляд, скорее цепью взаимосвязанных причин, чем каким-либо одним доминирующим фактором. К их числу можно отнести быстрый рост и уплотнение колоний на растениях, где происходит зимовка *A. glycytes*, образование в них большого числа крылатых мигрантов; высокие темпы миграций крылатых форм на посевах сои (при благоприятной погоде с большим числом солнечных дней при минимуме осадков); быстрый

рост колоний, основанных мигрантами на растениях сои. Однако реализация вспышек численности *A. glycines* не может быть объяснена только высокой численностью мигрантов и высокой интенсивностью миграций. Значительная дисперсия плотности тлей на отдельных полях в период вспышек (см. рис. 4.2, а также гл. 4.1.3) заставляет предположить, что уровень численности соевой тли тесно связан с особенностями микроклимата отдельных полей и стрессом растений в условиях дефицита влаги в почве. Отсюда возникают следующие вопросы: 1) насколько сильно различаются сроки лёта и численности мигрантов в обычные годы и в годы с весенне-летней засухой? 2) каково относительное воздействие стресса растений, вызванного засухой, на рост отдельных колоний, основанных мигрантами и популяции в целом? Получение таких данных позволит с большей обоснованностью судить о зависимости вспышек численности *A. glycines* от весенне-летних засух и использовать эти данные в схемах прогноза. Тем не менее, мы полагаем, что и более детальные знания биологии *A. glycines* не позволят достаточно точно определять верхний предел плотности особей тли на растениях в период вспышек. Эта переменная может подвергаться сильному модифицирующему влиянию ряда факторов (ливневые дожди, ураганные ветры) и будет зависеть от обилия и эффективности афидофагов. Можно предположить, например, что значительные различия в максимуме плотности тли в 1982 и 1985 гг. были обусловлены во многом разной эффективностью кокцинееллид: в 1985 г. репродуктивная активность доминантного вида *Coccinella septempunctata* L. была низкой. Мы полагаем, что степень риска вспышек *A. glycines* на сое в Приморье может предсказываться уже на основе имеющихся данных. Вероятность вспышек становится высокой, если сумма осадков в весенне-летний период (май-июнь) составляют около 100 мм и ниже, а суммарное число часов солнечного сияния за этот период достигает 500 и выше.

4.2. Афидофаги

Список афидофагов включает 42 вида из разных таксономических групп [Арефин и др., 1987] (см. также приложение 1), питание которых тлями зарегистрировано в природе или садках, либо эти виды известны как афидофаги по литературным данным. Из Hemiptera отмечено пять видов, питающихся тлями. Среди них по числу особей явно преобладают виды рода *Nabis*, определенные как *N. punctatus* Costa и

N. stenoferus Hsiao. Роль клопов этого семейства в качестве природных регуляторов численности вредных насекомых очень существенна, особое значение для сельского хозяйства имеют звритопные виды трибы *Nabini* [Кержнер, 1981]. По нашим наблюдениям, в условиях полевого инсектария самки *Nabis* spp. успешно репродуцируют, питаясь только тлями *A. solani*, откладывая при этом до 137 яиц (в среднем 61) за период до 18 дней. Личинки также успешно развиваются до имаго, питаясь только этим видом жертвы. Однако в естественных условиях размножение и рост численности личинок *Nabis* spp. наблюдался уже в период после падения численности тлей. Иначе говоря, максимумы численности тлей и клопов *Nabis* spp. были сильно смещены во времени (см. рис. 3.8, 4.1). Последнее свидетельствует об отсутствии сколько-нибудь выраженной специализации и количественной реакции по отношению к росту численности популяций тлей. Другие виды этого отряда, зарегистрированные в колониях тлей, были немногочисленными (имаго и личинки *Anthocoridae*) или редкими (*Nabicola ussuriensis* Ker., *Rhinocoris leucospilus* Stal.).

Основу комплекса афидофагов на сое составляют хищные кокцинеллиды представленные 15 видами (см. приложение 1). К числу массовых и эффективных хищников в колониях тлей на сое относятся *C. septempunctata*, *Propylaea quatuordecimpunctata* L., *Harmonia axyridis* Pall. Они являются наиболее пластичными видами, обитают в самых различных биотопах: на кустарниках и деревьях в кедрово-широколиственных и широколиственных лесах, на разнообразной травянистой растительности лугов, полевых и огородных культурах [Кузнецов, 1975, 1978]. Однако первые два вида преобладают на травянистой растительности, с которой более тесно связаны. А *H. axyridis* тяготеет к широколиственным лесам, численно преобладает на древесной растительности, но обитает также и на травах. Обычными на полях сои были *P. japonica* Thunb., *Coccinula quatuordecimpunctulata sinensis* Ws., *Adonia variegata* Goeze, *Hippodamia tredecimpunctata* L. Прочие виды в учетах встречались редко или единично, их личинки в колониях тлей не зарегистрированы. В целом большая часть видов кокцинеллид, встречающихся на сое в колониях тлей, - типичные обитатели травянистой растительности. Из них *Anisosticta sibirica* Biel., *H. tredecimpunctata* - гигрофилы, предпочитающие сырые луга и болота, остальные - мезофилы. Интересно отметить находения на полях сои *Calvia decimpunctata* L. дендрофильного вида, строго приуроченного к древесной и кустарниковой

растительности.

Златоглазки (*Chrysopidae*) представлены 5 видами, среди которых доминировали в отдельные годы *Chrysopa connata* Kis. et Uh., *Ch. perplexa* Malach., *Chrysoperla nipponensis* Ok. Причем если первые два вида в естественных условиях обитают на открытых пространствах (луга, заросли полыней), то прочие (см. приложение 1) типичны для вторичных разреженных ксерофитных лесов [В. Н. Макаркин - устное сообщение].

Гемеробииды (*Hemerobiidae*) представлены тремя относительно редко встречающимися на посевах сои видами. Из них *Hemerobius japonicus* Nak. обычен в широколиственных, широколисто-широколиственных лесах, ивняках; *H. humilis* L. - энрибионтный вид, обитающий в широколиственных, хвойно-широколиственных, хвойных лесах, на травянистой растительности лесных полян.

Список сирфид (*Diptera, Syrphidae*) включает 11 видов из 6 родов, соотношение и численность которых значительно колебалась в годы с различными погодными условиями. Из видов, указанных в приложении, для полей сои типичны *Melanostoma mellinum* L., *Metasyrphus corollae* F., *Episyrphus balteatus* Deg., личинки которых обычны в колониях тлей. По литературным данным [Адашкевич, 1975], эти сирфиды - полифаги. Они превосходят другие виды большим числом генераций, плодовитостью, а также высокой скоростью развития от яйца до имаго. Реже на полях сои встречаются *Sphaerophoria indiana* Bigot, обычно приуроченный к открытым травянистым пространствам. Среди прочих видов, изредка отмечавшихся на полях сои, есть сирфиды, характерные как для луговых (*Sphaerophoria macrogaster* Thomson), так и для лесных местообитаний (*Syrphus ribhesii* L., *Postosyrphus nitens* Zett., *Sphaerophoria chongjini* Bank.) [В. А. Мутин - устное сообщение].

Из мумифицированных особей *A. glycines* и *A. solani* выведено три вида афидиид (*Aphidiidae*), из которых доминировал *Trioxys* (*Binodoxys*) *communis* Cohan. Два других (*Aphidius gifuensis* Ashm., *A. amurshimensis* Takada) встречались реже.

Несмотря на то что комплекс афидофагов довольно разнообразен по видовому составу и включает виды из разных таксономических групп, доминирующее положение в нем занимает кокцигеллиды, обилие которых превышает 90% от общего количества особей афидофагов (только имаго). В целом соотношение обилия между представителями отдельных таксонов оставалось стабильным в отдельные годы и

несколько изменялось в пользу кокцинелл в годы с высокой численностью тлей. Напротив, в пределах отдельных таксономических групп наблюдались существенные различия в соотношении обилия отдельных видов, т.е. происходила, по существу, смена доминантов. Например, если в сухом и жарком 1982 г. на полях сои преобладали имаго *Ch. nipponensis* (67,7% от общего числа особей златоглазок), то в 1983-84 гг. доминировал другой вид - *Ch. commata* (69,2 и 50%, соответственно). Подобным образом происходило замещение доминантных видов и у сирфид. Если в 1982 г. доминировал *M. corollae* (85,3%), который в последующие два года встречался единично, то в 1983-84 гг. преобладали имаго *E. balteatus* (32,7 и 38,8%, соответственно) и *M. mellinum* (20,6 и 42,2%, соответственно).

Количественная реакция афидофагов. Флуктуации численности основных видов афидофагов демонстрируют различную реакцию отдельных видов на рост численности жертвы (*A. glycines*). При благоприятной сухой погоде и высокой скорости роста численности тлей в 1982 г. период репродукции массовых видов афидофагов был значительно более коротким, чем в последующие годы (рис. 4.1). Отдельные виды, в частности *C. septempunctata*, были способны за счет реализации высокой потенциальной плодовитости занять лидирующее положение в течение короткого отрезка времени. В такие периоды *C. septempunctata* способна оказывать сильное конкурентное давление на другие виды комплекса. При резком падении численности тлей (см. рис. 4.1) отмечались и многочисленные случаи каннибализма, когда зрелые личинки *C. septempunctata* поедали мелких личинок и куколок своего вида и других кокцинелл. Интересно отметить и тот факт, что зрелые личинки этого вида в условиях высокой численности переползали для окукливания на сорные растения, на которых зачастую наблюдалась значительно более высокая плотность куколок, чем на растениях сои.

Несмотря на общий высокий репродуктивный потенциал, свойственный доминантным видам кокцинелл, их количественная реакция на рост численности жертвы (*A. glycines*) носит ярко выраженный видоспецифичный характер. Одна из наиболее вероятных причин этого - различия в пищевой ценности жертвы для разных видов кокцинелл, что сказывается на плодовитости самок. Варьирование плодовитости кокцинелл при питании разными видами тлей в экспериментальных условиях - достаточно хорошо известный факт [Ipert, 1965; Попов, 1966, 1968; Семьянов, 1970; Hodek, 1973; Кузнецова, 1973; и

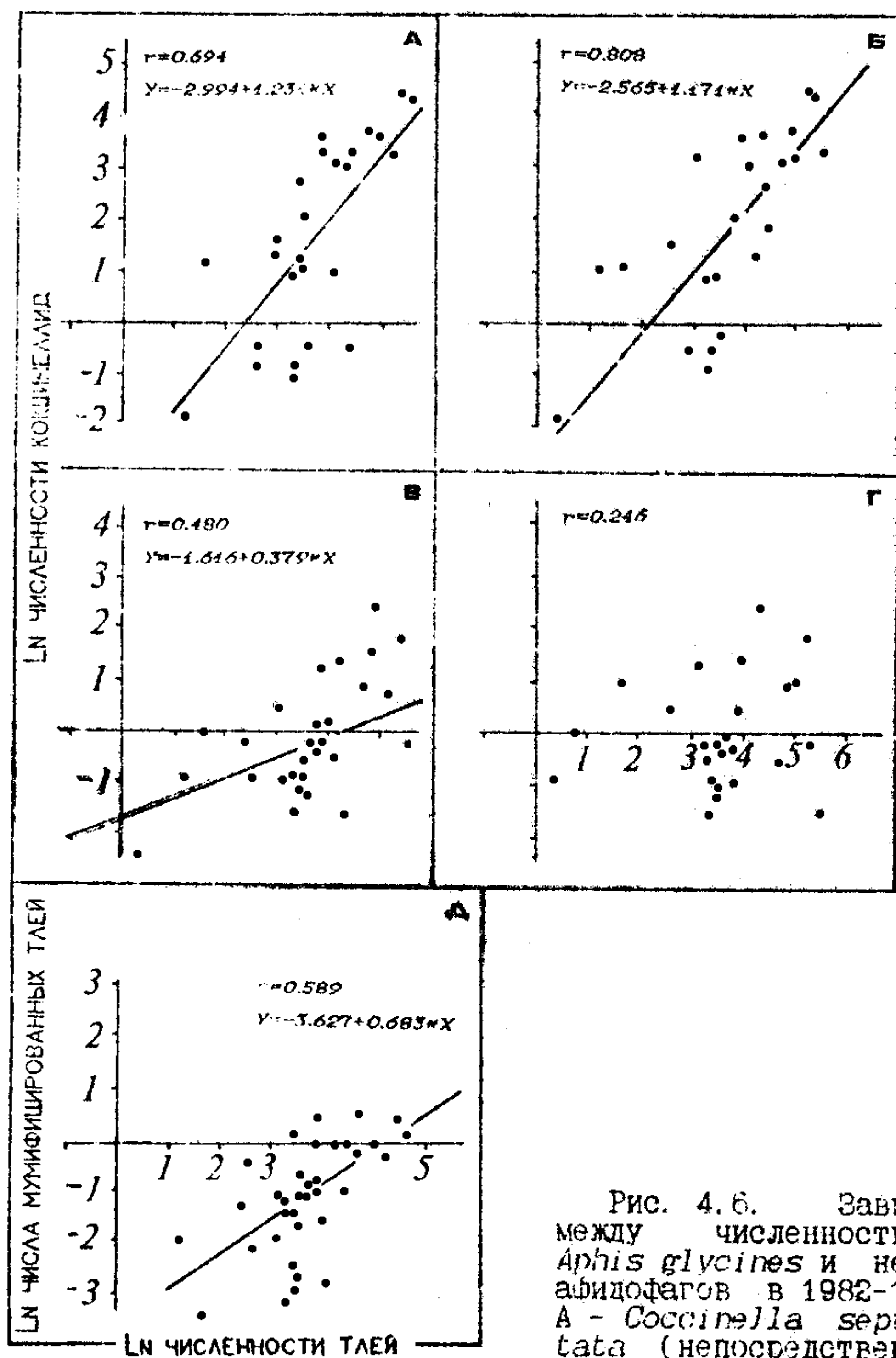


Рис. 4.6. Зависимость между численностью тли *Aphis glycines* и некоторых афидофагов в 1982-1983 гг. А - *Coccinella septempunctata* (непосредственная реакция), Б - *C. septempunctata* (лагреакция, запоздание на 1/2 недели), В - *Propylea quatuordecimpunctata* (непосредственная реакция), Г - *Harmonia axyridis*, Д - тли паразитированные наездниками-афидидами

др. 1. Причем для *C. septempunctata*, например, отмечено и снижение доли оплодотворенных яиц при питании неблагоприятными видами тлей [Blackman, 1966].

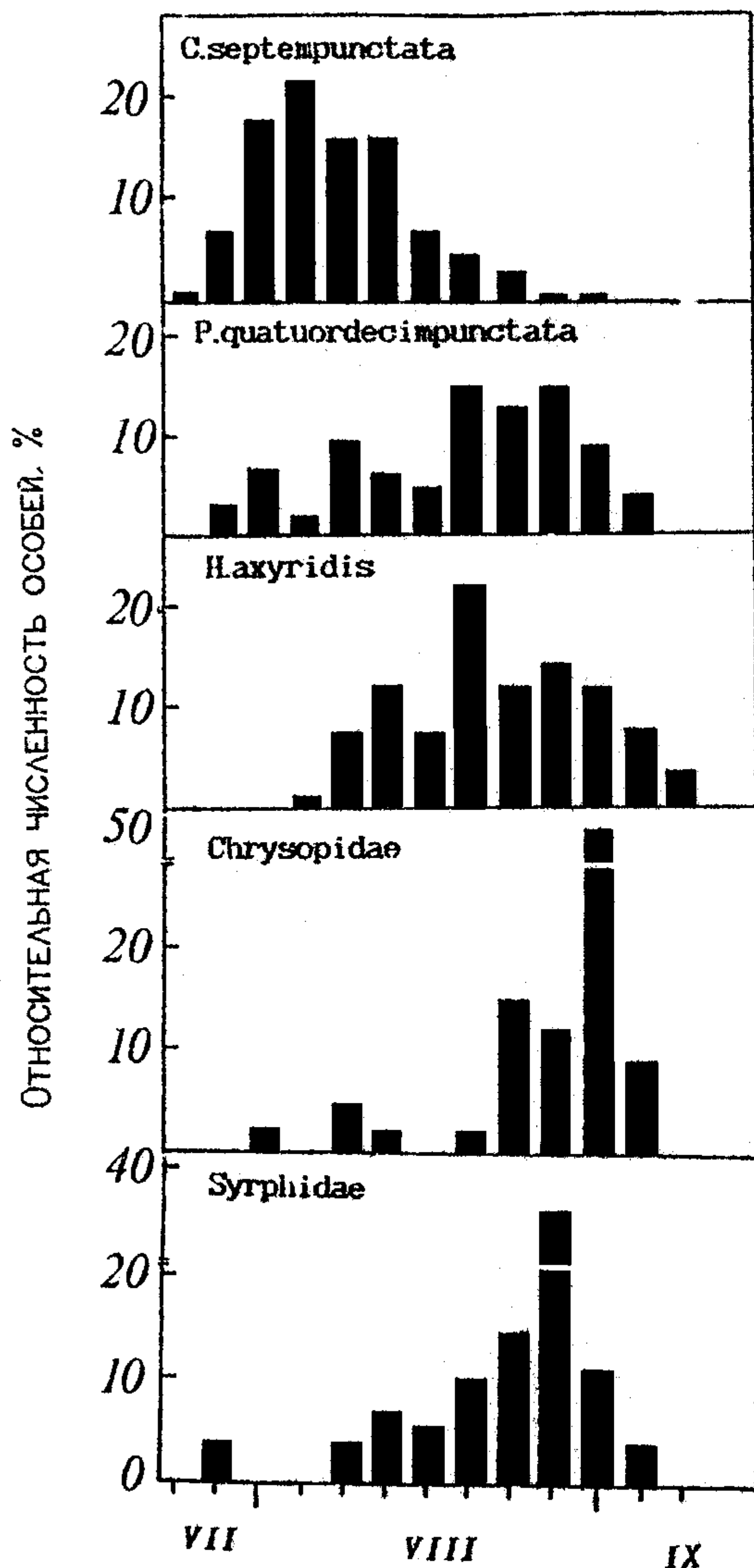
Различия в характере количественной реакции отдельных видов подтверждаются и корреляционным анализом. Наиболее тесная зависимость наблюдается между численностью тлей и личинок *C. septempunctata* (данные за 1982-84 гг.) (рис. 4.6). Менее отчетливо выражена количественная реакция *P. quatuordecimpunctata*. Однако данные по этому виду могут быть недостаточно объективными, вследствие различий в вертикальном распределении личинок разных видов кокциinelлид на растениях сои и неадекватности учетов (см. гл. 4.3.3, рис. 4.12).

Что касается третьего из доминирующих видов кокциinelлид (*H. axyridis*), то его численность в отдельные годы не была подвержена сколько-нибудь резким колебаниям (см. рис. 4.1). Последнее свидетельствует о практически полном отсутствии реакции на колебания численности популяции данного вида жертв.

Другие представители комплекса (сирфиды, златоглазки), по существу, не реагировали на резкие флуктуации численности тлей в отдельные вегетационные периоды. Максимальная плотность личинок златоглазок в 1982-84 гг. составляла 0,004, 0,003 и 0,02 особи на 1 растение соответственно. Крайне слабо проявлялась количественная реакция и у сирфид. Плотность их личинок в указанные сезоны варьировала от 0,12 до 0,25 особей на 1 растение (см. рис. 4.1).

Более отчетливая количественная реакция наблюдалась у наездников паразитов *A. glycines* (см. рис. 4.6). Однако низкая плотность числа мумифицированных тлей на растениях (1,33, 0,33 и 0,17 особей на 1 растение в период максимума численности в 1982-84 гг.) свидетельствует о невысокой их эффективности как агентов биологического контроля популяции *A. glycines*.

Однако вспышка численности *A. glycines*, наблюдавшаяся в 1985 г., изменяет представления об относительной роли тех или иных видов, входящих в комплекс афидофагов на сое. В этом сезоне численность доминантного вида *C. septempunctata* оставалась на низком уровне. Поскольку *C. septempunctata* относится к явно ксерофильным видам, ее низкая эффективность может быть, отчасти, объяснена дождливым периодом, совпавшим со вспышкой *A. glycines* (3 декада июля), который наступил после продолжительной засухи. Напротив, обилие других видов афидофагов (златоглазки, сирфиды, наездники)



было наиболее высоким за весь период наблюдений (см. рис. 4.1). Этот пример показывает, что эффективная регуляция численности тли *A. glycines* может осуществляться разными видами афидофагов, различным образом реагирующих на специфические погодные условия в разные годы.

В годы менее благоприятные по погодным условиям для размножения тлей (1983, 1984 гг.) динамика численности афидофагов принимает иной характер. Медленное нарастание численности тлей и сравнительно невысокая их плотность на растениях в периоды максимумов численности недостаточны для реализации потенциальной плодовитости в короткий отрезок времени. По этой причине репродуктивная активность всех массовых видов афидофагов остается на

Рис. 4.7. Изменение относительной численности личинок кокцинеллид, златоглавок и сирфид в течение вегетационного периода 1983 г.

низком уровне, а период откладки яиц и пребывания хищников в фазе личинки существенно затягивается (рис. 4.1).

Интересно отметить отчетливое смещение в сроках репродукции у разных видов афидофагов (рис. 4.7). Оно характеризует и различия в пороговых значениях плотности жертвы, при которых начинается размножение афидофагов. Наиболее низким является пороговое значение плотности тлей для *C. septempunctata*, которая начинала и заканчивала откладку яиц раньше других видов, в частности, первые личинки этого вида появились на полях при плотности тлей 0,15-0,21 на 1 растение. А. Хонек [Honek, 1980], исследовавший влияние плотности тлей на созревание овариол *C. septempunctata* на различных культурах, нашел, что для этого требуется не менее 1 особи тли на 200-400 см поверхности листьев. По его мнению, зависимость созревания овариол от определенного порога плотности жертвы способствует обеспечению благоприятных условий для развивающегося потомства.

Рост численности личинок массовых видов сирфид и златоглазок был значительно смещен во времени, по сравнению с таковым у *C. septempunctata*. Кроме того прослеживалось достаточно четкое замещение одних видов комплекса другими во времени. Подобное явление, отмеченное для группы афидофагов - *Coccinella undecimpunctata* Reiche, *Scymnus interruptus* Goeze и *Chrysopa carnea* Stephens, рассматривается как результат прямой конкуренции среди афидофагов [Fabbate et al., 1978; Rezk et al., 1975]. Однако в нашем случае трудно предположить, что при крайне низкой численности афидофагов, наблюдавшейся в 1983 г., одни виды комплекса были способны оказывать конкурентное давление на другие. Равным образом это явление может быть объяснено видоспецифичной реакцией афидофагов на рост популяции жертвы и абиотическими условиями среды.

Обобщая приведенные данные, можно заключить, что несмотря на отсутствие четкой количественной реакции на рост популяции жертвы у большинства видов афидофагов, они образуют эффективный биотический комплекс продолжительного действия (на разных уровнях численности жертвы) с различными экологическими характеристиками. Видовой состав комплекса (фоновые виды), как нам представляется, формируется по преимуществу случайно и во многом зависит от характера растительности, окружающей поля сои в условиях ротации культур. Из всех видов для *C. septempunctata* характерен наиболее

низкий порог плотности тлей, при котором наступает созревание овариол и начинается размножение. Кроме того, при неблагоприятных погодных условиях вид способен к реализации потенциальной плодовитости в течение короткого отрезка времени при резком росте популяции тлей, т.е. обладает наиболее чувствительной количественной реакцией.

Кокциnellиды в совокупности с другими афидофагами, подавляя в короткий срок численность *A. glycines* на сое, тем не менее, не в состоянии сдерживать резкий рост численности популяции тлей, если погода благоприятствует их размножению. В такие сезоны высокая эффективность афидофагов наблюдается уже после поражения тлями растений. В связи с этим необходим дальнейший поиск путей повышения эффективности естественных врагов тлей в агроэкосистемах.

4.3. Пространственное распределение и проблемы оценки численности популяций тлей и афидофагов

Разработка и оптимизация современных количественных методов определения численности популяций тех или иных видов фитофагов и их естественных врагов базируется на точном знании характера пространственного распределения особей в популяциях.

Различают два основных типа пространственного распределения организмов - случайное и групповое (или агрегированное). При случайном размещении особей одного вида они имеют равную вероятность занять любую точку пространства независимо от присутствия других особей [Southwood, 1966]. Иначе говоря, этот тип распределения предполагает однородность местообитаний и отсутствие конкуренции - условия, которые весьма редко соблюдаются в природе. Чаще всего особи одного вида образуют различные скопления или группы, что обусловлено неоднородностью местообитаний, влиянием погоды, особенностями репродуктивного поведения и т.д.

Для описания агрегированных распределений разработан ряд математических моделей. На практике, однако, наиболее широкое применение нашла модель негативного биномиального распределения [Fisher, 1941].

Техника отбора проб при изучении динамики численности тлей и кокциnellид и их пространственного распределения представлена в гл. 4.1.

4.3.1. Статистический анализ пространственного распределения

Aphis glycines Mats. Один из простых показателей агрегированного распределения - отношение дисперсии к средней арифметической ($S^2/x=1$ - при случайном распределении). Значения этого показателя были минимальными в конце сезонов при низкой плотности тлей и не превышали 1,25, что свидетельствует о приближении распределения к случайному. В периоды высокой численности популяций *A. glycines* величина этого показателя варьировала в пределах 15,37-125,49 (27. VII-17. VIII 1982 г.) и 4,83-13,98 (5. VIII-4. IX 1983 г.). Значения индекса Морисита [Morisita, 1962] ($I_0=1$ - при случайном распределении) также показывали достоверные отличия от случайного распределения - 1,499-2,593 (1982 г.) и 1,030-1,718 (1983 г.). Приведенные значения индексов свидетельствуют также и о большой агрегированности распределения *A. glycines* в 1982 г. по сравнению с 1983 г. Последнее связано с особенностями расселения тлей в отдельные сезоны. В частности, в сезоны с теплой сухой погодой образуются мощные очаги расселения, представляющие собой крупные, плотные колонии на отдельных растениях. Образование в них крылатых форм, мигрирующих на короткие расстояния и заселяющих свободные растения, ведет к образованию участков с высокой и низкой плотностью, что усиливает агрегированность распределения. Напротив, при прохладной дождливой погоде рост отдельных колоний замедляется, в процессе расселения возрастает относительная роль бескрылых особей. И хотя численность крылатых форм несколько возрастает, в результате чего заселяются все свободные растения, однако плотность их на растениях незначительна. Весь популяционный цикл имеет более сглаженный характер и смещен на более поздние календарные сроки, а пространственное размещение особей приближается к случайному.

Проверка соответствия эмпирических распределений негативному биномиальному методом моментов [Southwood, 1966] также подтверждает неслучайность распределений (за исключением дат с низкой плотностью тлей на растениях). Однако большие отрицательные величины критерия T для всех дат учетов и обоих сезонов показывают, что фактическое распределение менее скожено во всех случаях, нежели негативное биномиальное.

Последующий анализ проведен на основе взаимосвязи между пара-

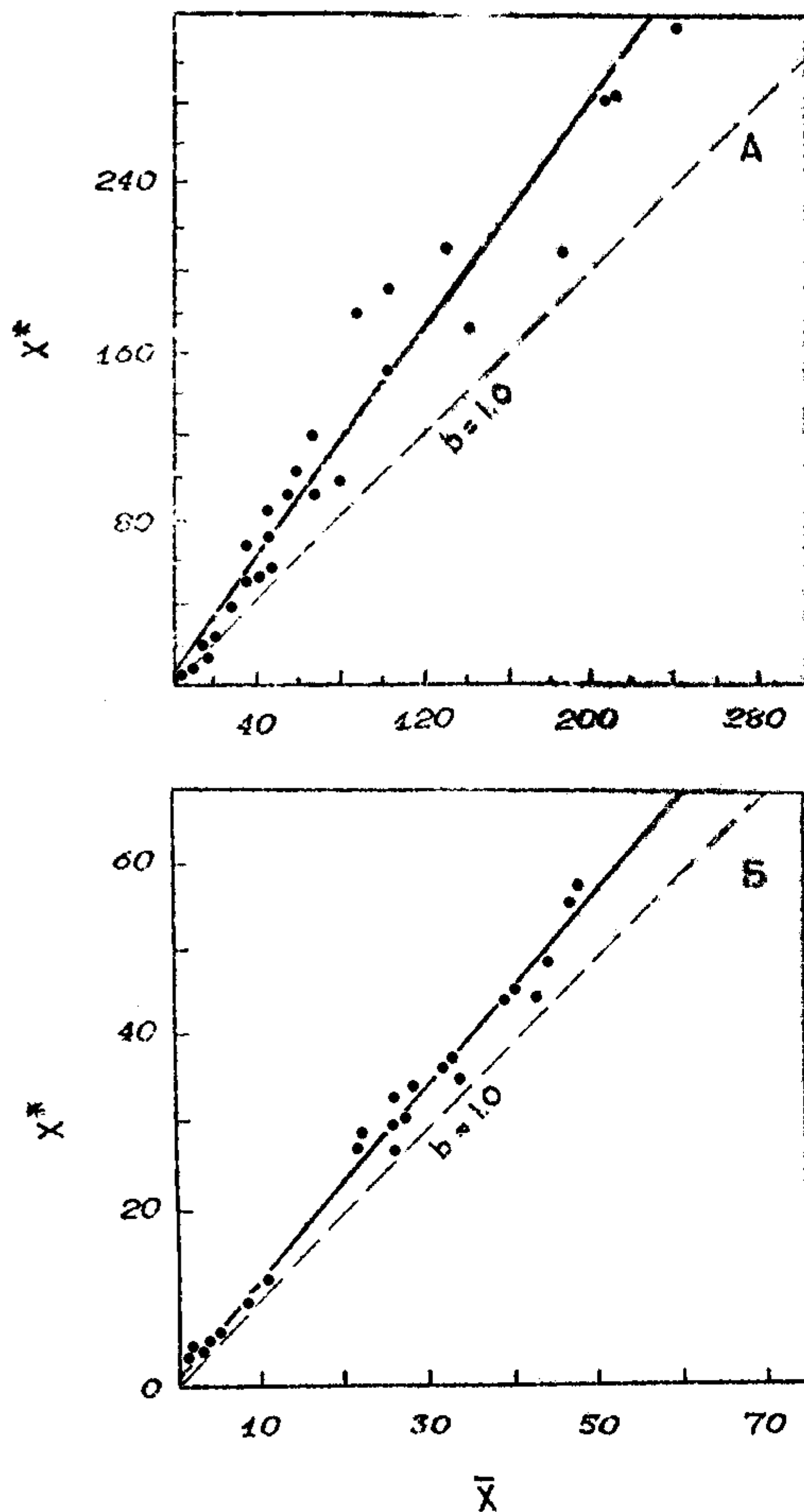


Рис. 4.8. Связь между плотностью ($\bar{x}$) особей *Aphis glycyines* и параметром $m^*(x^*)$.

же многими колониями. Наклон линии регрессии b с увеличением плотности особей *A. glycyines* (рис. 4.8.) существенно отличался от случайного распределения ($b=1$ при случайном распределении), однако был выше в 1982 г. ($b=1,367$), чем в 1983 г. ($b=1,143$). Величина коэффициента характеризуется особенностями распределения осо-

метрами m^* и $\bar{m}$ [Lloyd, 1967] для отдельных выборок. В основе метода лежит допущение линейности связи между указанными параметрами, что выражается уравнением линейной регрессии $m^*=a+b\bar{m}$. По мнению С. Ивао [Iwao, 1968], положительные величины a могут быть результатом предпочтения особями отдельных участков местообитания, но более вероятно, что они отражают особенности образа жизни, такие как групповая откладка яиц или групповое обитание особей. В нашем случае величина коэффициента a варьирует от 6,624 (1982 г.) до 0,871 (1983 г.). Эта величина, как представляется, не имеет определенного биологического смысла, т.к. размер учетной единицы (10 растений) существенно превышает площадь, занимаемую одной или да-

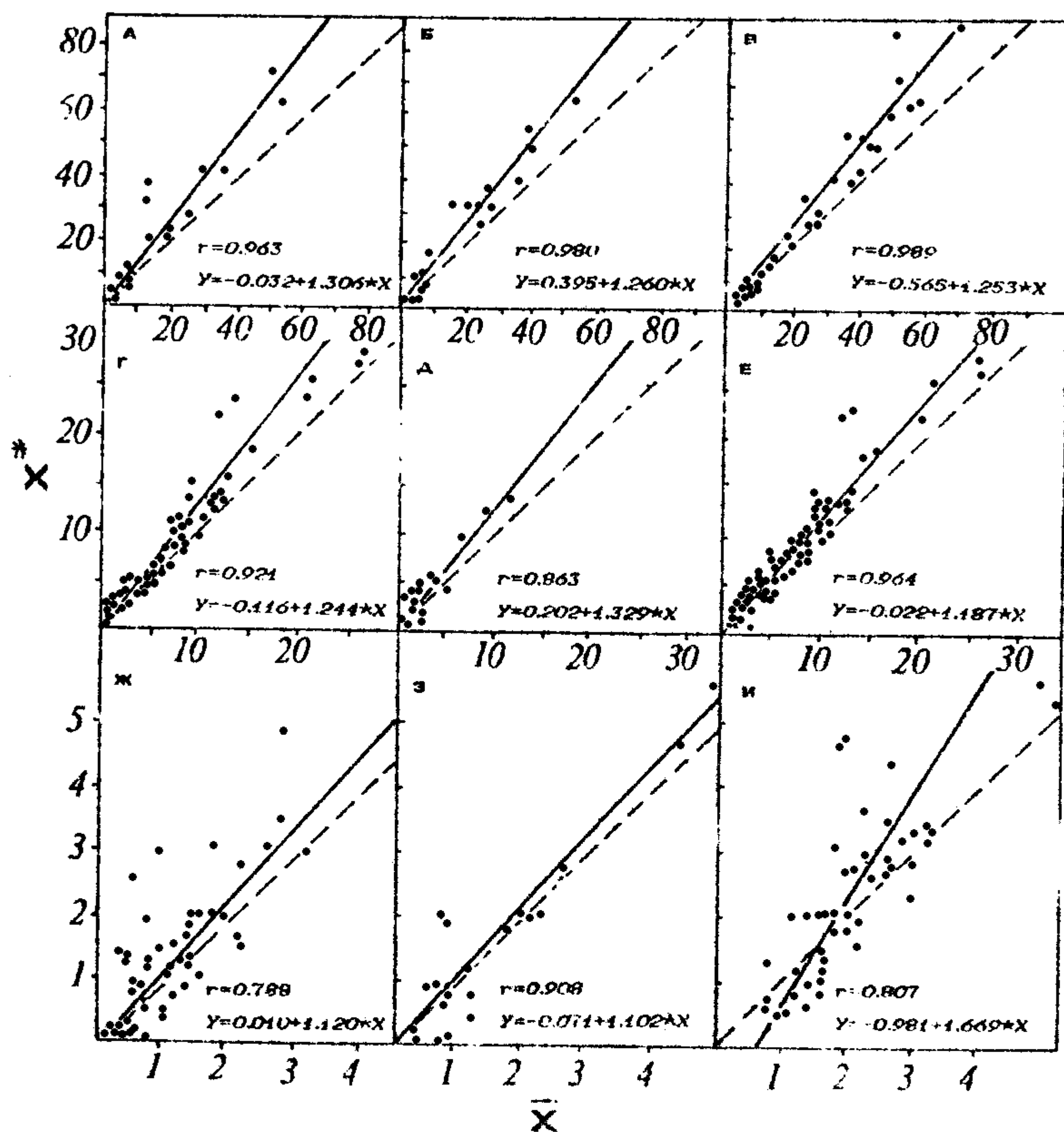


Рис. 4.9. Связь между численностью кокциinelлид ($\bar{X}$) и параметром m^* (X^*). А-В - *Coccinella septempunctata* (А - имаго + личинки, Б - имаго, В - личинки), Г-Е - *Propylaea quatuordecimpunctata* (Г - имаго + личинки, Д - имаго, Е - личинки), Ж-И - *Harmonia axyridis* (Ж - имаго + личинки, З - имаго, И - личинки)

бей или их групп в местобитании с изменением средней плотности. Последнее указывает на более высокую воспроизводительность самонасе- ния *A. klugii* в 1982 г.

Coccinellidae. Отношение численности к средней варьировало в пределах 0.81-24.7 (данные приведены для личинок и имаго *C. septempunctata*). Прием значимый индекс приложен к данным

или случайно принимали дробные значения лишь при низкой численности кокцинелл (среднее для выборок не превышало 80 особей на 50 валяков сачка). Значение индекса Морисита колебалось от 0,66 до 2,61.

Величины указанных индексов приближались к случайному распределению при низкой численности жуков в период миграции на поля (до начала размножения) и после того как значительная часть жуков покидала поля сои. Проверка соответствия распределения негативному биномиальному методом моментов также подтверждает неслучайный характер распределения, за исключением дат с низкой численностью кокцинелл, однако большие отрицательные величины критерия T , так же как и в случае с *A. glaucipes* свидетельствуют о том, что распределение менее скошено, чем негативное биномиальное.

Анализ взаимосвязи между параметрами m и m' для отдельных выборок (рис. 4.9) проводился по трем доминирующим видам кокцинелл и стадиям развития (личинки, имаго). Величина коэффициента b незначительно отличалась от значений, близких к нулю во всех случаях, и свидетельствует о том, что основной компонентой распределения является отдельная особь. Наклон линий регрессии с увеличением численности кокцинелл существенно отклонялся от значений, близких к случайному распределению, и был наиболее высоким для *C. septempunctata* и имаго *P. quatuordecimpunctata*. Следует указать и на то, что эмпирические данные за три последовательных года во всех случаях удовлетворительно описывались одной линией регрессии.

В целом степень агрегации особей кокцинелл изменялась в течение сезона подобно флуктуациям численности: была низкой в начале и конце сезона, а в период репродукции, когда численность кокцинелл достигала максимального уровня, усиливалась.

С учетом биологических особенностей кокцинелл, полученные данные можно интерпретировать следующим образом. Количественная реакция кокцинелл на рост популяции жертвы проявляется через увеличение репродуктивной активности. Причем известно [Арефин, Ивлиев, 1984], что доминирующие виды кокцинелл способны реагировать на локальные колебания плотности жертвы (т.е. воспроизводить больше потомства там, где плотность жертвы выше в сравнении с другими участками). Последнее обуславливает неоднородность их распределения и усиление агрегации. Этому способствует и относительно низкая миграционная активность личинок кокцинелл. Сход-

ный характер принимает и распределение молодых жуков, вышедших из куколок, большая часть которых в течение короткого отрезка времени мигрирует за пределы полей сои. Различия в степени агрегированности распределения отдельных видов кокциnellид, вероятно, являются следствием видоспецифичной реакции на локальные скопления жертвы.

4.3.2. Последовательный учет численности

Aphis glycines. Оптимизация методов учета сводится к максимальному сокращению затрат времени и средств на получение информации с сохранением в то же время достаточно высокого уровня достоверности результатов. Один из методов последовательного учета, пригодный как для практических нужд, так и для исследовательских целей, предложен Е. Куно [Kuno, 1969]. Он позволяет оценить плотность популяции с заданным уровнем точности. В его основе лежит уравнение, отображающее отношение суммарной плотности (T_n) и точности объема учета (n) при фиксированном уровне:

$$T_n = \frac{1}{D^2 - 1/nk},$$

где D - заданный уровень точности, n - число учетных единиц, k - экспонента негативного биномиального распределения ($k=1/(b-1)$). Уравнение справедливо для агрегированных типов распределения.

В расчетах использованы данные за 1982 г., т.к. определение размера популяции в практических целях приобретает важное значение при быстром ее росте и высоких уровнях численности. График последовательного учета построен для двух заданных уровней точности 0,1 и 0,2 (рис. 4.10а). Последний уровень приемлем при обычных полевых исследованиях [Southwood, 1966].

Практическое применение метода основано на двойной выборке [Kuno, 1973]. По результатам предварительной выборки (объем и суммарная плотность) на график наносится точка (см. рис. 4.10). Через начало координат и полученную точку проводится прямая линия вплоть до пересечения со стоп-линией. Из точки, отмеченной на стоп-линии, проводится прямая до пересечения с осью абсцисс. Точка пересечения с осью абсцисс и дает необходимый объем выборки с точностью, заданной стоп-линией. Размер второй выборки равен $n_0 - n$. Приблизительный объем первой выборки может быть определен по формуле $n = (b-1)/D^2$, справедливой при $b > 1$. Сравнение оценок, полученных обычным путем (при большом числе учетных единиц) и при

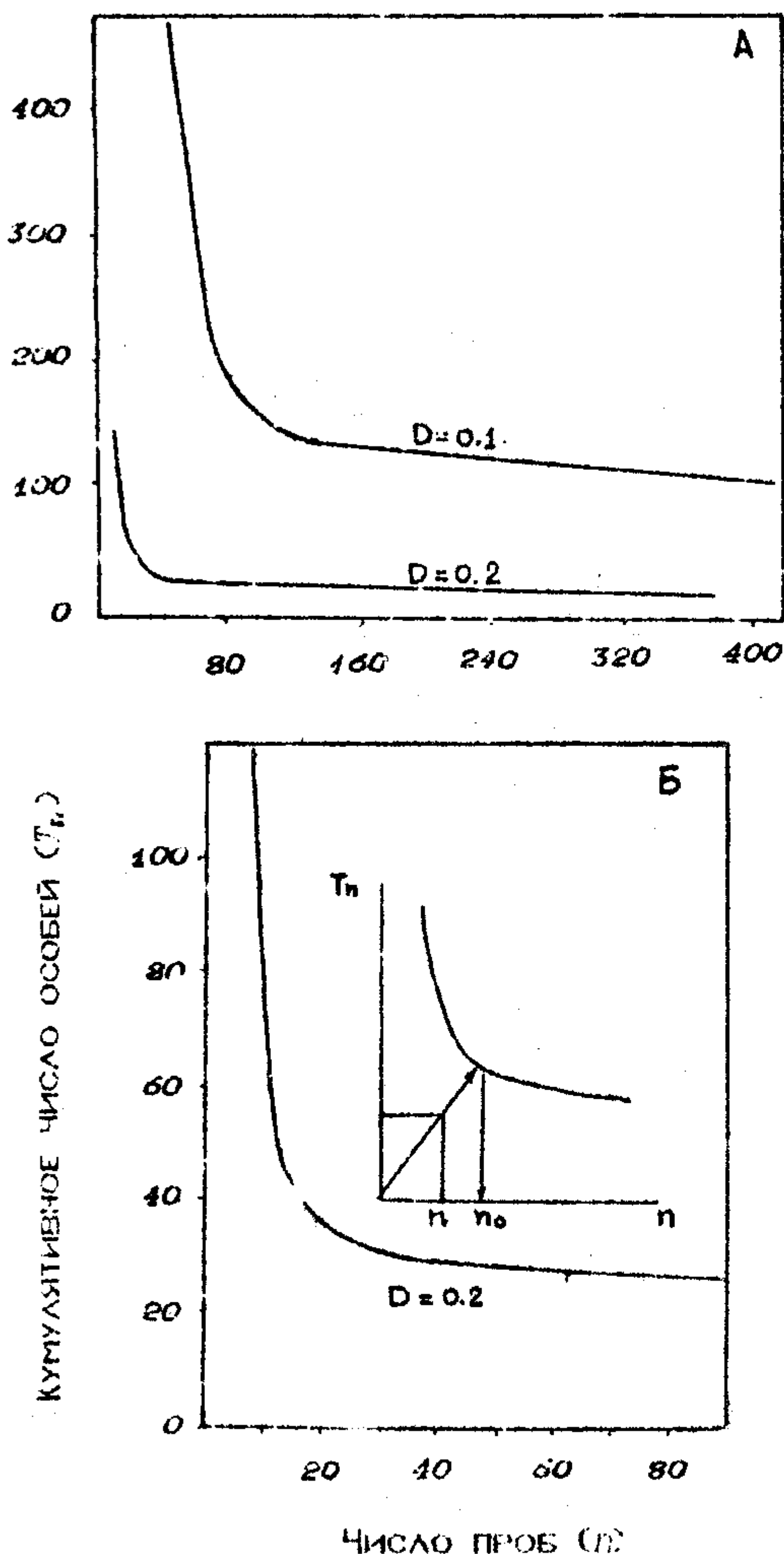


Рис. 4.10. Схемы последовательного учета численности для *Aphis glycines* (А) и *Coccinella septempunctata* (Б) с фиксированным уровнем точности.

использовании последовательного учета, показало, что уровень точности $D=0,2$ достаточен при низкой численности тлей (в конце вегетационного периода сои). Например, средняя плотность особей *A. glycines* на одно растение, определенная обычным способом, составила $3,92 \pm 0,34$ ($n=45$), а с помощью последовательного учета ($D=0,2$) - $3,75 \pm 0,46$ ($n=18$). Однако при высоких значениях плотности тлей уровень значимости, равный 0,2, не дает надежных результатов.

Что касается непосредственно процедуры учетов *A. glycines*, то здесь нужно отметить ряд особенностей. Как ранее установлено [Арефин, Ивлиев, 1984] удаленность от края поля к центру не сказывается сколько-нибудь заметно как на исходной плотности тлей (в начале сезона), так и на динамике численности. Основным источником изменчивости - различия плотности тлей

между отдельными полями (см. гл. 4.1.3). Очевидно, что точки учета в пределах одного поля можно располагать в случайном порядке.

Наилучшая элементарная единица учета - растение, т.к. колонии тлей размещаются не только на листьях, но и в точках роста, завязях бобов, черешках листьев и стеблях растений. Учет плотности только на листьях может привести к существенному искажению результатов.

В период расселения тлей на полях (особенно при сухой погоде в начале сезона) важно учитывать не только плотность особей и процент заселенных растений, но и численность отдельных колоний. Наличие крупных плотных колоний на распускающихся листьях и завязях может предшествовать массовому появлению крылатых форм и резкому росту популяции. Кроме того, при сухой погоде интервалы между учетами, например в 5-7 дней, неприемлемы, т.к. скорость роста популяции может быть очень значительной (рис. 4.1), ограничивает сроки принятия решений о необходимости защитных мероприятий. Пригодный интервал между учетами в период нарастания численности 2-3 дня.

Coccinellidae. Стоп-линия (рис. 4.106) рассчитана для оценки численности личинок *C. septempunctata*, где коэффициент регрессии $b=1,261$. При необходимости более детальной оценки численности одного из доминирующих видов (и стадий развития) стоп-линии могут быть найдены на основе коэффициентов регрессии (рис. 4.9).

4.3.3. Сравнительная эффективность относительных и абсолютных методов учета численности кокцинеллид.

Разные методы определения численности сразу нескольких видов насекомых, например кокцинеллид, могут давать существенно различные результаты. И это может повлечь за собой ошибки, в частности при выявлении характера количественной реакции того или иного вида на рост популяции жертв.

Разработка и оценка сравнительной эффективности методов учета численности популяций насекомых в сообществе сои до сих пор носят фрагментарный характер. Причем данные, приводимые разными авторами, часто противоречивы. Например, Г. Кречмар [Kretzschmar, 1948], впервые использовавший метод фумигации для оценки абсолютной численности популяций насекомых, сделал заключение о том, что метод кошени дает нереальные оценки для многих видов. М. Шепард с

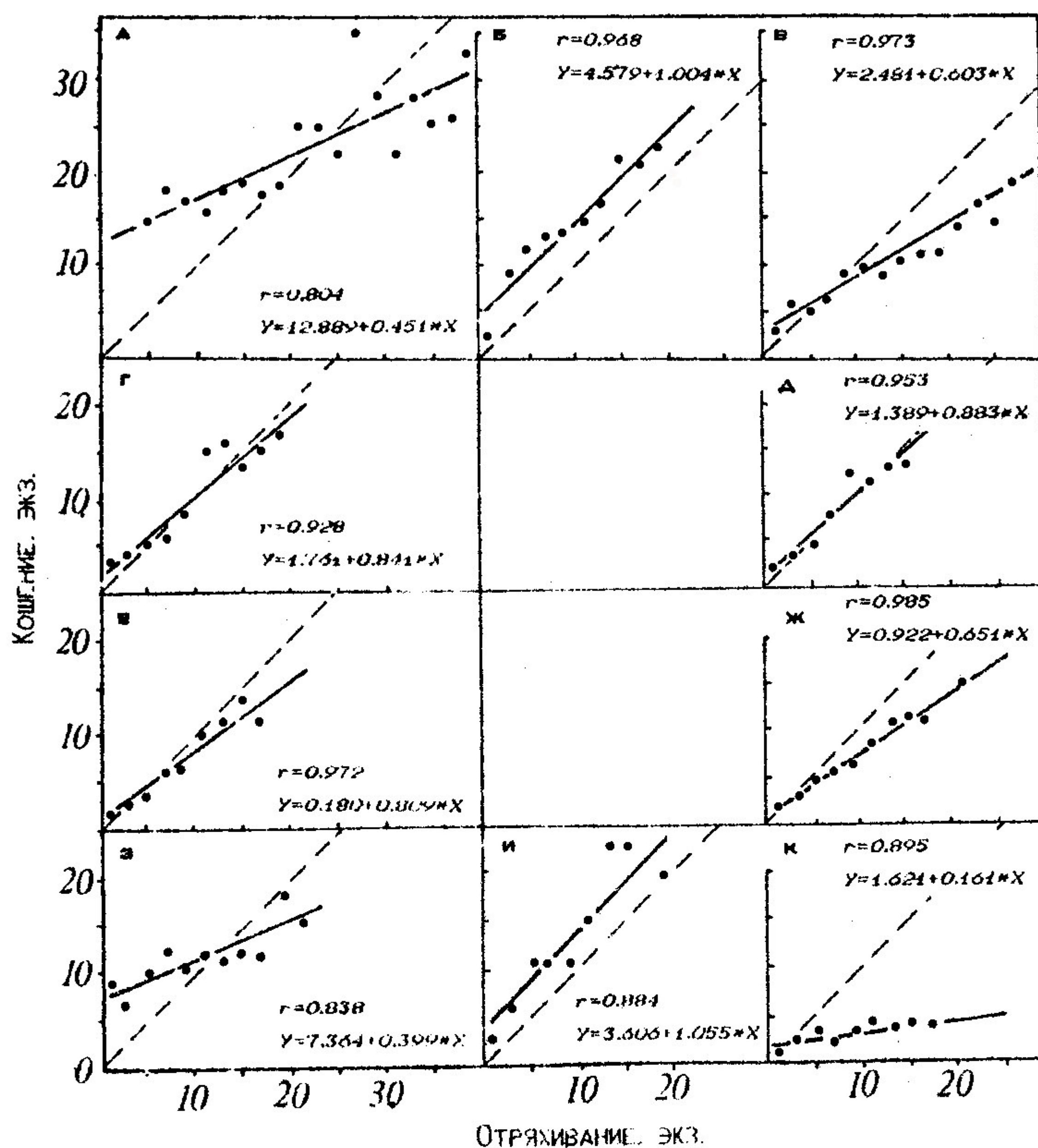


Рис. 4.11. Зависимость между данными учетов численности кокциnellид, полученными двумя методами учета (кошение - число особей на 50 взмахов сачка, отряхивание - число особей на 5 пробы). А-В - все виды кокциnellид (А - имаго + личинки, В - имаго, В - личинки), Г-Д - *Coccinella septempunctata* (Г - имаго, Д - личинки), Е-Ж - *Harmonia axyridis* (Е - имаго + личинки, Ж - личинки), З-К - *Propylea quatuordecimpunctata* (З - имаго+личинки, И - имаго, К - личинки)

соавторами [Shepard et al., 1974] сравнивали отряхивание с кошением и учетом с помощью засасывающего устройства (vacuum-net) и заключили, что отряхивание на полор (shake-cloth technique) достаточно точно предсказывает популяционные тенденции важных видов вредных насекомых. В. Думас с соавторами [Dumas et al., 1962,

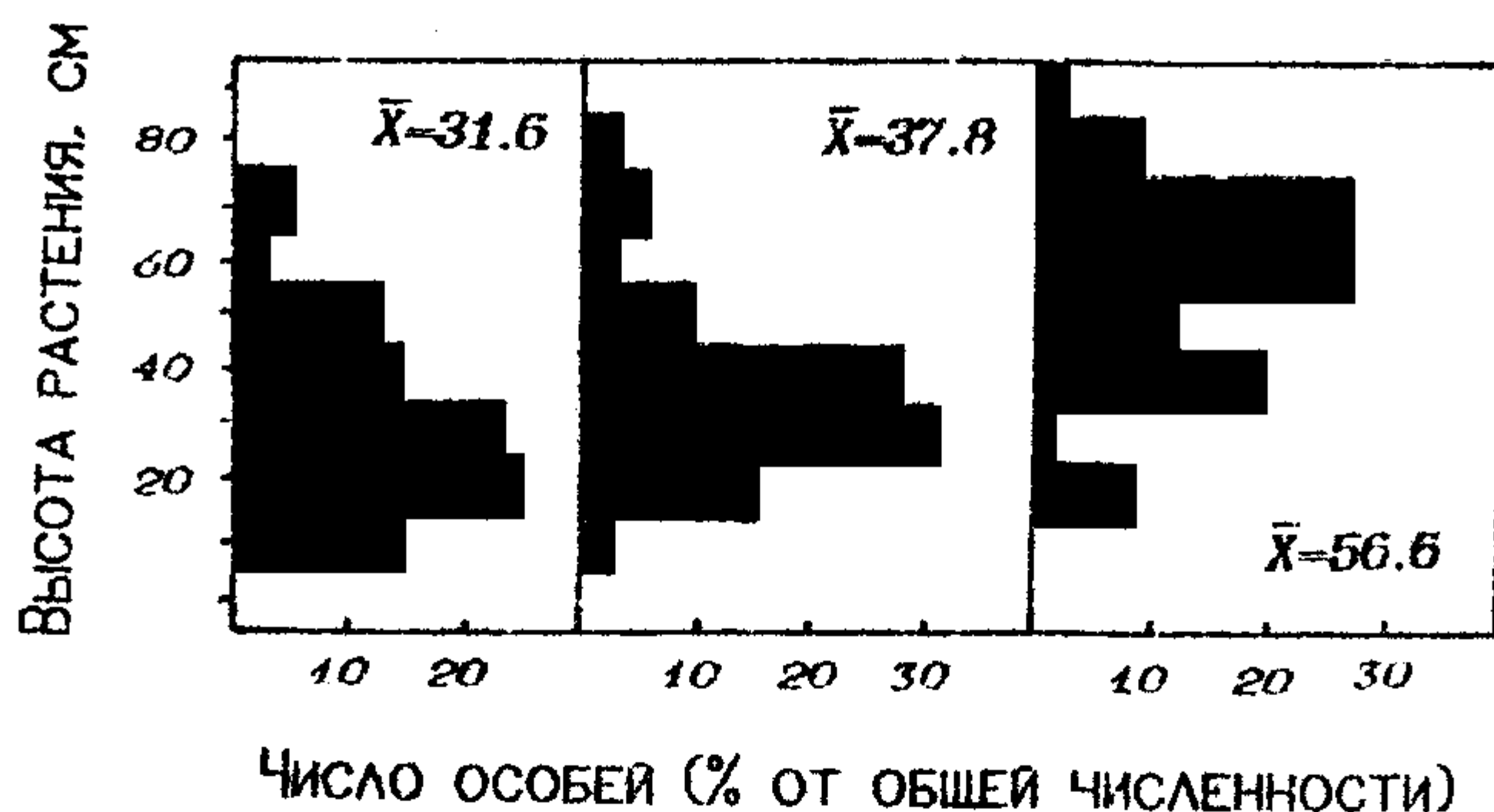


Рис. 4.12. Вертикальное распределение личинок доминирующих кокци-
неллид на растениях сои. А - *Propylea quatuordecim-*
punctata, Б - *Harmonia axyridis*, В - *Coccinella sep-*
tempunctata

1964] отмечали, что на эффективность учета кошением влияет высота растений, различные физические факторы, время суток. М. Коган с соавторами [Kogan et al., 1974] также регистрировали значительные флуктуации в течение дня для *Cerotoma trifurcata* Forster (Coleoptera, Chrysomellidae). Кроме того, ими не было найдено корреляции между числом жуков, собранных двумя способами - кошением и отряхиванием. Л. Педиго с соавторами [Pedigo et al., 1972] было введено понятие относительной точности учета - "relative net precision" (RNP), которое основывалось на вариабельности оценок и стоимости учетов. Было установлено, что кошение дает более высокие значения RNP, чем учет засасывающим устройством при учете гусениц *Platytena scarba* F. (Lepidoptera, Noctuidae). Т. Хиллхауза и Х. Питри [Hillhouse, Pitre, 1974], сравнивая четыре способа кошения и метод отряхивания на полор, также нашли, что метод кошения дает более высокие значения RNP при учете имаго *C. trifurcata* и гусениц чешуекрылых.

Нами для анализа сравнительной эффективности трех методов учета численности кокцинеллид (прямой подсчет на растениях, кошение на 50 взмахов сачка и отряхивание на полор) использован регрессионный метод, который по наклону линии регрессии дает возможность судить об эффективности отдельных методов при учете отдельных видов и стадий развития кокцинеллид. Кроме того, доказано

высокая степень корреляции между данными, полученными 2 и 3 методами дает возможность вести перерасчет относительных показателей (например, число особей кокцинеллид на 50 вамахов сачка) в абсолютные (число особей на 1 растение).

Значительно менее отчетлива связь между результатами, полученными 1-м и 2-м методами ($r=0,460$, $P>0,05$), несмотря на то, что для корреляционного анализа были использованы данные усредненные для каждого поля и каждой даты учета. Прямой подсчет кокцинеллид на растениях значительно хуже предсказывает тенденцию роста численности популяции. В то же время кошение более эффективно при определении численности имаго кокцинеллид ($b=1,004$) (рис. 4.11б) и менее при учете личинок ($b=0,603$) (рис. 4.11в).

При анализе данных по трем доминирующим видам кокцинеллид ясно, что кошение дает хорошие результаты для *C. septempunctata* (имаго и личинки) ($b=0,841$ и $0,883$) и хуже при учете личинок *P. quatuordecimpunctata* ($b=0,161$). Наиболее эффективен метод для учета имаго *P. quatuordecimpunctata* высока ($b=1,055$) (рис. 4.11и). Различия в "уловистости" методов связана с особенностями вертикального распределения личинок и имаго кокцинеллид на растениях сои (рис. 4.12). В частности, личинки и имаго *C. septempunctata* концентрируются преимущественно в верхнем пологе листьев, тогда как личинки *P. quatuordecimpunctata* предпочитают средние и нижние листья. При учетах с помощью энтомологического сачка им захватываются преимущественно верхняя часть полога листьев, в результате значительная часть личинок *P. quatuordecimpunctata* выпадает из учетов.

Касаясь недостатков и преимуществ разных методов учета, можно отметить, что 2-й и 3-й методы применимы лишь для учета численности и определения популяционных тенденций кокцинеллид. В то же время учет яиц, куколок кокцинеллид так же как и других видов афидофагов (яйца, личинки сирфид и златоглазок), возможен только при прямом подсчете на растениях.

В целом, несмотря на довольно высокую вариабельность данных и воздействие на точность учетов различных физических факторов, метод кошения наиболее приемлем для учета хищных кокцинеллид. Он позволяет при небольших затратах времени взять значительное число выборок на большой территории. Кроме того, полезная информация о распределении, агрегации и сезонных флуктуациях может быть получена с помощью кошения даже при очень низкой численности насекомых в природе [Beal, 1935, цит. по: Saugstad et al., 1967].

Глава 5. Чешуекрылые и паразитоиды в сообществе сои

Общие сведения о видовом составе чешуекрылых и паразитоидов (в дополнение к количественным учетам) получены путем регулярных сборов на полях сои гусениц чешуекрылых и дорасщивания их в садках. Особи с признаками заражения наездниками отсаживались в отдельные садки и содержались до выхода имаго паразитов. Общее число особей, собранных для установления их видовой принадлежности и выведения наездников, составило около 2,5 тыс. экз.

Сборы включают ряд видов бабочек из девяти семейств (табл. 5.1, приложение 1). Наибольшим числом видов представлено семейство Noctuidae. Среди них один из массовых вредителей сои *Hypera tristalis* Led., обычными были *Heliothis maritima* Grasl., *Pyrrhia umbra* Hfn. Другие, как например *Hestia c-nigrum* L., часто встречались в одни сезоны и практически отсутствовали в другие. Большинство же видов совок были малочисленны (см. приложение 1). Наиболее разнообразен видовой состав паразитоидов, связанных трофически с гусеницами и куколками Noctuidae (табл. 5.1).

Остальные семейства чешуекрылых представлены одним или несколькими видами. В частности, самый массовый из сем. Tortricidae вид, повреждающий семена сои — *L. glycinivorella*. Другие виды этого семейства, вредители листового аппарата сои *Adoxophyes orana* F.-R., *Clepsis strigana* Hb., встречались нечасто. Практически все наездники, паразитирующие на листовертках (см. рис. 5.1) выведены из гусениц *L. glycinivorella* [Куликова, 1973б]. Из огневок (Pyralidae) обычен на сое *Sitochroa verticalis* L., другой вид — *Lamprosema indicata* F., обнаруживался редко. Сем. Pyralidae представлено всего одним, но многочисленным видом — *Colias erate poliographus* Motsch. Из гусениц и куколок этой бабочки выведено и наибольшее число паразитов (табл. 5.1). Из сем. Nymphalidae на сое встречались только одна бабочка — *Cynthia cardui* L. Представители сем. Lycaenidae, Geometridae на сое малочисленны и в наших сборах не определены до вида. Из кистехвостов (Lymantriidae) зарегистрированы *Orgia recens* L., *O. ericae* Draes., *O. antiqua* L.

Таблица 5.1

Основные взаимосвязи паразитических насекомых и чешуекрылых вредителей сом.

Вид паразита	Семейство чешуекрылых							
	TOR. SICIDAE	PYRALIDAE	PIERIDAE	NYMPHALIDAE	LYCAENIDE	GEOMETRIDAE	LYMANTRIIDAE	NOCTUIDAE
BRACONIDAE								
<i>Rogas schirjaevi</i> Kok.								+
<i>R. pallidator</i> Thunb.								+
<i>R. rossicas</i> Kok.								+
<i>Meterus rubens</i> Nees								+
<i>Orgilus pimpinellae</i> Niez.		+						
<i>Phanerotoma</i> sp. aff. <i>dentata</i> Panz.	+							
<i>Chelonus annulipes</i> Wesm.								+
<i>C.</i> sp. aff. <i>fenestratus</i> Nees.	+							
<i>Neochelonella</i> sp. aff. <i>basalis</i> Curt.	+							
<i>Microplitis mediator</i> Hal.								+
<i>M. pseudomediana</i> Fahr.								+
<i>Apanteles plutellae</i> Kurd.		+						
<i>A. vanessae</i> Reinh.					+			
<i>A. ancilla</i> Nixon					+			
<i>A. congestus</i> Nees.								+
<i>A.</i> sp. aff. <i>fulvipes</i> Hal.								+
<i>Microdus conspicuus</i> Wesm.	+							
ICHNEUMONIDAE								
<i>Acropimpla</i> ? <i>pictipes</i> Grav.		+						
<i>Itoplectis alternatus spectabilis</i> Mats.		+						
<i>Exetastes robustus</i> Grav.								+
<i>E. illusor</i> Grav.								+
<i>Pristomerus</i> sp.	+							
<i>Sinophorus</i> ? <i>xanthostomus</i> Grav.								+
<i>Sinophorus</i> sp.					+			+
<i>Casinaria</i> ? <i>albibasalis</i> Uch.								+
<i>C.</i> ? <i>nigripes</i> Grav.							+	

Вид паразита	Семейство чешуекрылых							
	TORTRICIDAE	PYRALIDAE	PIERIDAE	NYMPHALIDAE	LYCAENIDE	GEOMETRIDAE	LYMANTRIIDAE	NOCTUIDAE
<i>Casinaria</i> sp. 1						+		
<i>Casinaria</i> sp. 2								+
<i>Casinaria</i> sp. 3						+		
<i>Charops striatus</i> Uch.			+					
<i>C. bicolor</i> Szepi.			+					
<i>Disona</i> sp.								+
<i>Spudastica robusta</i> Wol.								+
<i>Campocletis</i> sp. 1								+
<i>Campocletis</i> sp. 2								+
<i>Nepiera</i> ? collector Thunb.								+
<i>Eriborus</i> sp.								+
<i>Hyposoter vulgaris</i> Tschek.			+					
<i>H. sp. aff. didimator</i> Thunb.								+
<i>Therion circumflexum</i> L.								+
TACHINIDAE								
<i>Carcella lucorum</i> Mg.								
<i>Nemrilla floralis</i> Fall.								+
<i>Aplomia confinis</i> Fall.						+		
<i>Phryxe vulgaris</i> Fall.								+
<i>Ph. heraclei</i> Mg.			+					
<i>Phryxe</i> sp.			+					
<i>Pseudoperichaeta insidiosa</i> R.-D.			+					
<i>Exorista larvarum</i> L.								+
<i>Exorista</i> sp.			+					
<i>Blondelia nigripes</i> Fall.								+
<i>Strobliomya tibialis</i> R.								+
<i>Siphona maculata</i> Staeg.								+
<i>Blepharigena erythrocerata</i> R.-D.								+
<i>Pallasia agata</i> Zim.			+					

+ - собственные данные, + - по литературным данным [Куликова, 19786].

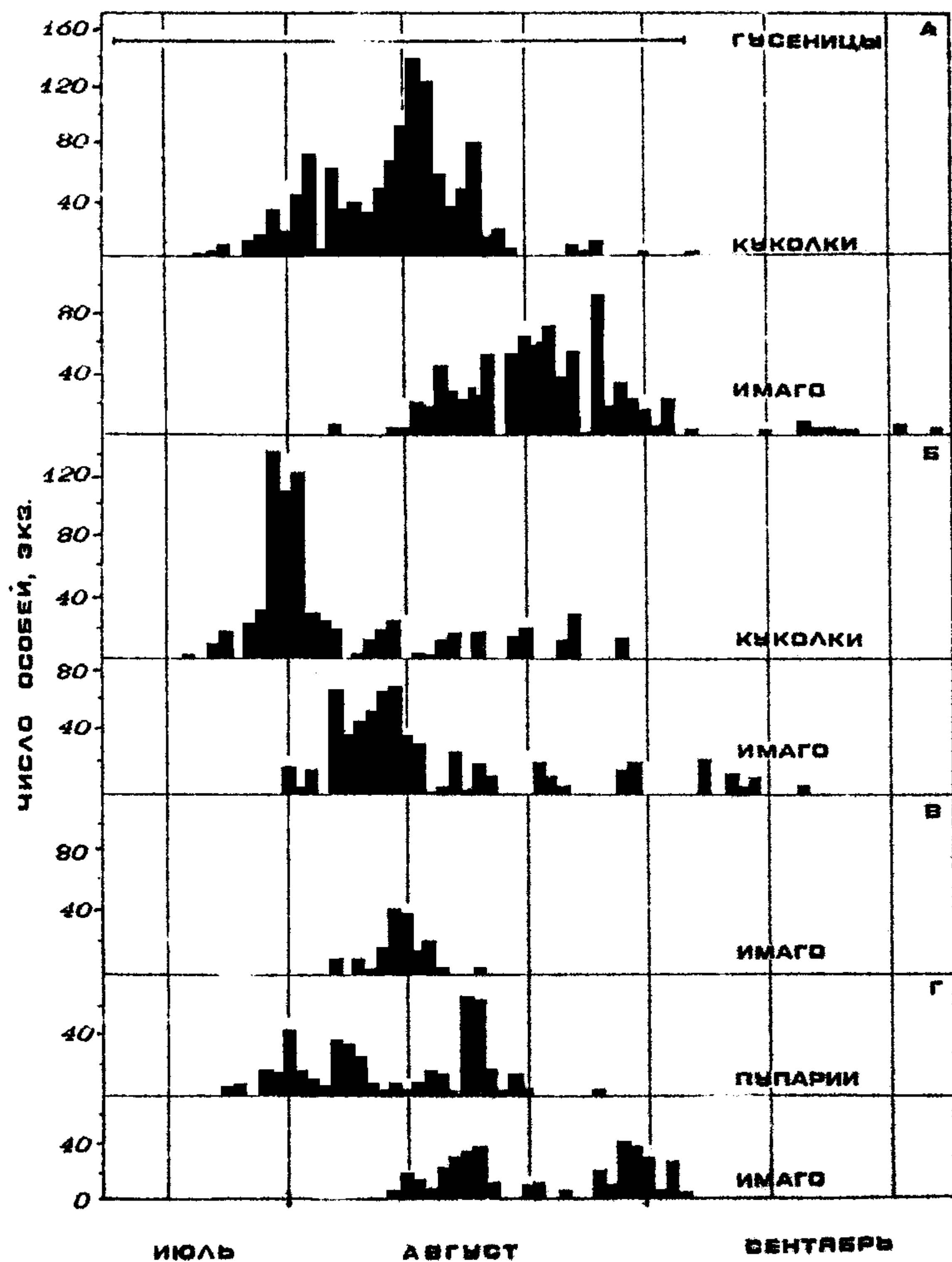


Рис. 5.1. Сезонная динамика соевой желтушки *Colias erate poliocephalus* (а), наездника *Apanteles aucilla* (б), вторичного паразита *Mesochorus* sp. (в) и тахины *Phryxevulgaris* sp. (г).

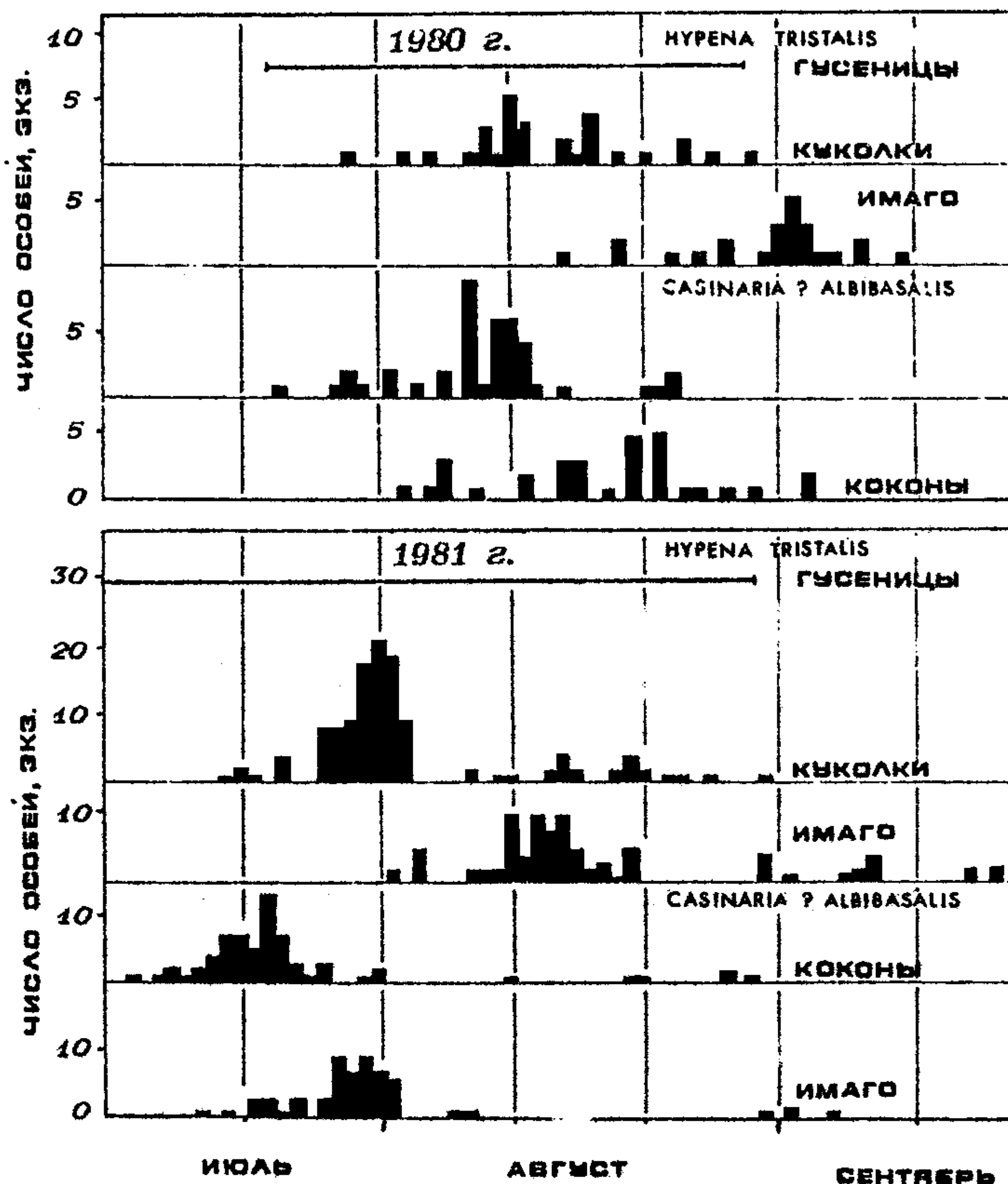


Рис. 5.3. Сезонная динамика усадки мрачной *Hypena tristalis* и наездника *Casinaria (?) albibasalis*.

Медведицы (Arctidae) *Spilosoma punctaria* Cramer, *S. niveum* Mgn., *Phragmatobia fuliginosa* Hfn. на сее редки, их паразиты известны только по литературным данным.

Несмотря на ощутимые колебания численности отдельных видов, в Приморье значительных (по площади и размеру ущерба) вспышек массового размножения чешуекрылых фитофагов не наблюдалось, хотя некоторые из перечисленных видов являются потенциально опасными и вспышки численности их зарегистрированы в других регионах [Машен-

ко, 1984]. Последнее заставляет предположить существование эффективных механизмов регуляции численности (паразиты, хищники, патогены). Некоторые примеры высокой эффективности паразитоидов чешуекрылых на сое в Приморье известны из литературных данных [Куликова, 1978б].

Различия в степени зараженности паразитами отдельных видов чешуекрылых [Арефин, Ивлиев, 1984б] во многом определяются особенностями биологии хозяина. Немаловажное условие эффективности паразитов - более короткий жизненный цикл, чем у хозяев. Последнее позволяет паразитам с коротким жизненным циклом быстрее наращивать численность, нежели паразитам с синхронизированным циклом [Барли и др., 1978]. В частности, *C. erate poligraphus*, *H. tristalis* развиваются в двух перекрывающихся генерациях ежегодно, что обеспечивает почти постоянное присутствие в течение длительных отрезков времени стадий хозяина доступных для заражения наездниками (рис. 5.1, 5.2). В результате обилие относительно специализированных к этим вредителям наездников постоянно поддерживается на достаточно стабильном и высоком уровне.

Сложнее на основании имеющихся данных [Арефин, Ивлиев, 1984б] объяснить сравнительно низкую эффективность паразитов других обычных видов совок - *P. umbra* или *H. maritima*.

Материалы, полученные по фауне паразитических насекомых и их связях с определенными видами хозяев, не являются исчерпывающими. Отметим, однако, что в видовом списке наездников - паразитов чешуекрылых на полях сои преобладают виды триб Campoplegini и Limnerini (Hymenoptera, Ichneumonidae). Отдельные представители этих триб, например *Nepiera* ? *collector* Thunb., *Hyposter* sp. aff. *didimator* Thunb., *Campoletis* sp. 2, а также некоторые бракониды (например *Microplitis mediator* Hall.) не отдают явного предпочтения одному виду хозяина, паразитируя на гусеницах разных видов совок или даже видов из разных семейств. По этому поводу Д. Р. Каспарян [Опред. насекомых Европ. части СССР, 1981: 29] замечает, что круг хозяев отдельных родов и видов ихневмонид обычно ограничен группой видов или родов одного семейства насекомых или группой семейств одного отряда, обычно характеризующихся биологическим или габитуальным сходством заражаемой стадии. В сообществе насекомых на сое, однако, некоторые виды из этих систематических групп тесно связаны с одним видом хозяина. Примеры такого рода - *Chrops bicolor* Szepi., *Hyposter* ? *vulgaris* Tschek. - обычные па-

паразиты гусениц *C. erate poliographus* или *Casinaria ? albibasalis* Uch. Последний в массе заражал гусениц *H. tristalis* и лишь однажды был выведен из гусениц *P. umbra*.

В конкретных сообществах наездники, скорее всего, специализированы по двум направлениям: либо это приуроченность к одному (чаще доминирующему) виду хозяина, либо к нескольким видам близкой фенологией и поведением.

Обширный биогеографический анализ факторов, влияющих на богатство видов паразитов, связанных с теми или иными насекомыми фитофагами [Hawkins, Lawton, 1987; Hawkins, 1988], позволил установить, что географический ареал насекомых хозяев и структурная сложность растения-хозяина наиболее важные факторы в определении богатства видов паразитоидов. Эти данные не поддерживают идею том, что фитофаги, питающиеся на многих видах растений, должны иметь большее число видов паразитоидов, чем фитофаги связанные немногими видами растений. Богатство видов паразитоидов в отдельных группах фитофагов в значительной степени зависит от особенностей трофических ниш фитофагов и нарастает по мере снижения мобильности насекомых-хозяев и наиболее высоко у листовых минеров. Однако с увеличением затупленности насекомых число видов паразитоидов снижается. Для фитофагов, образующих галлы и повреждающих корни растений оно минимально.

Глава 6. Организация ассамблей жужелиц

Фауна насекомых монокультур является примером "элементарного" сообщества, которое образуется обычно на узкой основе - вокруг одного вида растения (*component community* - sensu Root, 1973). Сообщества такого рода - часть более сложных видовых объединений (*complex community* - Root, 1973), каждое из которых представляют собой сложную смесь "элементарных" сообществ.

В этом смысле неспециализированные хищные членистоногие в агроэкосистемах выполняют функцию звеньев, интегрирующих простые сообщества в сложные (или составные) [Root, 1973; Gilbert, 1979]. Другой важной функцией, выполняемой неспециализированными хищниками в агроэкосистемах, является поддержание стабильности структуры сообществ в целом [Glasser, 1979]. Это в значительной степени отличает их от специализированных хищников, регулирующих численность популяций отдельных видов фитофагов.

Жужелицы как неспециализированные хищники составляют существенную долю среди насекомых монокультуры сои (см. гл. 3.3), и играют значительную роль в процессах, происходящих в сообществе.

Как было отмечено выше (см. гл. 3.4), поля монокультур являются примером нестабильной среды, в которой происходит ежегодное возобновление фауны насекомых. Для жужелиц, несмотря на способность части видов к зимовке на полях [Desender, 1982], важными оказываются источники (о окружающие поля естественные местообитания), откуда происходит рекolonизация полей [Lyngby, Nielsen, 1980; Wallin, 1985]. Мало известно об ассамблеях жужелиц, связанных с полями монокультур, как части более обширного объединения видов в среде, охватывающей большой спектр местобитаний. Ниже мы делаем попытку анализа подобного рода.

Общая методика исследования описана в гл. 3.2. На рис. 6.1 представлена схема размещения 17 постоянных точек учетов на местности, где проводились исследования, а в табл. 6.1 - краткая характеристика учетных точек, в которых располагались ловушки.

Таблица 6.1

Характер биотопов в постоянных точках наблюдений

Точка	Биотоп			Примечание
	1987	1988	1989	
1-1a	лес	лес	лес	<i>Quercus mongolica</i> , <i>Tilia mandschurica</i> , <i>Ulmus propinqua</i>
2	луг	луг	луг	
3	луг	луг	луг	
4	пшеница	овес	соя	Край поля рядом с точкой 1
5	пшеница	овес	соя	Рядом с опорой электролинии
6-6a	соя	соя	гречиха	Два параллельных ряда ловушек
7	овес	клевер	клевер	В 1988 и 1989 гг. значительная примесь полыней и злаковых. Ближе к краю поля. Рядом с точкой 9.
7a	овес	клевер	клевер	Как точка 8. Центр поля.
8-8a	лес	лес	лес	<i>Quercus mongolica</i> , <i>Tilia mandschurica</i> , <i>Ulmus propinqua</i> с более густым подлеском чем в точке 1. Два параллельных ряда ловушек
9	луг	луг	луг	
10-10a	соя	соя	овес	Два параллельных ряда ловушек
11	залежь	залежь	залежь	<i>Bromus inermis</i> с примесью полыней, ромашки и клевера. Залежь с 1987 г.
12	ивняк	ивняк	ивняк	<i>Salix</i> spp. с густой порослью <i>Urtica</i> sp., <i>Humulus lupulus</i> и <i>Spiraea</i> sp.

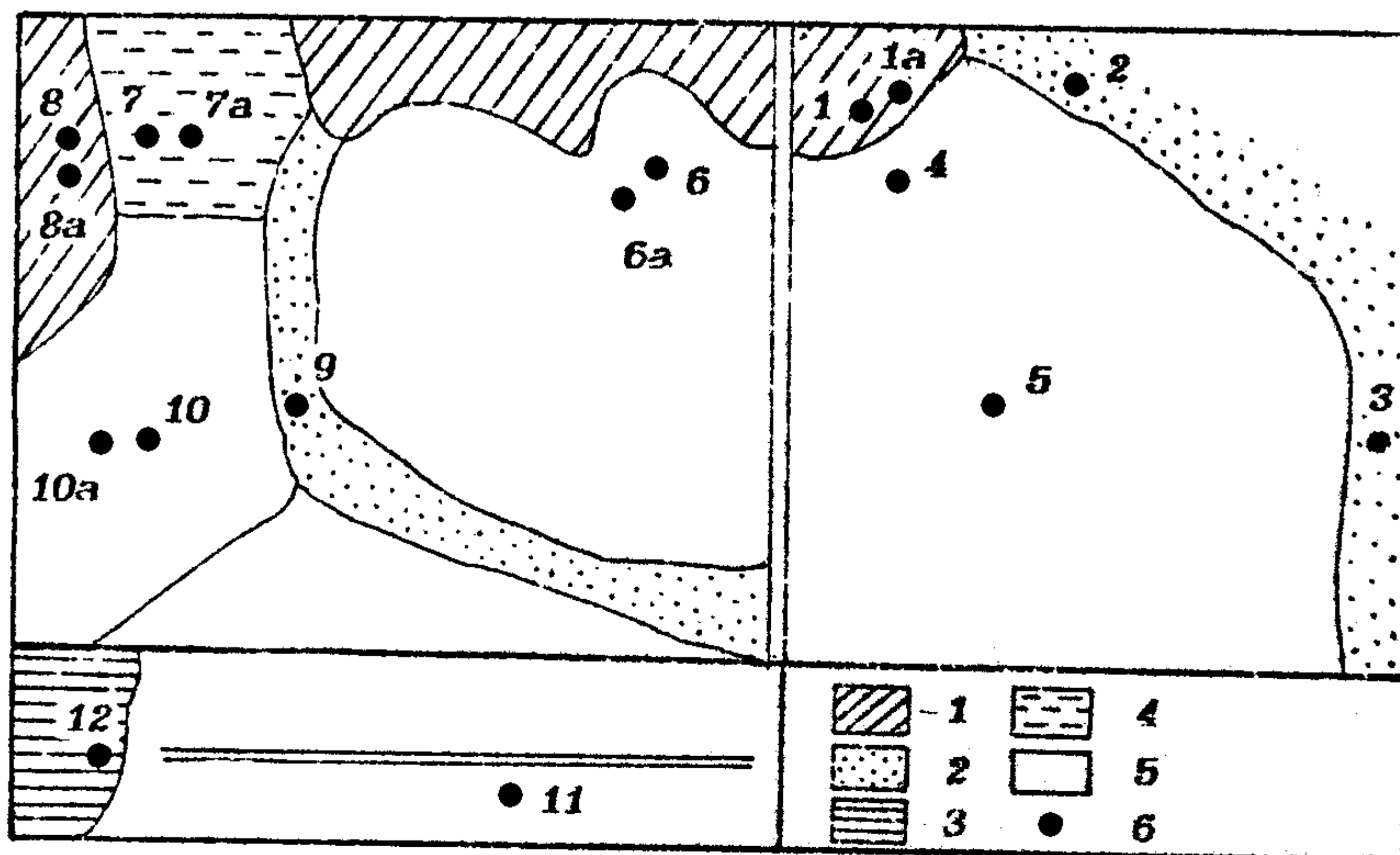


Рис. 6.1. Схема размещения почвенных ловушек в районе исследования. 1 - леса, 2 - луга, 3 - ивняк, 4 - поле со сменой культуры овса на клевер, 5 - поля монокультур, 6 - точки размещения ловушек.

6.1. Структура ассамблей жужелиц

В целом за три года собрано 12841 экз. 94 видов жужелиц: 4787 и 62 в 1987 г., 4632 и 65 в 1988 г., 3422 и 74 в 1989 г., соответственно. Полный список и суммарное обилие видов в отдельных учетных точках представлены в приложении.

Структурное сходство полученной серии выборок из разных местообитаний за три года (17 точек - суммарные данные) было проанализировано с помощью двух методов: ординации методом главных координат и иерархического кластерного анализа [Legendre, Legendre, 1983]. В обоих случаях проводился анализ видового состава без учета обилия видов. В качестве меры сходства использовали метрику Жаккарда.

Поскольку на диаграмме ординации отражены дистанции между точками, она дает зрительное представление об относительном композиционном сходстве выборок (рис. 6.2). Большинство выборок из экологически сходных местообитаний образуют в плоскости ординации

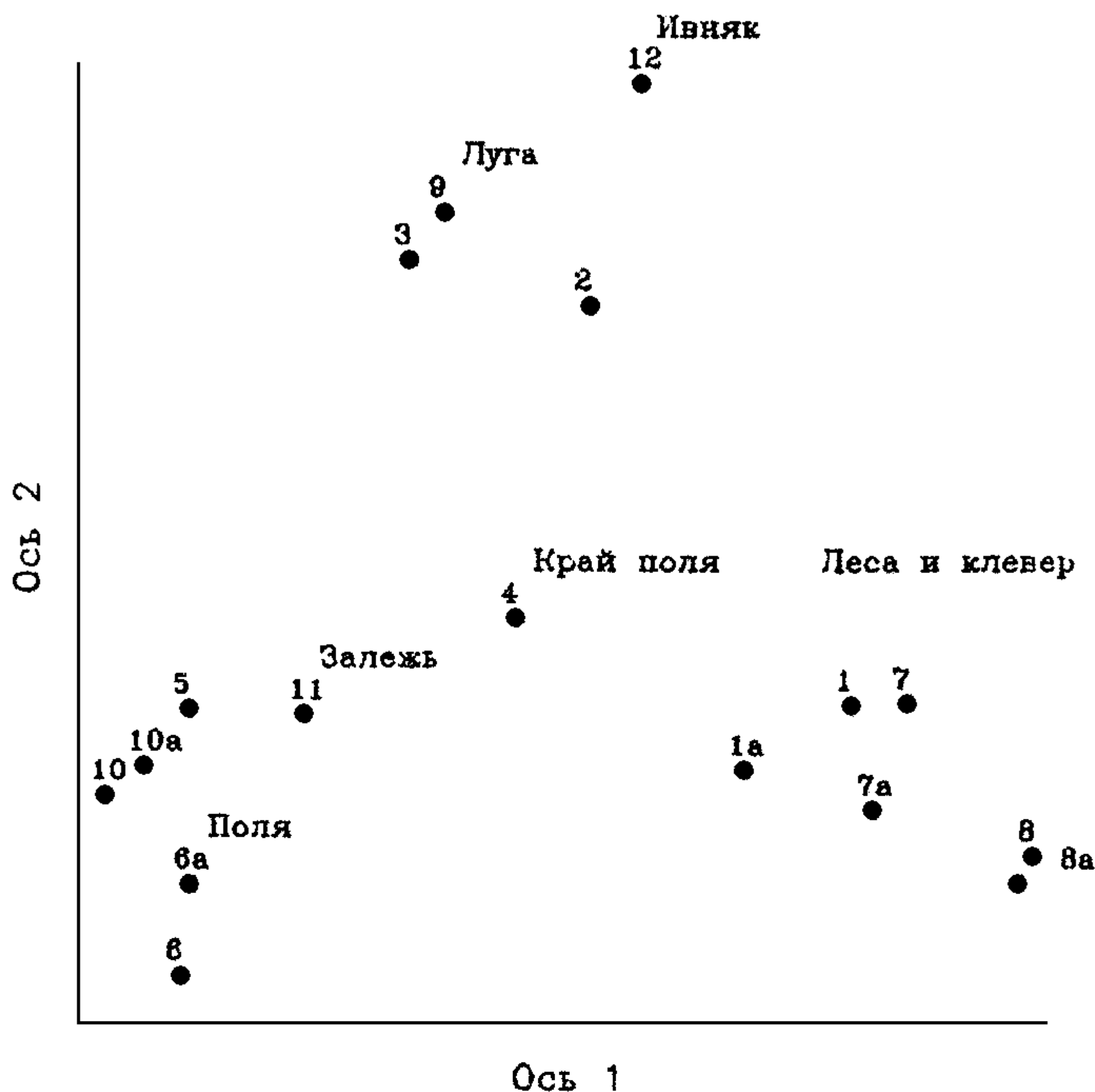


Рис. 6.2. Ординация выборок жужелиц из разных местообитаний по видовому составу на первых двух осях методом главных координат. Нумерация точек в соответствии с табл. 6.1.

соответствующие им группы: 1) луга, 2) все выборки, сделанные на полях монокультур+залежь, 3) лес и выборки из точки 7, примыкающей к одной из лесных точек. Выборка из точки 12 (ивняк) занимает обособленное положение. В целом выборки расположены в некоторой упорядоченной последовательности. По оси OX образуется градиент в соответствии с типом местообитания: монокультуры+залежь > луга > ивняк > лес, а по оси OY , вероятно, градиент по локальному разнообразию среды в надпочвенном ярусе: от местообитаний с наименее разнообразными условиями, с преобладанием одного вида растений (монокультуры) или низким разнообразием травянистой растительности в нижнем ярусе (лес) до местообитания с наиболее разнообразной растительностью и повышенной влажностью (ивняк). Исключение составляют точки 4 (край поля) и 7 (клевер), первая из которых

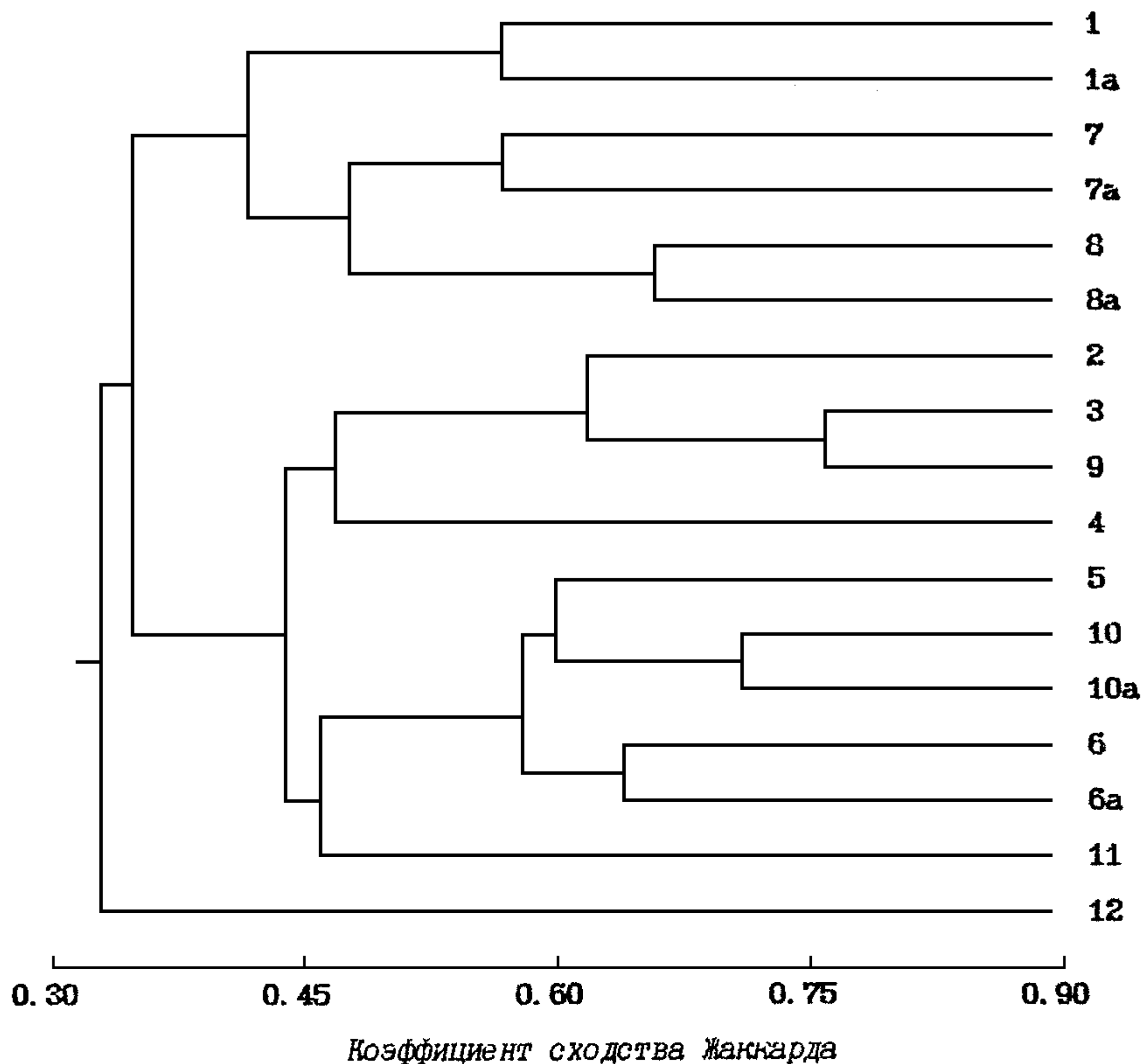


Рис. 6.3. Группирование выборок жужелиц по сходству видового состава при иерархическом кластерном анализе (объединение кластеров методом UPGMA). Нумерация выборок в соответствии с табл. 1.

занимает промежуточное положение в плоскости ординации, что говорит о сочетании элементов характерных для видового состава монокультур, лугов и лесов, а вторая включает значительное число видов, характерных для лесных местобитаний. Сходное группирование выборок по сходству видового состава иллюстрируют результаты кластерного анализа (рис. 6.3).

В табл. 6.2 представлены характеристики суммарных выборок жужелиц из исследованных точек. Отмечается следующая общая тенден-

Таблица 6.2

Число видов (S), суммарная численность (N), видовое разнообразие (H'), выровненность (J') и средняя скорость оборота видов (T) в суммарных выборках жукелиц из исследованных точек за 1987-1989 гг.

Точка	S	N	$H' \pm 95\%ci$	$J' \pm 95\%ci$	T
1	34	386	$2,407 \pm 0,004$	$0,682 \pm 0,002$	38,9
1a	32	338	$2,499 \pm 0,004$	$0,721 \pm 0,002$	39,7
2	37	507	$2,376 \pm 0,003$	$0,658 \pm 0,002$	37,0
3	30	252	$2,548 \pm 0,006$	$0,749 \pm 0,003$	36,4
4	28	596	$2,222 \pm 0,002$	$0,668 \pm 0,001$	44,1
5	26	1211	$2,229 \pm 0,001$	$0,703 \pm 0,001$	24,4
6	20	978	$1,705 \pm 0,002$	$0,569 \pm 0,001$	22,3
6a	21	1064	$1,715 \pm 0,002$	$0,563 \pm 0,001$	39,3
7	44	531	$2,557 \pm 0,004$	$0,675 \pm 0,002$	42,9
7a	33	345	$2,440 \pm 0,004$	$0,697 \pm 0,002$	46,6
8	32	342	$2,626 \pm 0,004$	$0,757 \pm 0,002$	41,6
8a	36	403	$2,618 \pm 0,004$	$0,730 \pm 0,002$	36,4
9	33	447	$2,521 \pm 0,004$	$0,721 \pm 0,002$	35,0
10	22	1510	$2,162 \pm 0,001$	$0,699 \pm 0,001$	19,1
10a	22	1589	$2,068 \pm 0,001$	$0,669 \pm 0,001$	27,7
11	23	585	$2,023 \pm 0,002$	$0,645 \pm 0,001$	34,6
12	48	958	$3,047 \pm 0,001$	$0,787 \pm 0,001$	31,1

ция: число видов на полях монокультур значимо меньше, чем в естественных местообитаниях (U -критерий Манна-Уитни, $u=3,11$, $P=0,001$) и, наоборот, общее обилие там выше ($u=2,97$, $P=0,002$). Существуют значимые различия между этими двумя типами местообитаний и по двум другим характеристикам: видовому разнообразию ($u=3,11$, $P=0,001$) и выровненности ($u=2,33$, $P=0,01$). Здесь из тестирования исключена точка 7, по своим характеристикам (табл. 6.2, рис. 6.3) явно более тяготеющая к естественным местообитаниям.

6.2. Распределение видов по местообитаниям

Структура ассамблей жукелиц, связанных с разными типами местообитаний, как было показано выше, различны. Большинство видов

преобладают в одном или двух типах местообитаний (приложение 2). Однако трудно получить реальную оценку о распределении видов с низким обилием. Поэтому мы ограничились анализом 37 наиболее обильных видов ($M \geq 15$). Наглядное представление о предпочтениях рассматриваемого набора видов жужелиц дает рис. 6.4, на котором приведена диаграмма разброса точек видов и центры притяжения (*barycenter*) соответствующих местообитаний, полученная методом анализа соответствий (*correspondence analysis*) [Legendre, Legendre, 1983]. Как и при анализе полных списков видов в данном случае выборки образуют группы по типам местообитаний. Исключение из анализа редких видов снизило своеобразие выборок из точек 2, 3, 4, 7 и 9 и сблизило их с выборками с полей монокультур (сравни с рис. 6.3). Точки видов в пространстве координат распределяются в соответствии с их наиболее вероятным преобладанием в той или иной группе выборок. Часть видов занимает промежуточное положение. Результаты анализа рис. 6.4 и таблицы приложения сведены в табл. 6.4.

Только один вид *Harpalus modestus* явно преобладает на лугах. Все 13 видов, относимых анализом соответствий к группе полевых, в той или иной степени преобладают на монокультурах. В эту группу попадают виды с наибольшим обилием (см. приложение 2) и широким спектром занимаемых местообитаний (среднее число занимаемых местообитаний $M=11,47 \pm 0,62$). Нет ни одного вида с узким локальным распределением по местообитаниям. Здесь отсутствуют лесные виды, но и нет видов, строго приуроченных к полям монокультур. Возможно, наиболее тесно связаны с полями монокультур *Pseudoophonus ussuriensis* и *P. eous*, численно наиболее преобладающие на них, но в то же время обычные и в некоторых других местообитаниях.

Для лесных местообитаний характерны 6 видов с узким локальным распространением или тяготеющим к лесным участкам ($M=5,42 \pm 0,32$). Наибольшим своеобразием отличается точка 12 (ивняк). Из 6 видов с относительным преобладанием в этом местообитании два вида (*Carabus hummeli*, *Pterostichus aberrans*) зарегистрированы только в этой точке. Для остальных 4 видов также характерно узкое локальное распространение ($M=1,92 \pm 0,45$).

Для остальных 11 видов характерно смешанное или неявно выраженное распределение по местообитаниям (приложение 2). *Pt. sulci-*

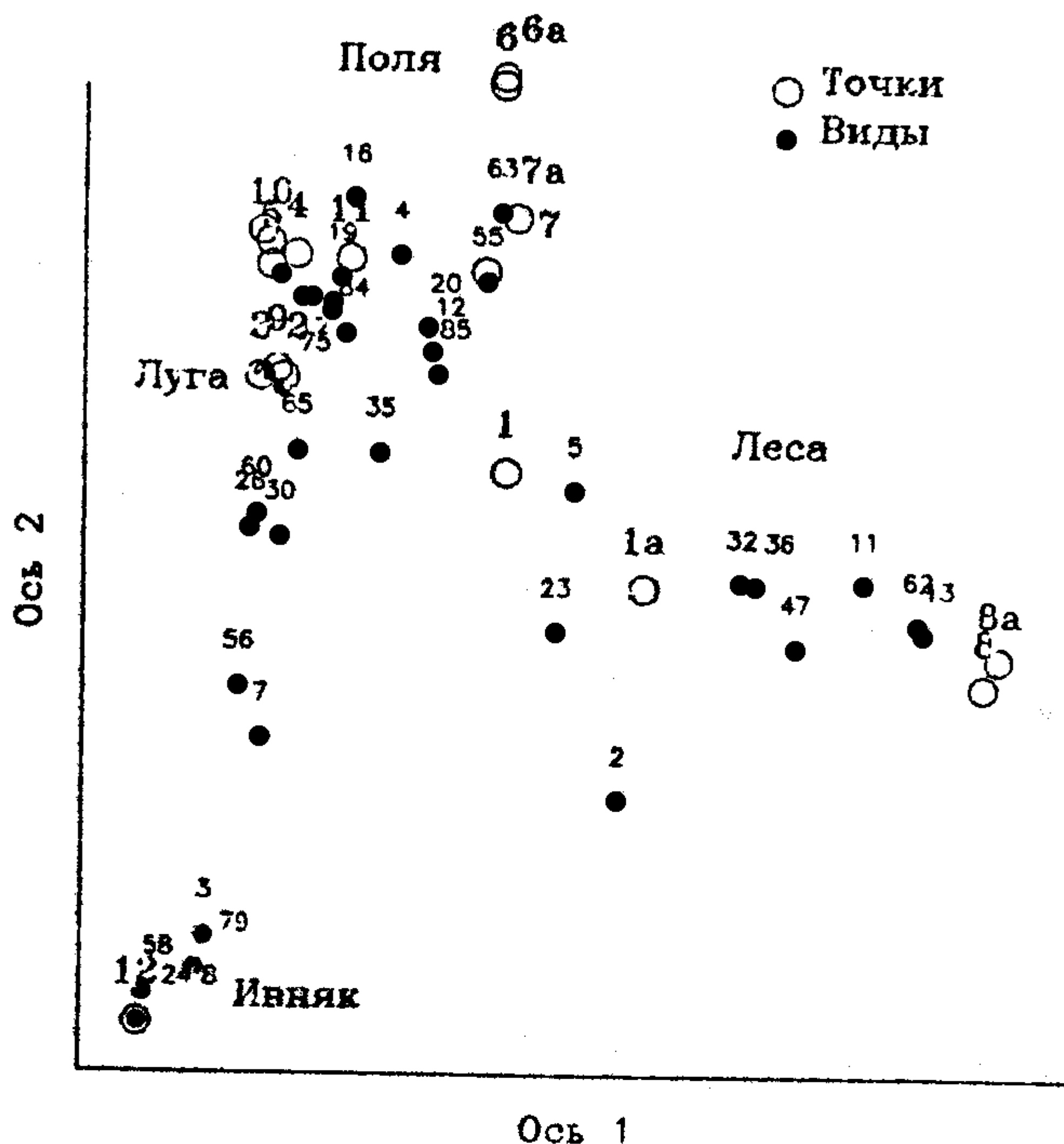


Рис. 6.4. Совмещенная диаграмма ординации выборок и видов по количественным данным о 36 наиболее обильных видов методом анализа соответствий. Нумерация видов в соответствии с приложением 2, выборок - с табл. 6.1.

tarsis имеет наиболее равномерное распределение по местообитаниям ($M=15,05$).

6.3. Факторы, влияющие на формирование ассамблей жуков монокультур

Локальное распределение видов жуков и их обилие значительно варьируют среди местообитаний и зависят от наличия жертв, степени покрытия растительностью, структуры почвы, температуры и влажности [Thiele, 1977]. Как показано выше (гл. 6.1), структура ассамблей жуков, рассматриваемая нами в локальном масштабе, в

первую очередь обусловлена типом местообитания (тип растительности и связанные с ним различия в физических характеристиках среды). Выборки из исследованных точек образуют градиент, соответствующий градиенту среды (рис. 6.3), т.е. характер биотопа является ключевым для формирования ассамблей жужелиц.

В ассамблеи естественных местообитаний входят, главным образом, виды с узким локальным распространением, т.е. "стенотопные" виды. Тогда как виды характерные для монокультур, также обычны во многих других типах местообитаний, т.е. имеют более высокую степень "авритопности", чем другие виды. Исходя из этого, можно предположить, что способность к активной миграции и размножению на полях монокультур обладают виды обитающие в широком спектре местообитаний и тем самым, вероятно, преадаптированные к условиям полей монокультур. При этом наиболее очевидным и значимым источником миграции видов выступают луговые ассамблеи жужелиц, которые по видовому составу наиболее сходны с полями (рис. 5.3 и 6.4).

Относительная простота среды полей монокультур приводит к снижению видового разнообразия жужелиц, чем они резко отличаются от естественных местообитаний. Снижение видового разнообразия происходит не только из-за неспособности видов обитать в условиях полей монокультур, но и зависит от степени дисперсионной активности (главным образом через полет) [den Boer, 1977, 1979]. Существует мало прямых оценок дисперсионной активности и практически нет таких данных для рассматриваемых нами видов. Однако П. Ден Боер [den Boer, 1977] установил, что наблюдается прямая зависимость между способностью к расселению и показателем DPS. DPS (*frequency Distribution of observed Population Sizes*) легко определяется из многолетних данных по численности видов в разных местообитаниях [подробно см. den Boer, 1977]. В табл. 6.3 представлены значения DPS для 37 наиболее обильных видов. Только у видов, связанных с ивовыми зарослями, наблюдаются низкие значения DPS. Для видов остальных групп характерны высокие значения DPS. Между значениями DPS этих групп наблюдается значительное перекрытие. П. Ден Боер [den Boer, 1979] показал, что наиболее высокие значения DPS характерны для видов преобладающих в нестабильных местообитаниях, в частности на культивируемых участках. Наблюдаемое в нашем случае преобладание видов с высокими значениями DPS можно связать с общей деградацией среды вызванной сельскохозяйственной практикой в исследуемом нами районе. Сниже-

Таблица 6.3
Биотопические группы жуужелиц, среднее число
занимаемых местообитаний (M) и значения DPS

Вид	M	DPS
Тяготеющие к полям		
<i>Chlaenius pallipes</i>	14,67	0,567
<i>Poecilus fortipes</i>	14,11	0,724
<i>Poecilus encopoleus</i>	13,48	0,633
<i>Calathus halensis</i>	13,40	0,621
<i>Calosoma chinense</i>	13,30	0,651
<i>Pseudoophonus eous</i>	12,03	0,627
<i>Epaphius dorsostriatus</i>	11,90	0,710
<i>Pseudoophonus ussuriensis</i>	11,39	0,610
<i>Pterostichus haptoderoides</i>	10,58	0,641
<i>Bembidion mandlii</i>	9,25	0,677
<i>Chlaenius posticalis</i>	8,78	0,755
<i>Poecilus nitidicollis</i>	8,48	0,701
<i>Lasiotrechus discus</i>	7,76	0,727
Луговые и тяготеющие к лугам		
<i>Harpalus modestus</i>	3,05	0,645
Ивняк		
<i>Amara similata</i>	4,02	0,694
<i>Nebria coreica</i>	3,50	0,674
<i>Trichotichnus coruscus</i>	2,68	0,647
<i>Curtonotus giganteus</i>	1,42	0,473
<i>Carabus hummeli</i>	1,00	0,296
<i>Pterostichus abherans</i>	1,00	0,340
Лесные и тяготеющие к лесам		
<i>Pterostichus shingarevi</i>	6,20	0,642
<i>Pterostichus tuberculiger</i>	6,01	0,628
<i>Carabus smaragdinus</i>	5,84	0,714
<i>Synuchus orbicollis</i>	5,81	0,724
<i>Carabus venustus</i>	4,65	0,697
<i>Pseudoophonus coreanus</i>	4,06	0,634
Виды со смешанным и неясным выбором		
<i>Pterostichus sylvitarsis</i>	15,05	0,717

ние разнообразия среды неизбежно приводит к локальному исчезновению стено-топных видов, имеющих низкие значения DPS [den Boer, 1977, 1979]. Последнее хорошо иллюстрирует пример ивовых зарослей, имеющих наиболее своеобразный набор видов с узким локальным распределением. Небольшой по площади окруженный полями этот участок предоставляет условия обитания для многих видов, которые отсутствуют в других местообитаниях.

На фоне общего снижения видового разнообразия жуужелиц на возделываемых полях возможны ситуации, когда это снижение чивелируется проникновением на поля видов несвойственных для этого местообитания. Примером этого могут служить три точки в нашем исследовании (точки 4, 5 и 7). Первая расположена

Продолжение таблицы 6.3

Вид	M	DPS
<i>Pseudophonus jureceki</i>	13,17	0,711
<i>Pterostichus prolongatus</i>	9,26	0,715
<i>Carabus tuberculatus</i>	8,75	0,757
<i>Pterostichus microcephalus</i>	8,02	0,728
<i>Anisodactylus signatus</i>	7,95	0,737
<i>Carabus granulatus</i>	7,88	0,726
<i>Poecilus reflexicollis</i>	7,29	0,696
<i>Carabus arcensis</i>	6,73	0,719
<i>Amara plebeja</i>	4,10	0,641
<i>Leisus niger</i>	3,70	0,661

на краю поля рядом с участком леса (точка 1). Вторая, на том же поле в центре рядом с опорой электролинии, под которой расположен небольшой участок не подвергающийся распахииванию и заросший естественной растительностью. Третья - небольшое поле (около 0,25 кв. км) окруженное куртинами леса. На этих трех

участках видовое разнообразие жуков значительно отличается от такового на других полях (табл. 6.2). При этом выборки из точки 7 наиболее близки по большинству своих характеристик к естественным местообитаниям, а из точки 4 занимают промежуточное положение (табл. 6.2, рис. 6.2 и 6.3), независимо от смены культур (табл. 6.1). Относительное увеличение (или сохранение) разнообразия в этих трех точках имеет сходную основу (близость естественных местообитаний откуда происходит проникновение видов), но осуществляется по разному. Сравнение скорости ежегодного оборота видов (табл. 6.2) показывает, что видовой состав в точке 5 более стабилен, чем в точках 4 и 7, где он более подвижен. При этом в точке 4 и 7 сохраняется ядро, составленное видами, постоянно присутствующими в этих точках и в своей основе принадлежащими к выделенной нами группе видов монокультур (рис. 6.3 и 6.4). Это говорит о том, что в точки 4 и 7 проникает ряд видов из смежных биотопов (высокое сходство с точкой 8 точки 7 рис. 6.2 и 6.3), а в точке 5 существует сложившийся набор видов и относительно большее разнообразие поддерживается за счет видов, нашедших себе убежище в небольшом пятне естественной растительности под опорой электролинии. Так, в точке 5 отмечены как обычные некоторые виды, свойственные для естественных местообитаний (*Pseudophonus jureceki*, *Pterostichus microcephalus*, *Anisodactylus signatus*), но не отмеченные или редкие на других полях монокультур (см. прило-

жение).

Активная сельскохозяйственная практика в районе исследования, очевидно, привела к исчезновению большей части видов стенофильных видов и преобладанию видов способных обитать в широком спектре местообитаний. Из приведенных примеров следует, что облик ассамблей жужелиц полей монокультур определяется, вероятно, в первую очередь характером прилегающих к полям биотопов, локальными различиями в пределах полей (например наличие пятен естественной растительности и т.п.), размерами и конфигурацией полей. В ассамблеях жужелиц полей монокультур, в отличие от естественных местообитаний, отмечается наиболее стабильное ядро видов с высоким обилием. Относительно высокая изоляция от внешних источников миграции (центр поля, замкнутое окружение другими полями) снижает видовое разнообразие жужелиц на полях.

Результаты данного исследования подтверждают ранее сделанные выводы о неизбежном снижении видового разнообразия жужелиц в агроэкосистемах связанном с фрагментацией естественных местообитаний и общим снижением гетерогенности среды, исчезновении многих стенобионтных видов и увеличении роли немногих видов способных к выживанию в данных условиях [Van Dijk et al., 1987]. И как отмечено [Lyngby, Nielsen, 1980; Wallin, 1985], в данных условиях для увеличения видового разнообразия становятся важными размеры полей и наличие, примыкающих к полям естественных источников колонизации, или даже падающий способ культивирования полей [House, All, 1981].

З а к л ю ч е н и е

Богатство видов насекомых, обитающих на отдельном виде растения, в локальном и региональном масштабах зависит от ряда факторов. Один из них - ареал растения-хозяина, другой - время. Множество примеров свидетельствует о том, что богатство видов на интродуцированных растениях нарастает асимптотически в экологическом масштабе времени. Тем не менее многие виды растений все еще не пришли к равновесию с их паразитами. Даже широко распространенные виды растений "обнаруживаются" ими в эволюционном масштабе времени. Разнообразие ресурсов (структурная сложность растений), обеспечиваемых растением-хозяином, и таксономическая изоляция растений от видов нативной флоры также влияют на видовое богатство насекомых фитофагов на растениях.

Формирование трофических связей насекомых фитофагов не определяется исключительно химическими взаимодействиями между растениями и насекомыми. Особенности взаимодействий в системах растение-фитофаг часто диктуется морфологией и фенологией кормовых растений и насекомых. Закрепление привязанности некоторой части особей популяций отдельных видов фитофагов к определенным видам кормовых растений достигается в результате приобретения навыков в распознавании растения-хозяина для питания и откладки яиц. В целом обучение в течение взрослой стадии (обычное для многих насекомых фитофагов) может способствовать симпатрической дивергенции через усиление привязанности насекомых к определенным видам растений. Динамические процессы, протекающие на уровне отдельных популяций (колонизация новых видов растений, специализация), будут оказывать непрерывное воздействие и на структуру сообществ в целом.

Исследования, проведенные на конкретном объекте с использованием островного подхода и применением синэкологических методов, свидетельствуют о существовании закономерных проявлений, возникающих в структуре сообществ. В частности, несмотря на постоянный оборот видов в сообществе насекомых монокультуры сои в течение

вегетационного периода, между отдельными трофическими группами сообщества (фитофаги, хищники, паразиты, сапрофаги) поддерживается стабильное соотношение числа видов. Анализ трофических групп для совокупных выборок (за отдельные сезоны) также позволяет сделать вывод о том, что трофическая структура сообщества достаточно устойчива во времени и не зависит от числа видов, входящих в сообщество. Факторы, определяющие стабильность трофической структуры, остаются недостаточно понятными. Однако сравнительные исследования трофической структуры сообществ на различных видах культурных растений (для выяснения того, насколько сохраняется подобное соотношение и насколько оно стабильно) позволят выявить механизмы, лежащие в основе трофической структуры.

Столь же очевидные закономерности проявляются и в видовой структуре сообществ. "Острова" монокультур представляют собой местообитания, слабо изолированные от источников колонизации, для которых характерно присутствие множества случайных и плохо адаптированных мигрантов. По этой причине крайне важен анализ псевдооборота видов и выделение группы обосновавшихся видов. В частности, распределение видов по обилию в полных выборках представляет собой глубоко вогнутую кривую с большим числом редких видов и адекватно описывается гиперболической моделью. Однако распределение только обосновавшихся видов соответствует типичному усеченному логнормальному распределению. При этом параметры модели этого распределения относительно стабильны во времени (при сравнении данных за отдельные годы) несмотря на резкие изменения в численности отдельных видов, входящих в состав сообщества. Соответствие распределения обосновавшихся видов по обилию логнормальной модели интерпретируется авторами как квазиравновесное состояние сообщества, которого оно достигло к настоящему времени. Анализ различных факторов, влияющих на видовую структуру сообществ, позволил предположить, что она более всего подвержена влиянию трех переменных: времени, изоляции местообитаний и общего пула видов данного района - потенциальных колонистов. Форма кривых относительного обилия видов, по мнению авторов, может отражать неравновесное или различные квазиравновесные состояния сообществ. По этой причине параметры логнормальной модели могут рассматриваться в качестве одной из наиболее важных экологических характеристик сообществ и могут свидетельствовать о динамических процессах, протекающих в них.

Анализ взаимодействия тлей с их естественными врагами в сообществе сои, позволяет утверждать, что афидофаги (представленные видами из разных таксономических групп) образуют эффективный биотический комплекс продолжительного действия с различными экологическими характеристиками, действующий на разных уровнях численности жертвы. Однако афидофаги не в состоянии сдержать рост численности популяции тлей, если погода благоприятствует их размножению.

Неспециализированные хищные насекомые, по некоторым представлениям, выполняют функцию звеньев интегрирующих простые сообщества в сложные или составные. Анализ группы хищных герпетобионтов (жужелиц) показал, что эта группа насекомых наиболее подвержена разрушающему влиянию активной сельскохозяйственной практики, которая приводит к исчезновению большей части видов stenотопных видов и преобладанию видов способных обитать в широком спектре местообитаний. На полях монокультур, в отличие от естественных местообитаний, наблюдается стабильное ядро видов с высоким обилием, а общее видовое разнообразие определяется степенью изоляции от источников миграции и характером прилегающих к полям биотопов, локальными различиями в пределах полей, размерами и конфигурацией полей.

В целом, как показывают проведенные исследования, сообщества насекомых на монокультурах не являются случайными наборами видов, для них характерно наличие определенных закономерностей, проявляющихся в видовой и трофической структуре. Кроме того, они подвержены непрерывным динамическим изменениям, вследствие специализации популяций отдельных видов к кормовым растениям. Все эти факторы должны учитываться при разработке долгосрочных программ, направленных на стабилизацию агроэкосистем, поддержание в них высокого видового разнообразия и максимальное повышение эффективности естественных механизмов регуляции численности вредных видов. В связи с этим целесообразен переход от прикладной энтомологии, занятой только разработкой методов подавления численности вредных видов, к ландшафтной экологии, учитывающей различные аспекты динамики сообществ в агроэкосистемах.

Л и т е р а т у р а

- Адашкевич Б. П. Энтомофаги вредителей овощных культур. М.: Колос, 1975. 190 с.
- Ануфриев Г. А. Цикадки (Homoptera, Auchenorrhyncha, Cicadellidae) Приморского края. Л.: Наука, 1978. 216 с.
- Арефин В. С., А. Г. Бахолдин, А. В. Костенко, П. Г. Немков, С. К. Холин. Насекомые в сообществе сои: видовой состав, особенности колонизации посевов, динамика численности массовых видов. Деп. ВИНТИ. 27.05.1987. N 3800-B37.
- Арефин В. С., Л. А. Ивлиев. Сезонная динамика тлей *Aulacorthum solani* Kalt., *Aphis glycines* Mats. (Homoptera, Aphidinea) на сое в Приморье//Фауна и экология беспозвоночных Дальнего Востока (вредители и энтомофаги). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984а. С. 3-12.
- Арефин В. С., Л. А. Ивлиев. Паразиты чешуекрылых (Lepidoptera) - вредителей сои в Приморском крае//Фауна и экология беспозвоночных Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984б. С. 13-21.
- Арефин В. С., Л. А. Ивлиев. Пространственное распределение и последовательный учет хищных кокцинелл в агроценозах сои в Приморье//Роль насекомых в биоценозах Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 4-12.
- Арефин В. С., В. Н. Кузнецов, Л. А. Ивлиев. Афидофаги в агроценозах сои //Пути повыш. прод. растениеводства, кормопроизв. и садов. на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 204-317. Владивосток. 1986. С. 204-217.
- Арефин В. С., Холин С. К. Видовая структура сообщества насекомых монокультуры сои с точки зрения теории островной биогеографии. Деп. ВИНТИ. 23.03.1988. N 2840-B88. С. 27.
- Арефин В. С., Холин С. К. Всегда ли кривые обилия отражают реальную видовую структуру сообществ?//Экология. 1991. N 2. С. 45-50.
- Варли Дж. К., Градуэлл Дж. Р., Хасселл М. П. Экология популяций насекомых (аналитический подход). М.: Колос, 1978. 222 с.

- Викторов Г. А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. М.: Наука, 1967. 271 с.
- Викторов Г. А. Экология паразитов - энтомофагов. М.: Наука, 1976. 152 с.
- Воронин К. Е. Биология хищника тлей хармонии (*Leis axyridis* Pall.) // Вредные насекомые лесов советского Дальнего Востока. Владивосток, 1966. С. 177-185.
- Воронин К. Е. Акклиматизация дальневосточного хищника тлей хармонии (*Harmonia axyridis* Pall.) в Прикарпатье // Тр. ВИЗР. 1968. Вып. 31. С. 234-243.
- Гриценко В. В., Креславский А. Г., Михеев А. З., Северцов А. С., Соломатин В. М. Концепция вида и симпатрическое видообразование. М.: Изд-во МГУ, 1933. 192 с.
- Джильер П. Структура экологических сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Доутт Р. Л., Де Бах П. Некоторые теоретические положения и вопросы биологической борьбы // Биологическая борьба с вредными насекомыми и сорняками. М.: Колос, 1963. С. 96-116.
- Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. Кн. 1. М.: Финансы и статистика, 1986. 366 с.
- Дьяконов К. П. К таксономии тли, вредящей сое // Энтомофауна Советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973. С. 128-134.
- Дьяконов К. П. К экологии *Aulacorthum solani* Kalt. - переносчика фитовирусов на Дальнем Востоке // Экология и биология членистоногих юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 58-63.
- Дьяконов К. П. Тли Homoptera, Aphidinea бобовых растений Дальнего Востока // Фауна и экология насекомых Приморского края и Камчатки. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 14-33.
- Дьяконов К. П., Голауда Е. П. Вирусные болезни сои и их переносчики в условиях Приморского края // Вирусные болезни сельскохозяйственных растений Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1971. С. 171-176.
- Зубков А. Ф. Современные задачи и принципы агробиоценологических исследований в защите растений // Агроценологические аспекты защиты растений. 1984. С. 8-19.
- Кержнер И. М. Полужесткокрылые семейства Nabidae. Насекомые хоботные. Л.: Наука, 1981. 326 с. (Фауна СССР. Т. 7. Вып. 2).

- Ковлов М. А. Проктотрупоидные наездники (Hymenoptera, Proctotrupidae) фауны СССР//Тр. ВЭО. 1971. Т. 54: С. 3-67.
- Коппел Х., Мертинс Дж. Биологическое подавление вредных насекомых. М.: Мир, 1980. 427 с.
- Креславский А. Г., Михеев А. В., Соломатин В. М., Гриценко В. В. Генетический обмен и изолирующие механизмы у симпатрически рас *Lochmaea capreae* (Coleoptera, Chrysomelidae)//Зоол. ж. 1981. Т. 60, вып. 1. С. 62-68.
- Кузин В. Ф. Возделывание сои на Дальнем Востоке. Благовещенск, 1976. 248 с.
- Кузнецов В. Н. Фауна и экология кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) Приморского края//Энтомологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 3-24.
- Кузнецов В. Н. Биология хищных кокциnellид и их роль в динамике численности тлей на зерновых культурах и сое в Приморском крае//Биология некоторых видов вредных и полезных насекомых Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 63-68.
- Куликова Л. С. Вредители сои//Болезни и вредители сои на юге Дальнего Востока и меры борьбы с ними. Владивосток, 1971. С. 145-182.
- Куликова Л. С. О биологии наездника *Apanteles* sp. aff. *praepotens* Hal. (Hymenoptera, Braconidae) и тахины *Phryxe vulgaris* Fl. (Diptera, Tachinidae) в условиях Приморского края//Энтомофаги Советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1975. С. 62-66.
- Куликова Л. С. Вредители сои на различных фазах ее развития в Приморском крае//Экология и биология членистоногих юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1978а. С. 146-151.
- Куликова Л. С. Видовой состав энтомофагов вредителей сои и их значение в условиях Приморского края. Владивосток: ДВО АН СССР, 1978б. С. 70-74.
- Левич А. П. Ранговые распределения численности фитопланктона Белого моря//Бiol. науки. 1979. № 4(124). С. 14-26.
- Левич А. П. Структура экологических сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1980. 181 с.
- Мамаев П. Ю. О биологии темной щидки *Isodiphys striatellus* Fall. (Homoptera, Dermaptera) на юге Амурской области//Роль насекомых в биосфере Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 63-67.

- Машенко Н. Ф. Насекомые вредители сси в Приамурье (методические рекомендации). Новосибирск, 1984. 135 с.
- Михеев А. В., Креславский А. Г. Изменчивость морфологических признаков у ивовой и березовой рас *Lochmaea carpeae* (Coleoptera, Chrysomelidae)//Зоол. ж. 1981а. Т. 60, вып. 2. С. 200-204.
- Михеев А. В., Креславский А. Г. Взаимоотношения ивовой и березовой рас *Lochmaea carpeae* (Coleoptera, Chrysomelidae) с кормовыми растениями//Зоол. ж. 1981б. Т. 60, вып. 5. С. 705-714.
- Михеев А. В., Креславский А. Г., Соломатин Б. М., Гриценко В. В. Связи с кормовыми растениями и структура ивовой расы *Lochmaea carpeae* (Coleoptera, Chrysomelidae)//Зоол. ж. 1984. Т. 63, вып. 2. С. 209-217.
- Мищенко А. И. Насекомые - вредители сельскохозяйственных растений Дальнего Востока. Хабаровск, 1957. 205 с.
- Наше общее будущее. Доклад Международной Комиссии по Окружающей Среде и Развитию (МКОСР). М.: Прогресс, 1989. 372 с.
- Новак А. Соя на Дальнем Востоке. Владивосток, 1960. 303 с.
- Одум Ю. Экология. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.
- Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 1. М.; Л.: Наука, 1964. 935 с.
- Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 5, ч. 1. Л.: Наука, 1969. 804 с.
- Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 5, ч. 2. Л.: Наука, 1970. 941 с.
- Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 3, ч. 3. Л.: Наука, 1981. 687 с.
- Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 3, ч. 4. Л.: Наука, 1986. 500 с.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 284 с.
- Рафес П. М. Биогеоэкологические исследования растительноядных лесных насекомых. М.: Наука, 1980. 168 с.
- Райс Э. Природные средства защиты растений от вредителей. М.: Мир, 1986. 184 с.
- Реаник С. Я. Обучение, пищевая специализация и эволюция насекомых//Проблемы микроэволюции. М., 1968. С. 136-137.
- Семьянов В. П. Особенности биологии двуточечной коровки (*Adalia bipunctata* L., Coleoptera, Coccinellidae) в условиях Ленинградской области//Зал. ЛСХИ. 1970. Т. 127. С. 105-112.

- Симакова Т. П. Влияние дефолиации, имитирующей повреждения насекомыми, на урожай сои в Приморье. // Фауна и экология насекомых Приморья и Камчатки (вредители и энтомофаги). Владивосток: ДВО АН СССР, 1985. С. 84-90.
- Соломатин В. М., Михеев А. В., Креславский А. Г., Соломатин В. М. Структура березовой расы *Lochmaea caryeae* (Coleoptera, Chrysomelidae) и различия экологических групп жуков по физиологическим показателям // Зоол. ж. 1984. Т. 63, вып. 4. С. 532-539.
- Тобиас В. И. Бракониды Кавказа. Л.: Наука, 1976. 286 с.
- Тыщенко В. П. Основы физиологии насекомых. Ч. 2. Физиология информационных систем. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. 302 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 326 с.
- Фролов А. Н. Репродуктивная изоляция между видами рода *Ostrinia* (Lepidoptera, Pyralidae) как критерий их дифференциации. 1. Анализ прекопуляционных барьеров // Зоол. ж. 1982. Т. 61, вып. 3. С. 364-376.
- Фролов А. Н. Биотаксономический анализ вредных видов рода *Ostrinia* Hbn. // Тр. ВЭО. 1984. Т. 66. С. 4-100.
- Фролов А. Н. Проблемы биологических форм растительноядных насекомых в связи с пищевой специализацией // Ж. общ. биол. 1987. Т. 68, №2. С. 222-229.
- Фролов А. Н., Хроменко А. С. Новые аспекты биологии видов рода *Ostrinia* Hübner (Lepidoptera, Pyralidae) на Украине // Бюл. ВИЗР. 1962. Т. 49. 36 с.
- Хил Рис Ламберс Д. Тли: жизненный цикл и переносчики вирусов // Вирусные болезни и семеноводство картофеля. М.: Колос, 1976. С. 32-62.
- Щаблюковский В. В. Основные вредители сои и меры борьбы с ними // Соя в Приморском крае. Владивосток, 1965. С. 70-75.
- Щапошников Г. Х. Популяция, вид, род как живые системы и их структура у тлей // Тр. ЗИН АН СССР. 1974. Т. 53. С. 106-173.
- Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: ИЛ, 1960. 230 с.
- Энгельгардт В. М. Вредители бобов сои в ДВК // Изв. Прим. обл. СХОС. Ворошилов-Уссурийский, 1927. Вып. 8. С. 109-120.
- Энгельгардт В. М. Список вредителей сельскохозяйственных культур Дальневосточного края // Защита растений. 1928. Т. 5, вып. 1. С. 26-40.

- Энгельгардт В. М. , Мищенко А. И. Соевая зерновая моль и ее экономический вред для культуры сои в ДВК. Владивосток: Дальгиз, 1930. 34 с.
- Энгельгардт В. М. , Мищенко А. И. Болезни и вредители соевых бобов на Дальнем Востоке. Владивосток: Дальгиз, 1931. 52 с.
- Altieri M. A. , Todd J. W. Some influences of vegetational diversity on insect communities of Georgia soybean fields//Prot. Ecol. 1981. Vol. 3. P. 333-338.
- Altieri M. A. , Todd J. W. , Hauser E. W. et al. Some effects of weed management and row spacing on insect abundance in soybean fields//Ibid. P. 339-343.
- American Soybean Association. Soya Bluebook. St. Louis. MO: ASA. 1982. 212 p.
- Askew R. R. The distribution of galls of *Neuroterus* (Hym: Cynipidae) on oak//J. Anim. Ecol. 1962. Vol. 31. P. 439-455.
- Barlow N. D. Modelling aphid outbreaks//N. Z. Entomol. 1982. Vol. , N 3. P 205-207.
- Beals E. W. Bray-Curtis ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data//Adv. Ecol. Res. Eds. MacFayden A. , Ford E. D. 1984. Vol. 14. P. 1-55.
- Behrendt K. Population dynamics of *Aphis fabae* Scop. and the influence of coccinellidae//Ecology and Aphidophagous insects. Proc. Symp. held in Liblice near Prague. 1965. Prague: Academia, 1966. P. 259-262.
- Behrendt K. Über landjährige Massen wechselbeobachtungen der schwarzen Bohnenblattlaus, *Aphis fabae* Scopoli//Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin, 1969. N 80/2. S. 335-354.
- Bernays E. Arthropods for weed control in IPM systems//Biological Control in IPM Systems. Eds. Hoy M. A. , Herzog D. N. Y.: Acad. Press, 1984. P. 373-388.
- Bernays E. , Graham M. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods//Ecology. 1988. Vol. 69, N 4. P. 886-892.
- Blackman R. L. The development and fecundity of *Adalia bipunctata* L. and *Coccinella septempunctata* L. feeding on various species of aphids//Ecology and Aphidophagous insects. Proc. Symp. held in Liblice near Prague. 1965. Prague: Academia, 1966. P. 41-43.

- Blaustein A.R., Kuris A.M., Alio J.J. Pest and parasite species-richness problem//Amer.Nat. 1983. Vol.122, N 4. P.556-566.
- Boiteau G. The arthropod community of potato fields in New Brunswick 1979-1981//Can.Entomol. 1983. Vol.115, N 7. P.847-853.
- Boucias D.G., Bradford D.L., Barfield C.S. Susceptibility of velvetbean caterpillar and soybean looper (Lepidoptera: Noctuidae) to *Nomuraea rileyi*: effect of pathotype, dosage, temperature, and host age//J.Econ.Entomol. 1984. Vol., N 1. P.247-253.
- Breuer B.S., Oliver A.D. Euonymus scale, *Unaspis euonymi* (Comstock) (Homoptera, Diaspididae): effects of host cultivar age, and location on infestation levels//J.Entomol.Sci. 1987. Vol.22, N 2. P.119-122.
- Briand F., Cohen J. Community food webs have scale invariant structure//Nature. 1984. Vol.307, N 5948. P.264-267.
- Brown J.H. On the relationship between abundance and distribution of species//Amer.Nat. 1984. Vol.124, N 2. P.255-279.
- Buschman L.L., Pitre H.N., Hodges H.F. Soybean cultural practices: effects on populations of geocorids, nabids, and other soybean arthropods//Environ.Entomol. 1984. Vol.13, N 1. P.305-317.
- Cammell M.E., Way M.J., Heatcote G.D. Distribution of eggs of the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop., on the spindle bush, *Euonymus europaeus* L., with reference to forecasting infestations of the aphid on field beans//Plant Pathology. 1978. Vol.27, N 1. P.68-76.
- Capinera J.L., Hollingsworth C.S., Thompson D.C., Blue S.L. Ecological correlates of pest species richness on crop plants//Prot.Ecol. 1984. Vol.6. P.287-297.
- Chapman R.F. Chemoreception: the significance of receptor numbers //Adv. Insect Physiol. 1982. Vol.16. P.247-356.
- Claridge M.F., Reynolds W.J. Host plant specificity, oviposition behavior and egg parasitism of some woodland leafhoppers of the genus *Oncopsis* (Hemiptera, Homoptera: Cicadinea)//Trans. R.Entomol.Soc. London. 1972. Vol.124. P.149-166.
- Coley P.D. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory//Nature. 1980. Vol.284, N 5756. P.545-546.
- Connell J.H. On the prevalence and relative importance of

- interspecific competition: evidence from field experiments//
Amer.Nat. 1983. Vol.122, N 5. P.661-696.
- Connor E.F., McCoy E.D. The statistics and biology of the species
-area relationship//Ibid. 1979. Vol.113, N 6. P.791-833.
- Connor E.F., Faeth S.H., Simberloff D., Opler P.A. Taxonomic
isolation and the accumulation of herbivorous insects: a
comparison of introduced and native trees//Ecol.Entomol.
1980. Vol.5. P.205-311.
- Crawley M.J. Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions.
Oxford e.a.: Blackwell Sci.Publ. 1983. 438 p.
- Damman H. Leaf quality and enemy avoidance by larvae of a pyralid
moth//Ecology. 1987. Vol.68, N 1. P.87-97.
- Den Boer P.J. Dispersal power and survival. Carabids in a
cultivated countryside. Miscell. Papers L.H. 14. Wageningen.
1977. 190 p.
- Den Boer P.J. The significance of dispersal power for the
survival of species, with special reference to the carabid
beetles in a cultivated countryside//Forschr.Zool. 1979.
Vol.25, N 2/3. P.79-94.
- Den Boer P.J. Exclusion or coexistence and the taxonomic or
ecological relationship between species//Neth.J.Zool. 1980.
Vol.30, N 2. P.278-306.
- Den Boer P.J. Exclusion, competition or coexistence? A question
of testing the right hypothesis//Z.zool.Syst. und Evolutions
forsch. 1985. Vol.23. P.259-274.
- Desender K. Ecological and faunal studies on Coleoptera in
agricultural land. II. Hibernation of Carabidae in agro-
ecosystems//Pedobiologia. 1982. Vol.23. P.295-303.
- Dethier V.G. Evolution of feeding preferences in phytophagous
insects//Evolution. 1954. Vol.8, N 1. P.33-54.
- Dethier V.G., Barton Brown L., Smith C.N. The designation of
chemicals in terms of the response they elicit insects//
J.Econ.Entomol. 1960. Vol.53, N 1. P.134-136.
- Deward A.M., Carter N. Decision trees to assess the risk of
cereal aphid (Homoptera, Aphidinea) outbreaks in summer in
England//Bull.Entomol.Res. 1984. Vol.74, N 3. P.387-398.
- Diamond J.M. Avifaunal equilibria and species turnover rates on
the Channel Islands of California//Proc.Nat.Acad.Sci. U.S.A.
1969. Vol.64. P.57-63.

- Diamond J.M. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of native reserves//Biol. Conserv. 1975. Vol. 7. P. 129-146.
- Dixon A.F.G. Aphid ecology: life cycle, polymorphism and population regulation//Ann. Rev. Ecol. Syst. 1977. Vol. 8. P. 329-353.
- Drewertt J. Never mind the whale, save the insects//New Scientist. 1988. Vol. 120, N 1643. P. 32-35.
- Dumas B.A., Boyer W.P., Whitcomb W.H. Effect of time of day on surveys of predaceous insects in field crops//Fla. Entomol. 1962. Vol. 45. P. 121-128.
- Dumas B.A., Boyer W.P., Whitcomb W.H. Effect of various factors on surveys of predaceous insects in soybeans//J. Kans. Entomol. 1964. Vol. 37. P. 192-201.
- Ehrlich P.R., Raven P.H. Butterflies and plants: a study in coevolution//Evolution. 1964. Vol. 18, N 4. P. 586-608.
- Elton C.S. Competition and structure of ecological communities//J. Anim. Ecol. 1946. Vol. 15, N 1. P. 54-68.
- Elton C.S. The Patterns of Animal Communities. London; Methuen. 1966. 432 p.
- Emden H.F. van, Williams G.F. Insect stability and diversity in agroecosystems//Ann. Rev. Entomol. 1974. Vol. 19. P. 455-475.
- Evans J.W. The leafhoppers and New Zealand//Memoirs Austr. Museum. 1966. Vol. 12. P. 1-347.
- Feeny P. Plant apparency and chemical defense//Recent. Adv. Phytochem. 1976. Vol. 10, N 1. P. 1-40.
- Ferguson H.J., McPherson R.M., Allen W.A. Effect of four soybean cropping systems on the abundance of foliage-inhabiting insects predators//Environ. Entomol. 1984. Vol. 13. P. 1105-1
- Fisher R.A. The negative binomial distribution//Ann. Eugenics. 1941. Vol. 11. P. 182-187.
- Fox L.R., Morrow P.A. Specialization: species property or local phenomenon?//Science. 1981. Vol. 211, N 4485. P. 887-893.
- Futuyma D.J., Cort R.F., Noordwijk van I. Adaptations to host plants in the fall cankerworm (*Alsophila pometaria*) and its bearing on the evolution of host affiliation in phytophagous insects//Amer. Nat. 1984. Vol. 123, N 3. P. 287-306.
- Futuyma D.J., Gould F. Associations of plants and insects in a deciduous forest//Ecol. Monogr. 1979. Vol. 49. P. 33-60.

- Futuyma D.J., Philippi T.E. Genetic variation and variation in responses to host plants by *Alsophila pometaria* (Lepidoptera, Geometridae)//*Evolution*. 1987. Vol.41, N 2. P.269-279.
- Fuxa J.R. Dispersion and spread of the entomopathogenic fungus *Nomuraea rileyi* (Moniliales: Moniliaceae) in a soybean field // *Environ.Entomol.* 1984. Vol.13, N 2. P.252-258.
- Ghilarov A.M. The paradox of plankton reconsidered: or, why do species coexist//*Oikos*. 1984. Vol.43, N 1. P.46-52.
- Gilbert L.E. Development of theory in the analysis of insect-plant interactions. *Analysis of Ecological Systems*. Eds. D.J.Horn, G.R.Stairs, R.D.Mitchell. Columbus. Ohio: Ohio State Univ. Press, 1979. P.117-154.
- Gilbert F.S. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction?//*J.Biogeogr.* 1980. Vol.7, N 3. P.209-235.
- Gimingham C.H. Age-related interactions between *Calluna vulgaris* and phytophagous insects//*Oikos*. 1985. Vol.44, N 1. P.12-16.
- Glasser J.M. The role of predation in shaping and maintaining the structure of communities//*Amer.Nat.* 1979. Vol.113, N 5. P.631-641.
- Glasser J.M. On the causes of temporal change in communities: modification of the biotic environment//*Ibid.* 1982. Vol.119, N 3. P.375-390.
- Goeden R.D. The palearctic insect fauna of milk thistle *Silubum marianum* as a source of biocontrol agents for California// *Environ.Entomol.* 1976. Vol.5, N 3. P.345-353.
- Gomez J.C., Ezcurra E., Becerra J. Respuesta de una comunidad de insectos fitifagos a la pubescencia foliar en el "Madrono", *Arbutus halapensis* H.B.K.//*Folia entomol.mex.* 1986, N 70. P.99-105.
- Gower J.C. Introduction to ordination techniques. *Developments in Numerical Ecology*. Eds. P. and L.Legendre. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 1987. NATO ASI Ser. Vol.G14. P.3-64.
- Hare J.D., Kennedy G.G. Genetic variation in plant-insect associations: survival of *Leptinotarsa decimlineata* populations on *Solanum carolinense*//*Evolution*. 1986. Vol., N 5. P.1031-1043.
- Hart S.V., Kogan M., Paxton J.D. Effect on soybean phytoalexins on the herbivorous insects Mexican bean beetle and soybean looper//*J.Chem.Ecol.* 1983. Vol.9. P.657-672.

- Hawkins B. A. Species diversity in the third and fourth trophic levels: patterns and mechanisms//J. Anim. Ecol. 1988. Vol. 57. P. 137-162.
- Hawkins B. A., Lawton J. H. Species richness for parasitoids of British phytophagous insects//Nature. 1987. Vol. 326, N 6115. P. 788-790.
- Heatwole H., Levins R. Trophic structure, stability and faunal change during recolonization//Ecology. 1972. Vol. 53, N 3. P. 531-534.
- Heck K. L., Jr, Kenneth L. Competitive exclusion or competitive delusion?//Pedobiology. 1980. Vol. 6, N 3. P. 241-242.
- Herzog D. C., Funderburk J. E. Ecological basis for habitat management and pest control//Ecological Theory and Integrated Pest Management Practice. Ed. Kogan M. Wiley & Sons, Inc. 1986. P. 217-250.
- Higuchi H., Miyazaki M. Tentative catalogue of host plants of Aphidoidea in Japan//Insecta Matsumurana. 1959. Suppl. 5. P. 1-66.
- Hillhouse T. L., Pitre H. N. Comparison of sampling techniques to obtain measurements of insect population on soybeans//J. Econ. Entomol. 1974. Vol. 67, N 3. P. 411-414.
- Hodek I. Biology of Coccinellidae. Prague: Academia, 1973. 259 p.
- Honek A. Population density of aphids at the time of setting and ovariole maturation in *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera, Coccinellidae)//Entomophaga. 1980. Vol. 25, N 4. P. 427-430.
- House G. J., All J. N. Carabid beetles in soybean agroecosystems//Environ. Entomol. 1981. Vol. 10. P. 194-196.
- Hughes R. G. A model of the structure and dynamics of benthic marine invertebrate communities//Marine Ecol. 1984. Vol. 15, N 1-2. P. 1-11.
- Hughes R. G. Theories and models of species abundance//Amer. Nat. 1936. Vol. 128, N 6. P. 879-899.
- Janzen D. H. Host plants as islands. II. Competition in evolutionary and contemporary time//Ibid. 1973. Vol. 107, N 958. P. 786-790.
- Jeffries M. J., Lawton J. H. Enemy free space and the structure of ecological communities//Biol. J. Linn. Soc. 1984. Vol. 23. P. 263-286.

- Jermy T. Evolution of insect/host plant relationships//Amer.Nat. 1984. Vol.124, N 5. P.609-630.
- Jermy T. Is the competition between phytophagous insects//Z. Zool. Syst. und Evol.forsch. 1985. Vol.23. P.275-285.
- Jermy T. Can predation lead to narrow food specialization in phytophagous insects//Ecology. 1988. Vol.69, N 4. P.902-904.
- Johnson N.K. Origin and differentiation of the avifauna of the Channell Islands, California//Condor. 1972. Vol.74. P.295-315.
- Jones F.G.W., Jones M.G. Pests of Field Crops. London: Edward Arnold. 2nd.Ed. 1974. 448 p.
- Jones W.A., Jr., Yong S.Y., Shepard M., Whitcomb W.H. Use of imported natural enemies against insect pests of soybean//Natural enemies of arthropod pests in soybean. Ed. Pitre H.N. Southern Coop.Ser.Bull. 1983. N 285. P.63-77.
- Iperti G. Specificity of aphidophagous coccinellids in south-eastern France//Ecology of Aphidophagous Insects. Proc.symp. held in Libice near Prague 1965. Prague: Academia, 1966. P.31-44.
- Iwao S. A new regression method for analysing the aggregation pattern of animal populations//Res.Popul.Ecol.Kyoto Univ. 1968. Vol.10. P.1-19.
- Kamp R.J.van der, Lenteren J.C.van. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera, Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera, Aleyrodidae). XI. Do mechanical barriers of the host plant prevent successful penetration of the phloem by whitefly larvae and adults?//Z. angew.Entomol. 1981. Vol.92. P.149
- Kennedy C.E.J., Southwood T.R.E. The number of species of insects associated with British trees: a re-analysis//J.Anim.Ecol. 1984. Vol.53. P.455-478.
- Kilburn P.D. Analysis of the species-area relation//Ecology. 1966. Vol.47, N 5. P.831-843.
- Kogan M. Dynamics of insect adaptations to soybeans: impact of integrated pest management//Environ.Entomol. 1981. Vol.1, N 3. P.363-371.
- Kogan M. Plant defense strategies and host-plant resistance// Ecological Theory and Integrated Pest Management Practice. Ed. Kogan M. Wiley & Sons, Inc. 1986. P.83-134.

- Kogan M., Herzog D.C. (eds). Sampling Methods in Soybean Entomology. N.Y.: Springer-Verlag, 1980. 587 p.
- Kogan M., Ruesinck W.H. McDowell K. Spatial and temporal distribution patterns of the wean leaf beetle, *Ceratoma trifurcata* (Foster) on soybeans in Illinois//Environ.Entomol. 1974. Vol.3, N 4. P.607-617.
- Kogan M., Turnipseed S.G. Soybean growth and assessment of damage by arthropods//Sampling Methods in Soybean Entomology. Eds. M.Kogan, D.C.Herzog. N.Y.: Springer-Verlag, 1980. P.3-29
- Kogan M., Turnipseed S.G. Ecology and management of soybean arthropods//Ann.Rev.Entomol. 1987. Vol.32. P.507-538.
- Kretzschmart G.P. Soybean insects in Minnesota with special reference to sampling techniques//J.Econ.Entomol. 1948. Vol.41. P.586-591.
- Kuno E. A new method of sequential sampling to obtain the population estimates with a fixed level precision//Res.Popul Ecol. 1969. Vol.11. P.127-136.
- Kuno E. Some notes on population estimation by sequential sampling//Ibid. 1973. Vol.14. P.58-74.
- Kuris A.M., Blaustein A.R., Alio J.J. Host as islands//Amer.Nat. 1980. Vol.116, N 4. P.570-586.
- Lawton J.H. Host-plant influence on insect diversity: the effects of space and time//Symp.R.Entomol.Soc.London. 1978. Vol.9. P.105-125.
- Lawton J.H. Vacant niches and unsaturated communities: a comparison of bracken herbivores at sites on two continents//J. Anim.Ecol. 1982. Vol.51. P.573-596.
- Lawton J.H. Plant architecture and diversity of phytophagous insects//Ann.Rev.Entomol. 1983. Vol.28. P.23-29.
- Lawton J.H., Price P.W. Species-richness of parasites on hosts: agromyzid flies on the British Umbelliferae//J.Anim.Ecol. 1979. Vol.48. P.619-637.
- Lawton J.H., Schröder D. Effect of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insects associated with British plants//Nature. 1977. Vol., N 5590. P.137-140.
- Lawton J.H., Strong D.R. Jr. Community patterns and competition in folivorous insects//Amer.Nat. 1981. Vol.118, N 3. P.317-338.
- Leather S.R. Egg survival in the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum*

- siphum padi*//Ent. exp. appl. 1980. Vol. 27. P. 96-97.
- Leather S.R. Factors affecting egg survival in the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi*//Ibid. 1981. Vol. 30. P. 197-199.
- Leather S.R. Forecasting aphid outbreaks using winter egg counts: an assessment of its application in Finland//Z. angew. Entomol. 1983. Vol. 96, N 3. P. 282-287.
- Leather S.R., Carter N., Walters K.F.A. et al. Epidemiology of cereal aphids on winter wheat in Norfolk, 1979-1981//J. Appl. Ecol. 1984. Vol. 21, N 1. P. 103-114.
- Leather S.R., Lethi J.P. Abundance and survival of eggs of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* in southern Finland//Ann. Ent. Fenn. 1981. Vol. 47, N 1. P. 125-130.
- Leather S.R., Walters K.F.A. Spring migration of cereal aphids//Z. angew. Entomol. 1984. Vol. 97, N 5. P. 431-437.
- Legendre L., Legendre P. Numerical ecology. Developments in Environmental Modelling. 3. Amsterdam, Oxford, New York, 1983. 419 p.
- Lenteren J.C. van, Eggenkamp-Rotteveel Mansveld M.H., Ellenbroek F. J.M. Population dynamics of *Trialeurodes vaporariorum* and *Encarsia formosa* in a glasshouse//Bull. O. I. L. B. /S. R. O. P. 1976a. Vol. 76. P. 125-137.
- Lenteren J.C. van, Nell H.W., Sevenster-Van Der Lelie L.A., Woets J. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* (Hymenoptera, Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera, Aleyrodidae). I. Host finding by the parasite//Entomol. exp. et appl. 1976b. Vol. 20. P. 123-130.
- Levin D.A. The role of trichomes in plant defense//Q. Rev. Biol. 1973. Vol. 48. P. 3-15.
- Lewis T. The distribution of flying insects near a low hedgerow//J. Appl. Ecol. 1969. Vol. 6. P. 443-452.
- Lewis T. The diversity of the insect fauna in a hedgerow and neighbouring fields//Ibid. P. 453-458.
- Lloyd M. Mean crowding//J. Anim. Ecol. 1967. Vol. 36, N 1. P. 1-3.
- Lynch J.F., Johnson N.K. Turnover and equilibria in insular avifaunas with special reference to the California Channel Islands//Condor. 1974. Vol. 76. P. 370-384.
- Lyngby J.E., Nielsen H.B. The spatial distribution of carabids (Coleoptera: Carabidae) in relation to a shelterbelt//Ent. Meddr. 1980. Vol. 48. P. 133-140.

- MacArthur R. H. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability//Ecology. 1955. Vol.36. P.533-536
- MacArthur R. H. On the relative abundance of bird species//Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. 1957. Vol.43, N 3. P.293-295.
- MacArthur R. H. Geographical ecology. Patterns in the distribution of species. N. Y.: Harper and Row, 1972. 269 p.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. An equilibrium theory of insular zoogeography//Evolution. 1963. Vol.17. P..373-387.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.
- MacGarvin M. Species-area relationships of insects on host plants: herbivores on rosebay willowherb//J. Anim. Ecol. 1982. Vol.51. P.207-223.
- May R. M. Patterns of species abundance and diversity//Ecology and Evolution of Communities. Eds. M. L. Cody, J. M. Diamond. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1975. P.81-120.
- May R. M. Patterns in multispecies communities//Theoretical Ecology. Principles and Applications. Ed. R. M. May. Oxford; London: Blackwell Sci. Publ., 1981. P.197-227.
- Mayr E. The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution, and Inheritance. Cambridge: Belknap Press, 1982. 974 p.
- Mayse M. A. Effects of spacing between rows on soybean arthropod populations//J. Appl. Ecol. 1978. Vol.15, N 2. P.439-450.
- Mayse M. A. Soybean row spacing: effects on arthropod population patterns and sampling considerations//Environ. Manage. 1984. Vol.8. P.325-332.
- Mayse M. A., Price P. W. Seasonal development of soybean arthropod communities in east central Illinois//Agro-Ecosystems. 1978. Vol.4. P.387-405.
- Mayse M. A., Price P. W., Kogan M. Sampling methods for arthropod colonization studies in soybean//Canad. Entomol. 1978. Vol.110, N 3. P.265-274.
- McCarty M. T., Shepard M., Turnipseed S. G. Identification of predaceous arthropods in soybeans by using autoradiography// Environ. Entomol. 1980. Vol.9, N 2. P.199-208.
- McGuinness K. A. Equations and explanations in the study of species-area curves//Biol. Rev. 1984. Vol.59. P.423-440.
- McPherson R. M., Newsom L. D. Trap crops for control of stink bugs in soybean//J. Ga. Entomol. Soc. 1984. Vol.19, N 4. P.470-480.

- Mitter C., Futuyma D. J., Schneider J. C., Hare J. D. Genetic variation and host plant relations in a parthenogenetic moth// Evolution. 1979. Vol. 33, N 3. P. 777-790.
- Moore L. V., Myers J. H., Eng R. Western tent caterpillars prefer the sunny side of the tree, but why?//Oikos. 1988. Vol. 51, N 3. P. 321-326.
- Moran N. A. Morphological adaptation to host plants in *Uroleucon* (Homoptera: Aphidinea)//Evolution. 1986. Vol. 40, N 5. P. 1044-1050.
- Moran V. C. Interactions between phytophagous insects and their *Opuntia* host//Ecol. Entomol. 1980. Vol. 5, N 1. P. 153-164.
- Moran V. C., Southwood T. R. E. The guild composition of arthropod communities in trees//J. Anim. Ecol. 1982. Vol. 51. P. 299-3
- Morisita M. I_g - index, a measure of dispersion of individuals// Res. Popul. Ecol. 1962. Vol. 4. P. 1-7.
- Morrow P. A. Host specificity on insects in a community of three codominant *Eucalyptus* species//Austr. J. Ecol. 1977. Vol. 2, N 1. P. 89-105.
- Morrow P. A., Fox L. R. Effects of variation in *Eucalyptus* essential yield in insect growth and grazing damage//Oecologia. 1980. Vol. 45, N 2. P. 209-219.
- Nagasawa S., Nuorteva P. Failure of survey data to conform to mathematical population models as an indicator of environmental disturbance//Ann. Zool. Fenn. 1974. Vol. 11, N 4. P. 244-250.
- Neuvonen S., Niemala P. Species richness of macrolepidoptera of Finish deciduous trees and shrubs//Oecologia. 1981. Vol. 51, N 2. P. 364-370.
- Newsom L. D., Kogan M., Miner F. D. et al. General accomplishments toward better pest control in soybean//New technology of pest control. Ed. C. B. Huffaker. N. Y.: Wiley & Sons, Inc. 1980. P. 51-88.
- Nielsen B. O., Ejlersen A. The distribution pattern of herbivory in a beech canopy//Ecol. Entomol. 1977. Vol. 2. P. 293-299.
- Ng D. A novel level of interactions in plant-insect system// Nature. 1988. Vol. 334, N 6183. P. 611-613.
- Norris D. M., Kogan M. Biochemical and morphological bases of resistance//Breeding Plants Resistance to Insects. Eds. F. G. Maxwell, P. R. Jennings. N. Y.: Wiley & Sons, 1980. P. 2

- Opler P.A. Oaks as evolutionary islands for leafmining insects// Amer.Scientist. 1974. Vol.62. P.67-73.
- Panda N., Daugherty D.M. Ovipositional preference of *Heliothis zea* (Hübner) on glabrous and dense soybean genotypes//Madras Agric.J. 1978. Vol.63. P.227-230.
- Papaj D.J. Interpopulation differences in host preference and the evolution of learning in the butterfly, *Battus philenor*// Evolution. 1986. Vol.40, N 3. P.518-530.
- Papaj R., Prokopy R.J. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects//Ann.Rev.Entomol. 1989. Vol.34. P.315-350.
- Patrick R. Stream communities//Ecology and Evolution of Communities. Eds. M.L.Cody, J.M.Diamond. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1975. P.445-459.
- Patrick R., Hohn M.H., Wallace J.H. A new method for determining pattern of the diatom flora//Notul.Natur. 1954. N 259. P.1-12.
- Pedigo L.P., Higgins R.A., Hammand R.B., Bechinski E.J. Soybean pest management//CRC Handbook of Pest Management in Agriculture. Ed. D.Pimentel. Boca Raton, Fla: CRC. 1981. P.427-5
- Pedigo L.P., Lentz G.L., Stone J.D., Cox D.F. Green cloverworm populations in Iowa soybean with special reference to sampling procedure//J.Econ.Entomol. 1972. Vol.65, N 2. P.414
- Peterson S.C. Communication of leaf suitability by gregarious eastern tent caterpillars (*Malacosoma americanum*)//Ecol. Entomol. 1987. Vol.12, N 3. P.283-289.
- Pianka E.R. On the r - and K -selection//Amer.Nat. 1970. Vol.104. P.492-597.
- Pianka E.R. Competition and niche theory//Theoretical Ecology. Principles and Applications. Ed. R.M.May. Oxford; London: Blackwell Sci.Publ., 1981. P.167-195.
- Pielou E.C. Ecological Diversity. N.Y.: Wiley-Interscience, 1975. 165 p.
- Pimentel D., Wheeler A.G., Jr. Species and diversity arthropods in the alfalfa community//Environ.Entomol. 1973. Vol.2. P.659-668.
- Pitre H.M. (ed.). Natural enemies of arthropod pests in soybean. Coop.Ser.Bull. 1963. 285 p.
- Preston F.W. The commonness and rarity of species//Ecology. 1943.

- Vol. 29, N 3. P. 254-283.
- Preston F.W. Time and space and the variation of species//Ibid. 1960. Vol. 41. P. 611-627.
- Preston F.W. The canonical distribution of commonness and rarity: Part I.//Ibid. 1962a. Vol. 43, N 2. P. 185-215.
- Preston F.W. The canonical distribution of commonness and rarity: Part II.//Ibid. 1962b. Vol. 43, N 3. P. 410-432.
- Preston F.W. Noncanonical distribution of commonness and rarity//Ibid. 1980. Vol. 61, N 1. P. 88-97.
- Price P.W. Colonization of crops by arthropods: nonequilibrium communities in soybean fields//Environ. Entomol. 1976. Vol. 5, N 4. P. 605-611.
- Price P.W. Evolutionary Biology of Parasites. Princeton: Princeton Univ. Press, 1980. 225 p.
- Price P.W. Hypothesis on organization and evolution in herbivorous insect communities//Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems. Eds. R.T. Denno, M.S. McClure. N.Y.: Acad. Press, 1983. P. 559-592.
- Price P.W. Research questions in ecology relating to community ecology, plant herbivore interactions and insect ecology in general//Trends Ecol. Res. 1980. Proc. NATO ARW and INTECOL Workshop Future and USE Ecol. Decade Environ. Louvain-la-Neuve. 7-9 apr. 1983. N.Y.; London, 1984. P. 75-88.
- Price P.W. Inversely density-dependent parasitism: the role of plant refuges for hosts//J. Anim. Ecol. 1988. Vol. 57, N 1. P. 89-96.
- Price P.W., Bouton C.E., Gross P. et al. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies//Ann. Rev. Ecol. Syst. 1980. Vol. 11. P. 41-65.
- Price P.W., Waldbauer G.P. Ecological aspects of pest management //Introduction to Insect Pest Management. N.Y.: Wiley-Interscience, 1975. P. 37-73.
- Prokopy R.L., Averill A.L., Cooley S.S., Roitberg B.D. Associative learning in egg-laying site selection by apple maggot flies//Science. 1982. Vol. 218, N 4567. P. 76-77.
- Pu M., Pan T. A study on the regionalization of the soybean producing area in China//Proc. 2nd US-China Soybean Symp, Changchun. PRC. Wash., 1983. P. 45-53.

- Rabbase J.U., Ipertti G., Lyon J.P. Coincidence chronologique entre les pullulation de pucerons, les Coccinelles et les Syrphes//Ann. Zool. Ecol. Anim. 1978(1979). Vol.10, N 3. P.345
- Rausher M.D. Search for leaf shape in a butterfly//Science. 1978. Vol.200, N 4345. P.1071-1073.
- Rausher M.D. Host plant selection by *Battus philenor* Butterflies: the roles predation, nutrition and plant chemistry//Ecol. Monogr. 1981. Vol.51. P.1-20.
- Rausher M.D. Tradeoffs in performance on different hosts: evidence from within- and between-site variation in the beetle *Deloyala guttata*//Evolution. 1984. Vol.38. P.582-595.
- Rausher M.D. Variability for host preference in insect populations: mechanistic and evolutionary models//J. Insect Physiol. 1985. Vol.31. P.873-889.
- Ravera O. Considerations on the some ecological principles//Trends Ecol. Res. 1980. Proc. NATO ARW and INTECOL Workshop Future and USE Ecol. Decade Environ. Louvain-la-Neuve. 7-9 apr. 1983. N.Y.; London, 1984. P.145-162.
- Redfearn A., Pimm S.L. Population variability and polyphagy in herbivorous insect communities//Ecol. Monogr. 1988. Vol.58, N 1. P.39-55.
- Rezk G.N., Iss-Hak R.R., Ragab Z. Competition between three different species of predator insects and their effect on the population density of *Aphis gossypii* Glov. in cotton fields //Z. angew. Entomol. 1975. Vol.78, N 2. P.181-185.
- Rholf F.J. NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 1.40. Applied Biostatistics Inc. Exeter Publishing. LTD. N.Y. 1988.
- Richter A.R., Fuxa J.R. Limiting, formulation, and persistence of a nuclear polyherosis virus and a microsporidium for control of the velvetbean caterpillar (Lepidoptera, Noctuidae) in soybeans//J. Econ. Entomol. 1984. Vol.77, N 5. P.1299-1306.
- Root R.B. Organization of plant-anthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*)//Ecol. Monogr. 1973. Vol.43, N 1. P.95-124.
- Rotheray G.E. Organization and feeding sites of a leaf-mining agromyzid fly, *Chromatomyia mlii* (Kaltenbach) (Diptera, Agromyzidae)//Z. angew. Entomol. 1987. Vol.102, N 5. P.437

- Routledge R.D. The form of species-abundance distributions//J. Theor. Biol. 1980. Vol. 82, N 4. P. 547-558.
- Rust R.W. Evaluation of trap procedures for control Mexican bean beetle in soybeans and lima beans//J. Econ. Entomol. 1977. Vol. 70, N 5. P. 630-632.
- Saugstad E.S., Bram R.A., Nyquist W.E. Factors influencing sweep-net sampling of alfalfa//Ibid. 1967. Vol. 660, N 2. P. 421-426.
- Schöener T.W. Field experiments on interspecific competition//Amer. Nat. 1983. Vol. 122, N 2. P. 240-285.
- Schoenly K., Reid W. Dynamics of heterotrophic succession in carrion arthropod assemblages: discrete series or a continuum of change?//Oecologia. 1987. Vol. 73, N 2. P. 192-202.
- Scriber J.M., Slansky F.R. The nutritional ecology of immature insects//Ann. Rev. Entomol. 1981. Vol. 26. P. 183-211.
- Shepard M., Carner G.R., Turnipseed S.G. A comparison of three sampling methods for arthropods in soybeans//Environ. Entomol. 1974. Vol. 3. P. 227-232.
- Simberloff D.S. Species turnover and equilibrium island biogeography//Science. 1976a. Vol. 194, N 4265. P. 572-578.
- Simberloff D.S. Trophic structure determination and equilibrium in an arthropod community//Ecology. 1976b. Vol. 57, N 2. P. 395-398.
- Simberloff D.S., Wilson E.O. Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands//Ibid. 1969. Vol. 50, N 2. P. 278-296.
- Slansky F., Jr. Phagism relationships among butterflies//J. New York Entomol. Soc. 1976. Vol. 84, N 1. P. 91-105.
- Smiley J. Plant chemistry and the evolution of host specificity: new evidence from *Heliconius* and *Passiflora*//Science. 1978. Vol. 21, N 4357. P. 745-747.
- Smith R.F. Summing-up of the Section V.//Ecology of Aphidophagous Insects. Proc. symp. held in Libice near Prague 1965. Prague: Academia, 1966. P. 285-287.
- Smith R.F., Hagen K.S. Natural regulation of alfalfa aphids in California//Ibid. P. 297-315.
- Southwood T.R.E. The abundance of Hawaiian trees and the number of their associated insect species//Proc. Hawaii Entomol. Soc. 1960. Vol. 17. P. 299-303.
- Southwood T.R.E. The number of species of insect associated with

- various trees//J. Anim. Ecol. 1961. Vol. 30, N 1. P. 1-8.
- Southwood T. R. E. Ecological Methods. London: Methuen & Co. Ltd, 1966. 391 p.
- Southwood T. R. E. Interactions of plants and animals: patterns and processes//Oikos. 1985. Vol. 44, N 1. P. 5-11.
- Southwood T. R. E., Kennedy C. E. J. Trees as islands//Ibid. 1983. Vol. 41, N 3. P. 359-371.
- Southwood T. R. E., Way M. J. Ecological background to pest management//Concept of Pest Management. Eds. R. L. Rabb, F. E. Guthrie. Raleigh: North Carolina State Univ. 1970. P. 6-29.
- Stinson C. S. A., Brown V. K. Seasonal changes in the architecture of natural plant communities and its relevance to insect herbivores//Oecologia. 1983. Vol. 56, N 1. P. 67-69.
- Stork N. E. Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees//Ecol. Entomol. 1987. Vol. 12, N 1. P. 69-80.
- Strong D. R. Rapid asymptotic species accumulation in phytophagous insect communities: the pest of cocoa//Science. 1974. Vol. 185. P. 1064-1066.
- Strong D. R. Biogeographic dynamics of insect-host plant communities//Ann. Rev. Entomol. 1979. Vol. 24. P. 89-119.
- Strong D. R. Natural variability and the manifold mechanisms of ecological communities//Amer. Nat. 1983. Vol. 122, N 5. P. 636-660.
- Strong D. R., McCoy E. D., Rey J. R. Time and the number of herbivore species: the pest of sugarcane//Ecology. 1977. Vol. 58, N 1. P. 167-175.
- Strong D. R., Levin D. A. Species richness of plant parasites and growth form of their hosts//Amer. Nat. 1979. Vol. 114, N 1. P. 1-22.
- Sugihara G. Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns//Ibid. 1980. Vol. 116, N 6. P. 770-787.
- Sugihara G. $S=CA^Z$, $Z=1/4$: a reply to Connor and McCoy//Ibid. 1981. Vol. 117, N 6. P. 790-793.
- Tabashnik B. E. Host range evolution: the shift from native legume hosts to alfalfa by the butterfly, *Colias philodice eriphyle* //Evolution. 1983. Vol. 37, N 1. P. 150-162.
- Tabashnik B. E., Wheelock H., Rainbolt J. D., Watt W. B. Individual variation in oviposition preference in the butterfly, *Colias*

- eurithome*//Oecologia. 1981. Vol.50, N 2. P.225-230.
- Taksdal C. Hemiptera (Heteroptera) collected on ornamental trees and shrubs at the Agricultural College of Norway//Norsk entomologisk Tidsskrift. 1965. Vol.13, N 1. P.5-10.
- Thiele H.U. Carabid beetles in their environments. Berlin; Heidelberg; N.Y.: Springer-Verlag, 1977. 369 p.
- Thomas C.D., Ng D., Singer M.C., Mallet J.L.B. et al. Incorporation of a European weed into the diet of a North American herbivore//Evolution. 1987. Vol.41, N 4. P.892-901.
- Thorvilson H.G., Pedigo L.P. Epidemiology of *Nomuraea rileyi* (Fungi: Denteromycotina) in *Platipena scarba* (Lepidoptera, Noctuidae) populations from Iowa soybeans//Environ.Entomol. 1984. Vol.13, N 13. P.1491-1497.
- Turnipseed S.G. Insects//Soybeans: Improvement, Production, and Uses. Agronomy Monogr. 1973. Vol.16. P.545-572.
- Turnipseed S.G. Influence of trichome variations on populations of small phytophagous insect in soybean//Environ.Entomol. 1977. Vol.6. P.815-817.
- Turnipseed S.G., Kogan M. Soybean entomology//Ann.Rev.Entomol. 1976. Vol.21. P.25-60.
- Turnipseed S.G., Kogan M. Integrated control of insect pests// Soybeans: Improvement, Production, and Uses. 2nd ed. - Agronomy Monogr. 1987. N 16. P.779-817.
- Ugland K.I., Gray J.S. Lognormal distributions and the concept of community equilibrium//Oikos. 1982. Vol.39, N 2. P.171-178.
- Underwood A.J. What is a community?//Patterns and Processes in the History of Life. Eds. D.M.Raup, D.Jablonski. Dahlem Konferenzen 1986. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1986. P.351-367.
- Van Dijk Th.S., Ernsting G., Desender K. Concluding remarks// Acta Phytopath.Entom.Hung. 1987. Vol.22. N 1-4. P.455-458.
- Varlez S. Ecologie des relations entre trois chrysomèles et leurs plantes-hôtes//Ann.Soc.roy.zool.Belg. 1988. Vol.118, N 1. P.89.
- Via S. The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. I. Genotype environment interaction in larval performance on different host species//Evolution. 1984. Vol.38, N 4. P.881-895.
- Vickerman G.P. Monitoring and forecasting insect pests of cereals

- //Proc. 1977 Br.Crop Prot.Conf. - Pest and Diseases. 1977. Vol.1. P.227-234.
- Wallin H. Habitat choice of some field-inhabiting carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) studied by recapture of marked individuals//Ecolog.Enomol. 1986. Vol.11. P.457-466.
- Walters K.F.A., Carter N. Settling behaviour of cereal aphids//Proc. 1981 Br.Crop Prot.Conf. - Pest and Diseases. 1981. P.205-207.
- Ward L.K. The conservation of juniper: the associated fauna with special reference to southern England//J.Appl.Ecol. 1977. Vol.14, N 1. P.81-120.
- Wasserman S.S., Futuyma D.J. Evolution of host plant utilization in laboratory populations of the southern cowpea weevil *Callosobruchus maculatus* Fabricius (Coleoptera, Bruchidae)//Evolution. 1981. Vol.35, N 4. P.605-617.
- Watson S.J., Carter N. Weather and modelling cereal aphid populations in Norfolk (UK)//EPP0 Bull. 1983. Vol.13, N 2. P.223-227.
- Way M.J. The nature and causes of annual fluctuations in numbers of *Aphis fabae* Scop. on field beans (*Vicia fabae*)//Appl. Biol. 1967. Vol.59, N 2. P.175-188.
- Way M.J., Cammell M.E., Taylor L.R., Wolwood I.P. The use of egg counts and suction trap samples to forecast the infestation of spring sown field beans, *Vicia fabae* by the black bean aphid, *Aphis fabae*//Ann.appl.Biol. 1981. Vol.98. P.21-34.
- Wellso S.G., Hoxie R.P. The influence of environment on the expression of trichomes in wheat//Crop.Sci. 1982. Vol. P.879-886.
- Whittaker R.H. Dominance and diversity in land plant communities //Science. 1965. Vol.147, N 3655. P.250-260.
- Whittaker R.H. Evolution and measurement of species diversity//Taxon. 1972. Vol.21, N 2/3. P.213-251.
- Whittaker R.H. Community and Ecosystems. 2-nd ed. N.Y.; London: MacMillan Co., 1975. 385 p.
- Whittaker R.H., Feeny P.P. Allelochemicals: chemical interactions between species//Science. 1971. Vol.171. P.757-770.
- Whitham T.G. Individual trees as heterogeneous environments: adaptation to herbivory or epigenetic noise//Insect Life Hist. Patterns: Habitat and Geogr.Var. N.Y. e.a., 1981. P.9-27

- Williams S.B. Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology. London: Academic Press, 1964. 324 p.
- Woolhouse M.E.J., Harmsen R. Just how unstable are agroecosystems?//Can. J. Zool. 1987. Vol.65. P.1577-1580.
- Zwölfer H., Brandl R. Niches and size relationships in Coleoptera associated with *Carduea* host plants: adaptations to resource gradients//Oecologia, 1989. Vol.78, N 1. P.60-68.

Виды насекомых, зарегистрированных в сообществе сси

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
Mantoptera			
Manteidae			
<i>Mantis religiosa</i> L.	1	-	-
Orthoptera			
Tettigoniidae			
<i>Elimaea fallax</i> B.-Bien.	1	-	-
<i>Phaneroptera falcata</i> Poda	5	2	-
<i>Conocephalus percaudatus</i> B.-Bien.	-	-	13
<i>Uvarovites inflatus</i> Uv.	2	4	5
<i>Metrioptera engelhardti</i> Uv.	-	-	1
Gryllidae			
<i>Oecanthus longicaudus</i> Mats.	15	14	25
Tetrigidae			
<i>Paratettix hachijoensis</i> Shir.	-	1	1
<i>Tetrix japonica</i> Bol.	2	-	1
Acrididae			
<i>Oxya maritima</i> Mistsh.	-	4	20
<i>Calliptamus abbreviatus</i> Ikonn.	-	3	-
<i>Chorthippus biguttulus maritimus</i> Mistsh.	3	-	2
<i>Ch. fallax fallax</i> Zub.	2	-	2
<i>Epacromius pulverulentus</i> F.-W.	25	10	39
Dermaptera			
Forficulidae			
<i>Forficula vicaria</i> Semenov	2	-	-
Homoptera (Cicadinea)			
Membracidae			
Gen. sp. 1	-	1	-
Gen. sp. 2	1	-	-
Cicadellidae			
<i>Idiocerus unispinosus</i> Kwon	1	-	-
<i>Onukigallia onukii</i> Mats.	1	-	-
<i>Macropsidius niger</i> Mats.	-	-	1

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
<i>Batrachomorphus alionii</i> Turton	-	1	4
<i>Cicadella viridis</i> L. (имаго)	2764	2475	9725
" " (личинки)	260	521	2010
<i>Aphrodes</i> sp.	-	1	-
<i>Drabescus nigrifemoratus</i> Mats.	-	-	1
<i>Phlogotettix cyclops</i> M. R.	1	-	1
<i>Balclutha</i> sp.	9	7	4
<i>Macrosteles</i> sp.	20	4	43
<i>Scaphoideus festivus</i> Mats.	-	3	2
<i>Platymentopius koreanus</i> Mats.	4	1	2
<i>Orientus ishidae</i> Mats.	3	1	1
<i>Graphocraerus ventralis</i> Fall.	-	1	-
<i>Matsumurella praesul</i> Horv.	2	4	9
<i>Laburru impictifrons</i> Bohem.	2	4	1
<i>Ophiola jakowleffi</i> Leth.	-	6	1
<i>Ophiola</i> sp.	130	44	386
<i>Elymana emeljanovi</i> Dwoj.	-	1	-
<i>Doratura gravis</i> Em.	1	-	-
<i>D. homophyla</i> Fl.	1	5	1
<i>Recilia</i> sp.	49	2	16
<i>Alobaldia</i> sp.	5	2	17
<i>Psammotettix striatus</i> L.	243	29	85
Gen. sp. 1	1	1	-
Gen. sp. 2	-	-	1
Gen. sp. 3	1	-	-
Gen. sp. 4	1	1	-
Cercopidae			
<i>Eoscartopsis assimilis</i> Uhl.	2	10	16
Aphrophoridae			
<i>Aphrophora alni</i> Fall.	-	-	3
<i>Aphrophora</i> sp.	1	3	3
<i>Lepyronia coleopterata</i> L.	-	-	4
<i>Philaenus spumarius</i> L.	2	53	52

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
Machaerotidae			
<i>Taihorina geisha</i> Schumecher	-	1	2
Delphacidae			
<i>Saccharosydne procera</i> Mats.	-	3	1
<i>Enconamelus</i> sp.	-	-	1
<i>Laodelphax striatella</i> Fall.	36	80	193
Gen. sp. 1	-	-	1
Derbidae			
<i>Pentastiridius apicalis</i> Uhl.	-	1	-
Gen. sp. 1	-	1	-
Homoptera (Aphidinea)			
Aphidinea			
<i>Aphis glycines</i> Mats.	+	+	+
<i>Aulacorthum solani</i> Kalt.	+	+	+
Heteroptera			
Saldidae			
Gen. sp. 1	-	-	2
Nabidae			
<i>Himacerus apterus</i> F.	2	-	-
<i>Nabis</i> sp.	1056	1442	1409
<i>Nabis ussuriensis</i> Kerzh.	4	-	-
Anthocoridae			
Неидентифицированные виды	35	166	33
Miridae			
<i>Deraeocoris</i> sp.	56	227	13
<i>Polymerus cognatus</i> Fieb.	26	65	69
<i>Lygocoris lucorum</i> M.-D.	2	18	68
<i>Lygus rugulipennis</i> Popp.	130	506	586
<i>Adelphocoris tenebrosus</i> Reut.	3	-	2
<i>A. reicheli</i> Fieb.	-	-	2
<i>A. lineolatus</i> Gz.	30	191	57
<i>A. suturalis</i> Jak.	64	66	233
<i>Phytocoris</i> sp.	35	-	-
<i>Ph. sibiricum</i> Kusch.	39	-	-

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
<i>Stenodema calcarata</i> Fall.	1	7	54
<i>Trigonotylus coelestialium</i> Kirk.	579	301	317
<i>Halticus apterus</i> L.	-	4	2
<i>Orthotylus flavosparsus</i> C. Sahlb.	246	201	113
<i>Plagiognathus amurensis</i> Reut.	169	92	1078
<i>Chlamydatus pullus</i> Reut.	117	183	88
Tingidae			
Gen. sp. 1	-	-	1
Reduviidae			
<i>Coranus hammarstroemi</i> Reut.	-	1	-
Lygaeidae			
<i>Nysius thymi</i> Wolff.	-	1	3
<i>Stigmatonotum</i> sp.	72	-	151
Coreidae			
<i>Homoeocerus dilatatus</i> Horv.	1	-	-
<i>Alydus calcaratus</i> L.	4	1	-
Rhopalidae			
<i>Rhopalus maculatus</i> Fiebl.	312	29	183
<i>Stictopleurus punctatonevrosus</i> Gz.	80	2	134
Scutelleridae			
<i>Eurygaster testudinaria</i> Geoffr.	-	1	2
Pentatomidae			
<i>Eysarcoris aeneus</i> Scop.	6	1	32
<i>E. gibbosus</i> Jak.	-	-	13
<i>Rubiconia intermedia</i> Wolff	6	-	3
<i>Palomena viridissima</i> Poda	1	2	2
<i>Anthemina varicornis</i> Jak.	-	-	2
<i>Dolycoris baccarum</i> L.	1580	70	107
<i>Eurydema gebleri</i> Kol.	3	18	31
Coleoptera			
Carabidae			
<i>Cicindela gracilis</i> Pall.	-	-	1
<i>Leistus niger</i> Gebl.	1	-	-
<i>Nebria coreika</i> Sols.	20	4	5

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
<i>Calosoma chinense</i> Kirby	45	28	11
<i>Carabus arcensis</i> Herbst	1	-	-
<i>C. canaliculatus</i> Ad.	-	3	-
<i>C. granulatus</i> L.	1	1	9
<i>C. hummeli</i> Fisch.	-	1	-
<i>C. maeander</i> Fisch.	-	2	-
<i>C. tuberculosus</i> Dej.	-	1	-
<i>C. venustus</i> Mor.	1	4	-
<i>Dyschirius globosus</i> Herbst	-	-	1
<i>Asaphidion semilucidum</i> Mots.	4	-	-
<i>Bembidion mandli</i> Net.	1	10	80
<i>B. semipunctatum</i> Don.	-	-	1
<i>B. obliquum</i> Pz.	-	1	-
<i>Tachys pallescens</i> Bat.	-	-	4
<i>Lasiotrechus discus</i> F.	-	-	1
<i>Epaphius dorsostriatus</i> Mor.	1	4	129
<i>Poecilus encopoleus</i> Sols.	350	223	843
<i>P. fortipes</i> Chaud.	9	45	8
<i>P. nitidicollis</i> Mots.	38	39	201
<i>Pterostichus haptoderoides</i> Tsch.	530	261	273
<i>P. microcephalus</i> Mots.	32	107	482
<i>P. neglectus</i> Mor.	-	-	1
<i>P. prolongatus</i> Mor.	3	2	6
<i>P. rotundangulus</i> Mor.	3	7	33
<i>P. shingarevi</i> Lafer	-	1	-
<i>P. solsky</i> Chaud.	3	11	4
<i>P. sulcitaris</i> Mor.	5	8	66
<i>P. tuberculiger</i> Tsch.	-	3	1
<i>Agonum gracilis</i> Gill.	-	1	-
<i>A. impressum</i> Panz.	-	3	10
<i>A. sutschanensis</i> Jedl.	-	-	1
<i>Synuchus melantho</i> Bat.	4	-	-
<i>S. nordmanni</i> Mor.	1	-	-
<i>S. orbicollis</i> Mor.	3	1	-

Продолжение приложения 1

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
<i>Pristosia nitidula</i> Mor.	1	14	-
<i>Calathus halensis</i> Schall.	75	38	25
<i>Amara majuscula</i> Chaud.	-	20	5
<i>A. minuta</i> Mots.	-	1	-
<i>A. nigromontana</i> Lafer	-	2	1
<i>A. ovata</i> F.	-	1	-
<i>A. plebeja</i> Gyll.	-	1	-
<i>Curtonotus giganteus</i> Mots.	-	1	-
<i>C. nitens</i> Putz.	-	1	-
<i>C. gonioderus</i> Tsch.	-	9	-
<i>Anisodactylus signatus</i> Pz.	33	10	20
<i>Pseudoophonus calceatus</i> Duft.	-	1	-
<i>P. capito</i> Mor.	-	-	2
<i>P. coreanus</i> Tsch.	-	155	-
<i>P. eous</i> Tsch.	1090	816	122
<i>P. griseus</i> Pz.	1	6	1
<i>P. jureceki</i> Jedl.	3	32	3
<i>P. tschiliensis</i> Schaub.	-	2	-
<i>P. ussuriensis</i> Chaud.	1304	464	329
<i>Harpalus aeneus</i> Latr.	-	1	-
<i>H. corporosus</i> Mots.	2	14	-
<i>H. crates</i> Bat.	1	-	-
<i>Bradycellus nigrifolius</i> Rtt.	1	-	-
<i>Chlaenius pallipes</i> Gebl.	52	281	705
<i>Ch. spoliatus</i> Rossi	1	-	-
<i>Ch. stschukini</i> Men.	1	5	3
<i>Microlestes minutulus</i> Goeze	-	5	-
Histeridae			
<i>Hister</i> sp.	-	-	1
Silphidae			
<i>Necrophorus japonicus</i> Har.	17	-	2
<i>Silpha perforata</i> Gebl.	9	3	-
Staphylinidae			
<i>Oxytelus inustus</i> Gr.	-	1	-

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
<i>Oxytelus rugosus</i> F.	-	-	1
<i>Paederus korbi</i> Bh.	-	-	4
<i>Platystethus cornutus</i> Grav.	-	-	2
<i>P. nitens</i> C. Sahl.	-	1	-
<i>Stenus</i> sp. 1	-	1	-
<i>Stenus</i> sp. 2	-	-	1
<i>S. cicindeloides</i> Schall.	1	-	-
<i>S. clavicornis</i> Scop.	-	3	-
<i>S. gibbicollis latissimus</i> Bh.	-	1	-
<i>Lathrobium fulvipenne</i> Grav.	-	-	12
<i>Xantholinus</i> sp.	-	3	-
<i>Philonthus</i> sp.	-	-	1
<i>Ph. alpinus</i> Epp.	-	-	1
<i>Ph. fagelianus</i> Tich.	-	1	1
<i>Ph. setosus</i> J. Sahlb.	-	1	-
<i>Staphylinus chrysocomus</i> Mn.	1	-	-
<i>Mycetoporus</i> sp. 1	1	-	-
<i>Mycetoporus</i> sp. 2	-	-	1
<i>Bryoporus friebi</i> Luze	-	1	-
<i>Tachyporus chrysomelinus</i> L.	-	1	-
<i>Tachinus marginatus</i> Gyll.	-	-	1
<i>Grypeta</i> sp.	-	-	1
<i>Atheta</i> sp.	-	-	2
<i>Astilbus canaliculatus</i> F.	-	-	1
<i>Aleochara</i> sp.	-	-	1
Gen. sp. 1	-	-	1
Scarabaeidae			
<i>Aphodius rectus</i> Mots.	1	32	78
<i>Caccobius brevis</i> Waterh.	-	1	-
<i>C. sordidus</i> Har.	-	-	2
<i>Ontophagus atripennis</i> Waterh.	-	-	1
<i>O. fodiens</i> Waterh.	-	-	1
<i>O. gibbulus</i> Pall.	-	-	1
<i>O. japonicus</i> Har.	-	-	1

Продолжение приложения 1

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
<i>Ontophagus olsoufieffi</i> Boucomont	47	-	3
<i>O. punctator</i> Rtt.	-	1	-
<i>O. scabriusculus</i> Har.	-	-	1
<i>Eotrichia titanis</i> Rtt.	-	1	-
<i>Brachmina intermedia</i> Mannh.	-	1	-
Helodidae			
Gen. sp. 1	-	-	1
Ptinidae			
<i>Ptinus japonicus</i> Rtt.	-	1	2
Elatерidae			
<i>Agrypnus binodulus</i> Mots.	-	-	3
<i>Liotrichus affinis</i> Payk.	-	-	1
<i>Agriotes</i> sp.	2	3	6
<i>Negastrius dermestoides</i> Herbst	-	9	2
Nitidulidae			
<i>Carpophilus</i> sp.	-	3	1
<i>Meligethes</i> sp.	1	3	2
<i>Epuraea</i> sp.	-	1	-
Cucujidae			
Gen. sp. 1	-	-	2
Coccinellidae			
<i>Epilachna vigintioctomaculata</i> Mots.	-	-	2
<i>Scymnus crinitus</i> Fürsch.	1	4	2
<i>S. hoffmani</i> Ws.	-	6	-
<i>S. ater</i> Kug.	-	5	-
<i>Hyperaspis asiatica</i> Lew.	3	-	-
<i>Hypodamia tredecimpunctata</i> L. (имаго)	43	289	106
- " - (личинки)	5	31	2
<i>Anisosticta sibirica</i> Biel.	-	-	2
<i>Adonia variegata</i> Goeze	2	1	-
<i>Coccinella septempunctata</i> L. (имаго)	1737	434	73
- " - (личинки)	2130	102	67
<i>Coccinula quatuordecimpustulata</i> <i>sibirica</i> Ws.	11	7	9

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
<i>Harmonia axyridis</i> Pall. (имаго)	83	309	144
- " - (личинки)	11	99	136
<i>Calvia decimguttata</i> L.	-	2	2
<i>Synharmonia bissexnotata</i> Muls.	-	-	1
<i>Propylaea quatuordecimpunctata</i> L.	1035	1156	1266
<i>P. japonica</i> Thunb.	71	83	72
<i>Propylaea</i> sp. (личинки)	179	88	194
<i>Stethorus punctillum</i> Ws.	-	1	-
Cryptophagidae			
Gen. sp. 1	-	-	6
Mycetophagidae			
<i>Mycetophagus</i> sp.	-	1	-
Colydiidae			
Gen. sp. 1	-	-	1
Anthicidae			
<i>Notoxus</i> sp.	-	-	1
<i>Anthicus</i> sp. 1	16	1	-
<i>Anthicus</i> sp. 2	-	1	-
Mordellidae			
Gen. sp. 1	1	3	3
Lagriidae			
<i>Lagra</i> sp.	-	3	2
Chrysomelidae			
<i>Lea diversa</i> Baly.	-	1	-
<i>L. scutellaris</i> Kraatz	11	14	-
<i>Gulema gulitipes</i> Frm.	1	-	-
<i>O. lichenis</i> Voet.	-	-	1
<i>Cryptocephalus labuatus</i> L.	-	1	-
<i>C. semenovi</i> Ws.	-	1	-
<i>Entomoscelis orientalis</i> Mots.	-	3	-
<i>Galerucella grisescens</i> Joann.	2	4	48
<i>G. viburni annulicornis</i> Baly	2	-	1
<i>Monolepta</i> sp.	1	-	-
<i>M. quadriguttata</i> Mots.	7492	814	1267

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
<i>Monolepta semenovi</i> Oglobl.	1	-	-
<i>Chalcoides plutus</i> Latr.	-	1	5
<i>Haltica cirsicola</i> Ohno	-	-	5
<i>Phyllotreta vittula</i> Redt.	5416	639	2957
<i>Longitarsus</i> sp. 1	-	3	-
<i>Longitarsus</i> sp. 2	-	2	-
<i>L. aphthonoides</i> Ws.	-	1	-
<i>Argopus punctipennis</i> Mots.	-	-	1
<i>Chaetocnema concinna</i> Marsh.	1030	958	358
<i>Ch. ingenua</i> Baly	-	-	1
<i>Ch. major mandschurica</i> Heik.	-	1	-
<i>Psylliodes cyanescens</i> Ws.	-	2	1
<i>Paraluperodes suturalis</i> Mots.	3517	168	1010
<i>Pagria signata</i> Mots.	2	-	-
<i>Luperodes menethriesi</i> Fald.	-	-	1
<i>Cleoporus variabilis</i> Beili	-	-	1
<i>Basilepta fulvipes</i> Mots.	-	6	-
<i>Altica</i> sp.	-	1	2
<i>Cassida piperata</i> Hope.	2	-	1
<i>C. vellaris</i> Ws.	2	-	1
<i>C. nebulosa</i> L.	5	25	5
Curculionidae			
<i>Sitona flavescens</i> Marsh.	-	2	9
<i>S. lineatus</i> Z.	1	-	-
<i>Zacladus affinis</i> Pk.	-	-	1
<i>Rhinoncus bruchoides</i> Herbst	-	2	-
<i>Rh. jakovlevi</i> Faust	-	-	1
<i>Rh. sibiricus</i> Faust	1	10	91
<i>Baris pilosa</i> Roel.	-	-	1
<i>Curculio dentipes</i> Roel.	-	1	-
<i>C. pictus</i> Roel.	-	1	-
<i>Tychius picirostris</i> F.	1	-	-
<i>Adosomus granulatus</i> Mann.	-	1	-
<i>Gyphicerinus tessellatus</i> Mots.	-	1	1

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
<i>Gymnaetron</i> sp.	-	-	1
<i>Lixus amurensis</i> Faust.	-	1	3
<i>L. depressipennis</i> Roel.	-	1	-
<i>Mylocerus laticornis</i> Rtt.	-	-	1
<i>M. raddensis</i> Pic.	1	-	-
<i>Neosirocalus albosuturalis</i> Roel.	1	-	4
Neuroptera			
Chrysopidae			
<i>Chrysopa intima</i> McLach.	1	3	6
<i>Ch. perplexa</i> McLach.	4	11	2
<i>Ch. cornuta</i> Kis. et Ujh.	11	36	15
<i>Ch. septempunctata</i> Wesm.	1	-	-
<i>Ch. formosa</i> Br.	3	1	-
Hemerobiidae			
<i>Micromus angulatus</i> Steph.	17	3	6
Lepidoptera			
Tortricidae			
<i>Pandemus heparana</i> Den. et Schiff.	+	+	+
<i>Archips betularius</i> Hbn.	+	+	+
<i>Clepsis strigana</i> Hbn.	+	+	+
<i>Adoxophies orana</i> F.-R.	+	+	+
<i>Ancylis badiana</i> Den. et Schiff.	+	+	+
<i>Matsumuraesis phaseoli</i> Mots.	+	+	+
<i>Leguminivora glycinivorella</i> Mots.	+	+	+
Pyrallidae			
<i>Sitochroa verticalis</i> L.	+	+	+
<i>Lamprosema indicata</i> F.	+	+	+
Geometridae			
неидентифицированные виды (гусеницы)	30	82	38
Lymantriidae			
<i>Orgyia antiqua</i> L.	+	+	+
<i>O. recens approximans</i> Butl.	+	+	+
<i>O. ericae</i> Germ.	+	+	+

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
Noctuidae			
<i>Hypera tristalis</i> Led. (имаго)	+	+	+
- " - (гусеницы)	1	29	59
<i>Herminia innocealis</i> Butl.	+	+	+
<i>Melapia electaria</i> Brem.	+	+	+
<i>Anomis flava</i> Hbn.	+	+	+
<i>Paragabara flavomaculata</i> Obth.	+	+	+
<i>Acronicta rumicis</i> L.	+	+	+
<i>A. raphael</i> Obth.	+	+	+
<i>Amina octo</i> Guen.	+	+	+
<i>Macdunoughia confusa</i> Steph.	+	+	+
<i>Autographa mandarina</i> Fr.	+	+	+
<i>Diachrysia nadeja</i> Oberth.	+	+	+
<i>Athetis lepigone</i> Möschl.	+	+	+
<i>Mamestra brassicae</i> L.	+	+	+
<i>M. illoba</i> Butl.	+	+	+
<i>M. contigua</i> Den. et Schiff.	+	+	+
<i>Mythimna separata</i> Walk.	+	+	+
<i>Xestia c-nigrum</i> L.	+	+	+
<i>Heliothis maritima</i> Grasl. (имаго)	+	+	+
- " - (гусеницы)	+	213	279
<i>Pyrrhia umbra</i> Hfn. (имаго)	+	+	+
- " - (гусеницы)	+	3	523
Noctuidae			
неидентифицированные виды (гусеницы)	759	10	185
Arctidae			
<i>Spilosoma punctaria</i> Cramer	+	+	+
<i>S. niveum</i> Mgn.	+	+	+
<i>Phragmatobia fuliginosa</i> Hfn.	+	+	+
Pieridae			
<i>Colias erate poliographus</i> Mots. (имаго)	+	+	+
- " - (гусеницы)	86	236	281
Nymphalidae			
<i>Cynthia cardui</i> L.	+	+	+

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
Hymenoptera			
Tenthredinidae			
Неидентифицированные виды	-	3	4
Ichneumonidae			
<i>Scambus</i> (?) <i>nigricans</i> Thoms.	-	1	4
<i>S. detritus</i> Holmgr.	-	1	3
<i>S. brevicornis</i> Grav.	-	1	5
<i>S. buolinae</i> Htg.	1	2	-
<i>Gregopimpla inquisitor</i> Scop.	2	2	3
<i>Oxyrrhexis eurus</i> Kasp.	2	-	-
<i>Itoplectis alternans spectabilis</i> Mats.	4	9	11
<i>I. naranyae</i> Ashm.	-	1	-
<i>Pimpla nipponica</i> Uch.	1	10	1
<i>Netelia latungula</i> Thoms.	-	1	-
<i>N. fuscicornis</i> Holmgr.	-	-	1
<i>Encrateola</i> sp.	1	4	5
<i>Dichrogaster</i> sp. aff. <i>longicaudatus</i> Thoms.	-	-	1
<i>Gelis areator</i> Panz.	5	1	3
<i>G.</i> (?) <i>instabilis</i> Först.	1	2	-
<i>Rhembobius</i> (?) <i>perscurator</i> Thunb.	-	1	-
<i>Endasys</i> sp. aff. <i>erythrogaster</i> Grav.	-	-	1
<i>Phygadeuon</i> sp.	-	2	1
<i>Gambrus inferus</i> Thoms.	1	-	-
<i>Ischnus</i> sp. aff. <i>migrator</i> F.	-	-	1
<i>Itamoplex</i> sp. aff. <i>minator</i> Grav.	-	1	1
<i>Mesostenus notatus</i> Grav.	-	-	1
<i>Exetastes albiger</i> Kriechb.	-	1	-
<i>E. illusor</i> Grav.	1	-	1
<i>E. nigripes</i> Grav.	-	1	-
<i>E. robustus</i> Grav.	1	2	5
<i>Pristomerus</i> sp.	3	1	28
<i>Sionophorus</i> sp.	11	6	16
<i>Casineria</i> sp.	2	2	1
<i>C. alhibasalis</i> Uch.	5	19	9

Продолжение приложения 1

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
<i>Charops bicolor</i> Szüpl	6	-	-
<i>Disona</i> sp.	-	-	4
<i>Campoletis</i> sp. 1	6	2	6
<i>Campoletis</i> sp. 2	8	10	1
<i>Diadegma</i> sp. 1	1	-	-
<i>Diadegma</i> sp. 2	1	-	5
<i>Diadegma</i> sp. 3	1	-	-
<i>Diadegma</i> sp. 4	-	-	4
<i>D. sp. aff. litoralis</i> Holmgr.	-	-	1
<i>D. sp. aff. velox</i> Holmgr.	-	-	1
<i>Hyposter vulgaris</i> Tschük.	-	1	10
<i>H. sp. aff. didimator</i> Thunb.	1	-	2
<i>Therion circumflexum</i> L.	-	-	1
<i>Lemphagus curtus</i> Townes	-	-	2
<i>Mesochorus</i> sp. 1	-	1	-
<i>Mesochorus</i> sp. 2	-	-	1
<i>Stictopisthus</i> sp.	1	-	-
<i>Homotropus</i> sp.	-	3	-
<i>Syrphoctonus flavolineatus</i> Grav.	-	9	2
<i>Syrphophilus</i> sp.	9	4	2
<i>Diplazon</i> sp.	-	1	1
<i>D. laetatorius</i> F.	11	28	6
<i>Promethes</i> sp.	-	1	-
<i>Dicaelotus crassifemur</i> Thoms.	-	1	-
<i>Nectypus nobilitator</i> Grav.	1	-	1
<i>Virgichneumon tergerus</i> Grav.	-	1	-
<i>Ichneumon sp. aff. spurius</i> Wesm.	1	-	-
<i>Stenichneumon inexpectatus</i> Heinr.	-	-	2
Braconidae			
<i>Rhyssipolis decorator</i> Hal.	1	-	1
<i>Oncophanes laevigatus</i> Ratz.	1	-	-
<i>Hormius moniliatus</i> Nees.	1	-	-
<i>Bracon</i> sp.	6	2	2
<i>Rogas circumscriptum</i> Nees.	5	3	11

Продолжение приложения 1

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
<i>Rogas pallidator</i> Thunb.	8	3	15
<i>R. schirjaevi</i> Kok.	2	-	3
<i>R. pallidistigmus</i> Tel.	14	3	2
<i>Diospilus</i> sp.	-	-	3
<i>Opius</i> sp.	16	3	4
<i>Macrocentrus nidulator</i> Nees.	-	1	2
<i>Agathis</i> sp.	12	1	7
<i>Microdus</i> sp.	2	-	4
<i>Ascogaster</i> sp.	-	-	4
<i>Chelonus</i> sp.	6	-	4
<i>Microchelonus</i> sp.	3	2	8
<i>Meteorus</i> sp.	16	7	6
<i>M. gyrator</i> Thunb.	-	-	2
<i>M. rubens</i> Nees.	11	1	5
<i>Dinocampus coccinellae</i> Sohr.	1	1	-
<i>Perilitus</i> sp.	-	2	-
<i>Microctonus</i> sp.	2	2	-
<i>Streblocera okadae</i> Wat.	11	-	24
<i>Centistes cuspidatus</i> Hal.	2	5	16
<i>Leiothron</i> sp.	1	-	-
<i>Wesmælia pendula</i> Först.	-	-	3
<i>Zele chlorophthalmus</i> Spin.	-	-	2
<i>Microgaster</i> sp.	16	19	5
<i>Lissogaster</i> sp.	-	-	4
<i>Apanteles</i> sp.	24	10	10
<i>Synaldis</i> sp.	-	-	1
<i>Phaenocarpa</i> sp.	-	1	-
<i>Aphaereta</i> sp.	-	1	-
<i>Bobekia</i> sp.	3	-	6
<i>Coelinidea</i> sp.	-	1	3
<i>Chorebus</i> sp.	3	4	3
Aphidiidae			
<i>Ephedrus</i> sp.	1	-	-
<i>Aphidius</i> sp.	4	1	3

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
<i>Trioxys</i> sp.	4	3	-
Chalcididae			
<i>Dirhinus hesperium</i> Rossi	-	-	1
<i>Brachymerus</i> sp.	1	2	1
Pteromalidae			
Неидентифицированные виды	65	52	69
Eurytomidae			
Неидентифицированные виды	2	1	3
Crmyridae			
Неидентифицированные виды	4	1	6
Perilampidae			
Gen. sp.	1	-	-
Eupelmidae			
Gen. sp.	1	-	-
Elasmidae			
Gen. sp.	1	-	-
Eulophidae			
<i>Chrysocharis</i> sp.	-	-	1
<i>Pedobius</i> sp.	-	1	2
<i>Euplectrus</i> sp.	4	1	4
<i>Phigalio</i> sp.	1	-	-
<i>Sympiesis</i> sp.	2	-	2
<i>S. sericeicornis</i> Nees.	1	-	-
<i>S. dolichogaster</i> Aschm.	1	-	3
<i>Dimmockia secunda</i> Grav.	-	1	-
<i>Diglyphus</i> sp.	-	2	-
<i>D. isaea</i> Walker	-	5	-
Неидентифицированные виды	4	3	2
Cynipidae			
Неидентифицированные виды	2	15	18
Proctotrupidae			
<i>Proctotrupes gravidator</i> L.	1	-	-
<i>Phaenoserphus calcai</i> Hal.	1	3	4

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
Heloridae			
<i>Helorus anomalipes</i> Panz.	-	-	1
Scelionidae			
Неидентифицированные виды	1	-	-
Megaspilidae			
<i>Megaspilus striolatus</i> Thoms	-	-	1
Gen. sp.	-	1	1
Bethylidae			
<i>Gonoizus claripennis</i> Först.	-	-	1
<i>Epyris</i> sp. 1	1	1	1
<i>Epyris</i> sp. 2	1	-	2
Dryinidae			
Gen. sp.	-	-	2
Tiphidae			
<i>Tiphia ruficornis</i> Klug.	1	-	-
Vespidae			
<i>Polistes</i> sp.	1	-	1
Sphecidae			
<i>Pemphredon lethifer</i> Shuck.	-	-	1
<i>Mimosa littoralis</i> Bondolt	1	-	-
Halictidae			
<i>Halictus</i> sp. 1	4	-	4
<i>Halictus</i> sp. 2	-	2	2
<i>Halictus</i> sp. 3	6	3	-
<i>Nomia</i> sp.	1	-	1
Anthophoridae			
<i>Nomada</i> sp.	-	-	1
Apidae			
<i>Apis mellifera</i> L.	+	+	+
Formicidae			
<i>Myrmica ruginodis</i> Nyl.	1	-	3
<i>M. jessoensis</i> Forel	-	-	5
<i>Camponotus japonicus</i> Mayr	2	5	
<i>Formica picea</i> Nyl.	-	-	2

Продолжение приложения 1

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
<i>Formica japonica</i> Mots.	4	2	1
<i>Lasius niger</i> L.	6	25	9
<i>L. umbratus</i> Nyl.	1	1	-
Diptera			
Неидентифицированные роды и виды	28	76	167
Mycetophilidae			
<i>Allodia</i> sp.	-	3	-
Stratiomyidae			
<i>Microchrysa</i> sp.	1	3	2
<i>M. flavicornis</i> Mg.	2	4	10
<i>Nemotelus</i> sp.	-	-	1
Gen. sp.	-	1	-
Asilidae			
Gen. sp.	-	-	1
Empididae			
<i>Platypalpus</i> sp.	4	2	17
<i>Hybos grossipes</i> L.	-	-	4
Dolichopodidae			
Неидентифицированные виды	68	241	1731
Syrphidae			
<i>Platycheirus clypeatus</i> Mg.	-	1	-
<i>Melasnostoma mellinum</i> L.	-	22	42
<i>M. scallare</i> F.	-	2	-
<i>Postosyrphus nitens</i> Zett.	-	1	-
<i>Metasyrphus corollae</i> F.	29	12	2
<i>Episyrphus balteatus</i> Deg.	1	35	38
<i>Sphaerophoria</i> sp.	4	17	3
<i>S. indiana</i> Bigot.	-	-	4
<i>S. chondjini</i> Bank.	-	2	1
<i>S. macrogaster</i> Thoms.	-	7	3
<i>S. rueppeli</i> Wd.	-	9	-
<i>Eristalis abrustorum</i> L.	-	1	-
<i>E. sepulcralis</i> L.	-	-	4
<i>Helophilus trivittatus</i> F.	-	2	-

Продолжение приложения 1

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
<i>Syritta pipiens</i> L.	-	1	6
Pipunculidae			
<i>Pipunculus</i> sp.	1	-	1
Неидентифицированные виды	10	-	2
Platystomatidae			
<i>Rivellia</i> sp.	151	743	2619
Otitidae			
<i>Ceroxys hortulana</i> Rossi	1	1	1
<i>Melieria</i> sp.	-	2	-
Ulididae			
<i>Ulida</i> sp.	5	53	29
Tephritidae			
<i>Orellia ruficauda</i> F.	4	4	7
<i>O. colon</i> Mg.	37	29	38
<i>Campiglossa</i> sp.	-	4	1
<i>Oxyna</i> sp.	-	1	2
<i>O. flavipennis</i> Lw.	1	1	7
<i>Tephritis</i> sp.	13	5	-
<i>T. leontodontis</i> De Geer.	3	12	34
Sepsidae			
<i>Sepsis thoracica</i> R.-D.	-	2	-
<i>S. punctum</i> L.	-	3	-
<i>S. cynipsea</i> L.	-	4	-
Неидентифицированные виды	3	63	15
Sciomyzidae			
<i>Sepedon sphegea</i> F.	3	2	-
Agromyzidae			
Gen. sp.	-	19	61
Ephydriidae			
<i>Dichaeta caudata</i> Fl.	-	1	1
<i>Hydrellia</i> sp.	23	245	36
<i>Scatella stagnalis</i> Fl.	-	288	32
Drosophilidae			
<i>Scaptomyza pallida</i> Ztt.	-	191	13

Продолжение приложения 1

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
<i>Drosophila melanogaster</i> Mg.	-	1	-
Curtonotidae			
<i>Curtonotum anus</i> Mg.	2	2	6
Chloropidae			
<i>Elachiptera</i> sp.	2	14	116
<i>Meromyza</i> sp.	135	69	246
<i>Chlorops</i> sp.	19	113	198
<i>Urophora</i> sp.	-	-	4
Неидентифицированные виды	40	34	36
Anthomyiidae			
<i>Hylemyza</i> sp.	1	-	-
<i>Paraprosalpia</i> sp.	-	-	1
<i>Eustalomia</i> sp.	1	-	-
Неидентифицированные виды	368	384	1250
Muscidae			
<i>Alloeostylus</i> sp.	-	1	-
<i>Muscina stabulans</i> Fl.	-	1	-
<i>Musca</i> sp.	-	-	4
<i>M. convexifrons</i> Thoms.	-	-	1
<i>M. amita</i> Zim.	1	-	-
Calliphoridae			
<i>Lucilia illustris</i> Mg.	-	-	2
<i>L. caesar</i> L.	-	-	9
Sarcophagidae			
<i>Metopia</i> sp.	-	-	1
<i>Ravinia striata</i> F.	1	2	-
<i>Blaesoxipha campestris</i> R.-D.	-	2	-
<i>Pierretia</i> sp.	-	-	1
<i>P. clathrata</i> Mg.	1	-	1
<i>P. ugamskii</i> Rohd.	2	-	-
<i>Parasarcophaga</i> sp.	1	1	-
<i>P. similis</i> Meade.	1	1	-
<i>Helicophagella melanura</i> Mg.	-	1	1
<i>Phallantha sichotealinii</i> Rohd.	-	-	1

Ordo Familia Species	Кол-во экземпляров		
	1982	1983	1984
Неидентифицированные виды	24	2	4
Tachinidae			
<i>Clytiomyia</i> sp.	1	-	-
<i>Gymnosoma</i> sp.	6	-	3
<i>G. rotundatum</i> L.	1	-	-
<i>Clairvillia</i> sp.	1	-	-
<i>Dionea</i> sp.	-	-	1
<i>Leucostoma</i> sp.	1	-	-
<i>Cylindromyia</i> sp.	4	1	4
Неидентифицированные виды	18	29	71

Суммарные данные по обилию жуужлиц в исследованных в 1987-89 гг точках

N Вид	Точка																Всего	
	1	1a	2	3	4	5	6	6a	7	7a	8	8a	9	10	10a	11		12
1. <i>Notiophilus impressifrons</i> Mor.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
2. <i>Leistus niger</i> Gebl.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	6	15
3. <i>Nebria coreica</i> Sols.	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	2	2	3	-	1	-	53	63
4. <i>Calosoma chinense</i> Kir.	2	2	6	14	4	86	49	39	60	37	9	11	8	38	51	49	5	470
5. <i>Carabus arcensis</i> Herb.	2	23	13	-	-	-	1	-	1	5	6	2	2	-	-	-	-	55
6. <i>C. canaliculatus</i> Ad.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	3	-	-	-	-	-	6
7. <i>C. granulatus</i> L.	-	-	10	4	-	5	1	-	4	-	4	4	13	2	2	1	62	112
8. <i>C. hummeli</i> Fisch.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	34	34
9. <i>C. maacki</i> Mor.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
10. <i>C. meander</i> Fisch.	-	-	-	-	1	3	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	2	8
11. <i>C. smaragdinus</i> Fisch.	2	2	-	1	-	-	-	1	5	2	14	22	-	-	-	-	-	49
12. <i>C. tuberculatus</i> Dej.	4	-	4	2	1	-	-	3	7	1	-	1	1	-	-	-	1	25
13. <i>C. venustus</i> Mor.	3	5	-	-	1	-	-	-	3	3	38	44	-	-	-	-	-	97
14. <i>Asaphidion semilucidum</i> Mots.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	1	-	1	5
15. <i>Bembidion mandlii</i> Net.	1	1	2	2	34	26	41	63	1	1	-	1	11	80	50	3	-	317
16. <i>B. elevatum</i> Mots.	2	10	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13
17. <i>Lasiotrechus discus</i> F.	-	1	1	2	-	17	3	2	-	2	-	-	2	37	37	1	21	126

Продолжение приложения 2

N Вид	Точка																	Всего	
	1	1a	2	3	4	5	6	6a	7	7a	8	8a	9	10	10a	11	12		
18. <i>Epaphius dorsostriatus</i> Mor.	2	4	4	4	8	8	21	5	9	8	8	2	8	8	72	59	-	11	237
19. <i>Poecilus encopoleus</i> Sols.	6	7	21	19	140	138	78	74	39	33	5	3	14	89	116	90	49	921	
20. <i>P. fortipes</i> Chaud.	20	8	14	9	19	9	7	8	19	17	11	10	27	5	9	68	-	261	
21. <i>P. gebleri</i> Dej.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	
22. <i>P. nitidicollis</i> Mots.	2	1	5	1	4	12	-	2	1	-	-	-	5	37	49	5	3	127	
23. <i>P. reflexicollis</i> Gebl.	12	10	-	2	-	-	-	-	4	-	5	8	2	-	-	-	11	54	
24. <i>Pterostichus abberans</i> Mor.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	15	
25. <i>P. haptoderoides</i> Tsch.	-	1	3	17	38	103	38	46	7	2	-	-	19	102	112	22	48	558	
26. <i>P. microcephalus</i> Mots.	4	1	3	1	1	22	4	1	-	-	-	-	1	22	5	-	34	99	
27. <i>P. niger</i> S.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	13	
28. <i>P. nigrita</i> F.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	6	
29. <i>P. parens</i> Tsch.	-	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	
30. <i>P. prolongatus</i> Mor.	2	1	32	14	1	4	1	-	3	-	2	1	12	1	1	-	25	100	
31. <i>P. rotundangulus</i> Mor.	-	-	1	2	-	2	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	1	8	
32. <i>P. shingarevi</i> Lafer	24	33	1	1	-	-	-	-	1	4	22	24	-	-	-	-	1	111	
33. <i>P. solskyi</i> Chand.	1	1	5	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	3	12	

Продолжение приложения 2

N	Бид	Точка																Бсего	
		1	1a	2	3	4	5	6	6a	7	7a	8	8a	9	10	10a	11		12
34.	<i>P. subovatus</i> Mnts.	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	
35.	<i>P. sulcitarsis</i> Mor.	23	15	8	5	8	17	12	10	17	8	2	3	7	13	5	4	36	193
36.	<i>P. tuberculiger</i> Tsch.	29	43	1	-	1	-	-	-	2	1	23	42	4	-	-	-	-	146
37.	<i>Olisthopus</i> sp.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
38.	<i>Aponum gracilis</i> Sturm	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
39.	<i>A. impressum</i> Panz.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	2
40.	<i>A. sculptoides</i> Bat.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
41.	<i>Synuchus agonus</i> Tsch.	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
42.	<i>S. congruus</i> Gyll.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
43.	<i>S. intermedius</i> Lindr.	2	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
44.	<i>S. melantho</i> Bat.	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	2
45.	<i>S. nivalis</i> Pz.	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	3
46.	<i>S. nordmanni</i> Mor.	1	-	2	-	1	-	-	-	9	1	-	-	-	-	-	-	-	14
47.	<i>S. orbicollis</i> Mor.	-	1	1	-	-	-	-	-	1	1	7	6	-	-	-	-	2	19
48.	<i>Synuchus</i> sp.	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	2
49.	<i>Pristosia nitidula</i> Mor.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1
50.	<i>Calathus halensis</i> Schal.	6	1	35	8	22	36	44	55	5	16	1	2	28	68	74	47	47	495
51.	<i>Anara communis</i> Pz.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	2	-	-	-	-	5	9
52.	<i>A. consimilis</i> Baliani	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	2	-	-	-	-	-	4

Продолжение приложения 2

N	Вид	Точка																	Всего
		1	1a	2	3	4	5	6	6a	7	7a	8	8a	9	10	10a	11	12	
53.	<i>A. coreica</i> Kolbe	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
54.	<i>A. ovata</i> F.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
55.	<i>A. plebeja</i> Gyll.	-	-	-	-	-	-	-	-	14	28	1	-	1	-	-	3	2	49
56.	<i>A. similata</i> Gyll.	-	-	1	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	1	5	11	20
57.	<i>A. ussuriensis</i> Lutsch.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3	3
59.	<i>Curtonotus nitens</i> Putz	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
58.	<i>C. giganteus</i> Mots.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21	22
60.	<i>Anisodactylus signatus</i> Pz.	-	-	1	1	3	15	-	1	2	1	-	-	1	1	-	3	14	43
61.	<i>Pseudophonus capito</i> Mor.	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
62.	<i>P. coreanus</i> Tsch.	-	1	2	-	-	-	-	-	7	2	39	33	-	-	-	-	-	84
63.	<i>P. eous</i> Tsch.	30	11	27	9	28	75	538	583	138	100	86	115	16	113	115	61	19	2064
64.	<i>P. griseus</i> Pz.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
65.	<i>P. jureceki</i> Jedl.	6	-	21	23	19	26	7	3	10	7	2	1	16	9	6	2	40	138
66.	<i>P. ussuriensis</i> Chaud.	68	64	180	78	65	295	71	72	8	2	4	7	104	392	552	1	60	2023
67.	<i>Pseudophonus</i> sp.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	2
68.	<i>Harpalus aenus</i> Latr.	-	-	-	-	2	-	-	-	5	1	-	-	-	-	-	-	1	9
69.	<i>H. affinis</i> Schrank	-	-	-	-	2	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	4

Продолжение приложения 2

N Вид	Точка																	Всего
	1	1a	2	3	4	5	6	6a	7	7a	8	8a	9	10	10a	11	12	
70. <i>H. corporosus</i> Mots.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	1	-	-	2	5
71. <i>H. crates</i> Bat.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
72. <i>H. distinguendus</i> Duft.	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
73. <i>H. latus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
74. <i>H. lokay</i> Jedl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3
75. <i>H. modestus</i> Dej.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	-	-	3	1	17
76. <i>H. nigrans</i> Mor.	-	-	-	-	1	-	-	-	4	1	-	3	-	-	-	2	-	11
77. <i>H. rubripes</i> Duft.	-	-	1	-	-	-	-	-	4	1	-	-	-	-	-	1	-	7
78. <i>Harpalus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	3
79. <i>Trichotichnus coruscus</i> Tsch.	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	4	3	-	-	1	2	118	131
80. <i>Stenolophus propinquus</i> Mor.	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	2	9
81. <i>S. castaipennis</i> Bat.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2
82. <i>Liobolus jedlickai</i> Lafer	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
83. <i>Acupalpus limbatus</i> Gebf.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1

Продолжение приложения 2

N Вид	Точка																	Всего
	1	1a	2	3	4	5	6	6a	7	7a	8	8a	9	10	10a	11	12	
84. Chlaenius pallipes Gebl.	122	77	38	22	173	289	74	84	121	52	37	27	117	423	341	210	157	2414
85. Ch. posticalis Mor.	1	-	7	1	16	2	-	-	4	2	4	3	1	-	-	-	1	42
86. Ch. stschukini Men.	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	4
87. Badister sp.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
88. Badister bipustulatus F.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
89. Licinus yezoensis Habu	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
90. Tricholicinus setosus J. Sahlb.	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	4	6
91. Parageus japonicus Chaud.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	-	-	-	-	-	3
92. Drypta ussuriensis Jedl.	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	2
93. Cymindis daimio Bat.	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
94. Microlestes minutulus Goeze	-	-	-	-	-	1	2	6	1	-	-	1	-	-	-	-	-	11

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие.....	3
Глава 1. Богатство видов фитофагов на растениях.....	8
1.1. Число видов фитофагов и ареал растения-хозяина.....	8
1.2. Время и число видов фитофагов на растениях.....	12
1.3. Структурная сложность растений и число видов фитофагов.....	14
1.4. Таксономическая иволюция растений.....	16
Глава 2. Формирование трофических связей насекомых с растениями.....	17
2.1. Факторы, влияющие на выбор кормовых растений насекомыми фитофагами.....	18
2.1.1. Морфологические особенности растений и насекомых.....	19
2.1.2. Фенология растений и насекомых.....	20
2.1.3. Избегание естественных врагов.....	21
2.2. Развитие предпочтений к новым кормовым растениям: роль предшествующего опыта и обучения.....	22
2.3. Специализация видов.....	25
Глава 3. Структура и динамика сообщества насекомых монокультуры сои.....	29
3.1. Краткий обзор исследований энтомофауны сои.....	29
3.2. Материал и методы.....	34
3.3. Таксономический состав.....	36
3.4. Сезонные аспекты колонизации "островов" монокультур насекомыми.....	45
3.5. Трофическая структура сообщества.....	59
3.6. Видовая структура сообщества насекомых монокультуры сои.....	72
3.6.1. Распределение видов по обилию.....	73
3.6.2. "Оборот" и "псевдооборот" видов.....	77
3.6.3. Является ли равновесным сообщество насекомых монокультуры сои?.....	81

3.6.4. Некоторые взгляды на механизмы, определяющие неравномерность относительного обилия видов.....	83
3.6.5. Почему многие выборки не имеют модальной октавы?.....	85
3.6.6. Динамика относительного обилия видов....	90
Глава 4. Тли и афидофаги	94
4.1. Тли.....	94
4.1.1. Сезонные колебания численности.....	95
4.1.2. Общие особенности колонизации посевов сои и роста численности.....	99
4.1.3. Локальные колебания численности.....	100
4.1.4. Погода и вспышки численности тлей.....	105
4.2. Афидофаги.....	110
4.3. Пространственное распределение и проблемы оценки численности популяций тлей и афидофагов.	118
4.3.1. Статистический анализ пространственного распределения.....	119
4.3.2. Последовательный учет численности.....	123
4.3.3. Сравнительная эффективность относительных и абсолютных методов учета численности кокцинеллid.....	125
Глава 5. Чешуекрылые и паразитоиды в сообществе сои	129
Глава 6. Организация ассамблей жужелиц	136
6.1. Структура ассамблей жужелиц.....	138
6.2. Распределение видов по местообитаниям.....	141
6.3. Факторы, влияющие на формирование ассамблей жужелиц монокультур.....	143
Заключение	148
Литература	151
Приложение 1	175
Приложение 2	196
Содержание	202

В.С. Арефин, С.К. Холин

Насекомые в агроэкосистемах: структура и динамика
сообщества монокультуры сои *Glycine max*

Утверждено к печати Ученым советом Биолого-почвенного
института ДВО РАН

Дополнительный темплан ДВО РАН 1992г.

Печатается по макету, подготовленному в Биолого-почвенном
институте ДВО РАН

Подписано к печати 12.05.92 г. Формат 60х84/16.

Печать офсетная. Усл.п.л. II,86. Уч.-изд.л. II,45.

Заказ 58. Тираж 300 экз.

Отпечатано в офсетно-ротационном цехе издательства "Дальнаука"

690600 Владивосток, Ленинская 50