

На правах рукописи

**Гусева
Ольга Геннадьевна**

**НАПОЧВЕННЫЕ ХИЩНЫЕ ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ
И ПАУКИ В АГРОЛАНДШАФТАХ
СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ**

Шифр и наименование специальности:
03.02.05 – энтомология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

**Санкт-Петербург
2014**

Работа выполнена в Государственном научном учреждении Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений Российской академии сельскохозяйственных наук (ГНУ ВИЗР Россельхозакадемии)

Официальные оппоненты:

Катаев Борис Михайлович

доктор биологических наук, Зоологический институт РАН, ведущий научный сотрудник

Каплин Владимир Григорьевич

доктор биологических наук, профессор, Самарская государственная сельскохозяйственная академия, заведующий кафедрой

Арзанов Юрий Генрихович

доктор биологических наук, Институт аридных зон Южного научного центра РАН, ведущий научный сотрудник

Ведущая организация:

Санкт-Петербургский государственный университет

Защита диссертации состоится 26 июня 2014 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 006.015.01 на базе Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений по адресу: 196608, Санкт-Петербург, Пушкин, шоссе Подбельского, д. 3.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на Web-сайте www.vizr.spb.ru Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений

Факс: (812) 470-51-10; e-mail: vizrspb@mail333.com

Автореферат разослан « ».....2014 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Наседкина Галина Анатольевна

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Напряженное состояние отечественного растениеводства в целом и отрасли защиты растений в частности определяет необходимость усиления ее научного обеспечения. Одно из важнейших направлений исследований – биологизация и экологизация с целью повышения ресурсовозобновляющих функций агроэкосистем (Жученко, 2000). Эколого-биоценотический подход в защите растений предусматривает максимизацию циркуляции полезных организмов, причем не только в пределах простейшего агроценоза, но и крупных агроэкосистем и агроландшафтов (Жученко, 2008).

Основу современной защиты растений составляют системы интегрированной защиты растений, которые должны «гармонично сочетать все имеющиеся в арсенале защиты растений методы и средства для поддержания популяций биотрофов ниже экономических порогов вредоносности» (Фитосанитарная дестабилизация ..., 2013).

Жужелицы и стафилиниды (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae), а также пауки (Arachnida, Aranei) в большинстве агроценозов – наиболее многочисленные, охотящиеся на поверхности почвы, многоядные хищники, энтомофаги многих опасных вредителей, в том числе проволочников, долгоносиков, колорадского жука, тлей, трипсов, многих видов чешуекрылых и двукрылых. Высокая численность напочвенных хищных членистоногих является одним из последствий воздействия человека на агроэкосистемы (обработки почвы, смена растительного покрова и пр.), в результате которых изменяется разрыхленность почвы и ее освещенность. Почва и растительный покров создают микроклиматические условия, благоприятные для обитания целого ряда видов многоядных хищников, редко встречающихся за пределами возделываемых земель. При этом полная инвентаризация фауны этих членистоногих, многие из которых являются важными энтомофагами вредителей культурных растений, в агроландшафтах Северо-Запада России ранее не проводилась.

Необходимость изучения комплексов напочвенных хищников связана с тем, что информация относительно их видового состава, структуры комплексов и обилия при различных экологических условиях необходима для поиска путей усиления их полезной деятельности, а также учета роли этих энтомофагов при разработке систем защитных мероприятий.

Цель работы – изучить биоразнообразие комплексов напочвенных хищных членистоногих (жужелиц, стафилинид, пауков) агроландшафтов Северо-Запада России и выявить основные факторы, влияющие на их формирование; оценить их потенциальное значение в снижении фитосанитарных рисков, связанных с фитофагами, при различных экологических условиях и установить основные эколого-биоценотические факторы, определяющие реальное и потенциальное значение комплексов напочвенных хищных жесткокрылых и пауков в агроэкосистемах.

Задачи исследований:

- изучить видовой состав, плотность популяций и структуру комплексов хищных жужелиц, стафилинид и пауков в разных частях агроландшафтов, в том числе занятых различными сельскохозяйственными культурами;
- провести сравнительный анализ особенностей биотопического распределения указанных членистоногих;
- изучить влияние почвенных условий (механического состава почвы и ее окультуривания) на видовой состав и обилие жужелиц и стафилинид;
- разработать методические подходы для оценки роли многоядных напочвенных хищников в сезонной и многолетней динамике численности вредителей при различной плотности их популяций;

Настоящая работа представляет собой законченное оригинальное исследование, основанное на результатах полевых и лабораторных исследований, проведенных во Всероссийском (ранее Всесоюзном) НИИ защиты растений (ВИЗР) в период с 1981 по 2011 гг., а также машинных (компьютерных) экспериментов.

Научная новизна. Впервые проведено изучение биоразнообразия жужелиц, стафилинид и пауков в агроландшафтах Северо-Запада России. Составлены списки, включающие 157 видов стафилинид, 123 вида жужелиц и 70 видов пауков. Впервые выявлен видовой состав, изучена структура доминирования стафилинид и пауков в разных частях агроландшафтов в условиях Северо-Запада России. Получены данные, свидетельствующие о принципиальных отличиях в экологии изученных групп напочвенных хищников (жужелиц, стафилинид и пауков) и структуре их комплексов в системе севооборота. Изучены особенности структуры доминирования, видового состава и обилия комплексов жужелиц, стафилинид и пауков на полях пропашных, зерновых культур и многолетних трав, а также в садах Северо-Запада России. Показана определяющая роль почвенных условий в формировании видового состава, структуры комплексов напочвенных хищников и их обилия.

Впервые исследованы особенности воздействия многоядных напочвенных хищников на популяции фитофагов при различной их плотности.

На основе наших исследований впервые разработан методический подход к оценке воздействия напочвенных хищников на сезонную и многолетнюю динамику численности вредителя на основе количественного анализа закономерностей функционирования его жизненной системы с помощью динамической имитационной модели на примере весенней капустной мухи (*Delia brassicae* Bouché).

Впервые проведены компьютерные эксперименты, позволяющие с помощью динамической имитационной модели оценить долговременные (сезонные и многолетние) последствия воздействия многоядных напочвенных хищников на динамику численности вредителя, в сравнении с другими факторами, ограничивающими плотность популяции фитофага.

Теоретическая и практическая значимость. Внесен значительный вклад в совершенствование знаний о видовом составе и распространении напочвенных хищных жужелиц, стафилинид и пауков в агроландшафтах Северо-Запада России. Аннотированные списки жужелиц, стафилинид и пауков могут быть использованы как справочный материал при дальнейшем изучении биоразнообразия и экологии напочвенных хищников в агроландшафтах. Установлены основные эколого-биоценологические закономерности, определяющие формирование сложных комплексов напочвенных хищников в агроландшафтах. Показана способность многоядных хищников регулировать численность фитофага при низких значениях плотности его популяции. Предложен методический подход для количественной оценки воздействия напочвенных хищников на динамику численности вредителя на основе анализа функционирования его жизненной системы с помощью динамической имитационной модели. Динамическая имитационная модель DELIA позволяет проводить расчеты долговременных последствий воздействия многоядных напочвенных хищников на динамику численности весенней капустной мухи при различных экологических условиях. Результаты исследований могут быть использованы в справочниках и учебных курсах по общей энтомологии и биологическому методу защиты растений и учтены при разработке систем мероприятий по защите растений.

Положения, выносимые на защиту: 1) напочвенный комплекс хищных членистоногих является структурной частью агробиоценозов Северо-Запада России и в условиях смены систем землепользования формируется преимущественно из 157 видов стафилинид, 123 видов жужелиц и 70 видов пауков; 2) обилие и биоразнообразие напочвенного комплекса хищников во многом определяется свойствами почвы и выращиваемой культурой и мало зависит от миграций этих членистоногих из окружающих поля естественных биотопов; 3) методические подходы к оценке роли многоядных напочвенных хищников, при которых учитывается плотность популяции фитофага как показатель, влияющий на кратковременные и долговременные результаты воздействия этих энтомофагов на динамику численности вредителя.

Личный вклад автора. Диссертационная работа выполнена непосредственно автором в результате проведения многолетних исследований. Автор участвовал в разработке программы исследований, им выполнен основной объем экспериментальной работы, проведен анализ полученных данных и обобщение результатов.

Связь работы с научно-исследовательскими программами. Работа выполнялась по заданиям и программам Россельхозакадемии (ранее ВАСХНИЛ, РАСХН). В 1997–1998 гг. работа выполнялась при поддержке Федеральной целевой программы «Интеграция» (регистрационный номер проекта 556).

Апробация результатов. Результаты исследований докладывались на Всесоюзных, Всероссийских и Международных совещаниях, в том числе на III Всесоюзном карабидологическом совещании (Кишинев, 1990 г.),

конференции молодых ученых «Экологические проблемы защиты растений» (Ленинград, ВИЗР, 1990 г.), XI (Санкт-Петербург, 1997 г.), XII (Санкт-Петербург, 2002 г.), XIII (Краснодар, 2007 г.) и XIV (Санкт-Петербург, 2012 г.) съездах Русского энтомологического общества, I (Санкт-Петербург, 1995 г.), II (Санкт-Петербург, 2005 г.) и III (Санкт-Петербург, 2013 г.) Всероссийских съездах по защите растений, конференции «Проблемы защиты растений в условиях современного сельскохозяйственного производства» (Санкт-Петербург, 2009), Международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке» (Санкт-Петербург, 2011), а также на заседаниях Ученого совета ВИЗР.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 64 работы, в том числе 26 статей в периодических научных изданиях (из них 13 – в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК).

Структура и объем работы. Работа состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов и приложений; изложена на 342 страницах. Включает 78 рисунков и 28 таблиц. Список цитируемой литературы содержит 511 источников, из которых 203 на иностранных языках.

Благодарности. Хочу выразить искреннюю признательность всем, кто помогал мне во время работы по данной теме: И.А. Белоусову, Н.А. Беляковой, Н.А. Вилковой, И.А. Волу, К.Е. Воронину, Е.О. Вяземской, В.К. Гришину, Т.Н. Жаворонковой, Н.Л. Жариной, В.Р. Жарову, А.Ф. Зубкову, А.И. Иванову, О.Н. Кабакову, А.Г. Ковалю, В.А. Ковалю, Л.П. Козлову, Б.А. Коротяеву, С.Л. Лопатиной, К.В. Новожилову, Е.А. Оленченко, А.А. Поляковой, В.Н. Прасолову, Н.Н. Семеновой, И.М. Соколову, А.П. Сорокиной, Е.С. Сугоняеву, Г.И. Сухорученко, В.А. Тополовскому, С.Г. Удалову, А.Н. Фролову, Г.Н. Хохлову, А.М. Шпаневу, Г.А. Яковлеву (Санкт-Петербург), В.В. Воропаеву, (Ленинградская обл., Меньково), К.В. Макарову, А.В. Маталину, Д.Н. Федоренко, И.Х. Шаровой (Москва), В.И. Гусарову (Норвегия, Осло) и многим другим.

Считаю своим долгом вспомнить моего научного руководителя, а впоследствии консультанта – Владимира Ивановича Танского (Всероссийский НИИ защиты растений) и Олега Леонидовича Крыжановского (Зоологический институт), чьи постоянные советы и рекомендации помогли в выполнении данной работы, а также Сергея Владимировича Овчинникова (Киргизия, Бишкек), проводившего определение пауков, собранных в агроэкосистемах.

Свою признательность выражаю также дирекции ВИЗР за внимание и помощь в проведенных исследованиях.

Основное содержание работы

Глава 1. Обзор литературы

В главе обобщена накопленная в литературе информация по видовому составу, структуре комплексов напочвенных хищных жесткокрылых и пауков в различных типах агроценозов, а также их значению как энтомофагов

различных вредителей. Основное внимание уделено анализу воздействия напочвенных хищников на вредителей, имеющих хозяйственное значение на Северо-Западе России. Обобщение имеющихся в литературе данных показало, что наибольшее число видов вредителей (по 21–22 вида, имеющих значение в данной регионе) могут уничтожать жужелицы *Pterostichus melanarius* Ill., *Poecilus cupreus* L. и *Harpalus rufipes* DeGeer.

Глава 2. Условия, материалы и методы исследований

Полевые сборы напочвенных членистоногих проводились за период с 1981 по 2011 гг. преимущественно в Ленинградской, а также в Новгородской и Псковской областях. Учеты проводились с мая по август в различных полевых и садовых агробиогеоценозах – на полях озимых и яровых зерновых культур, однолетних и многолетних трав, картофеля и овощных культур, а также в садах и в личных подсобных хозяйствах. Основные работы по изучению распределения напочвенных хищников по различным полям и примыкающим к ним частям агроландшафта велись на опытном полигоне Меньковской опытной станции Агрофизического НИИ (МОС АФИ) и в окружающих биотопах (Ленинградская обл., Гатчинский р-н, д. Меньково). Исследования были проведены в антропогенном ландшафте, естественная растительность которого на подавляющей территории заменена агроценозами, – на полях экспериментального семяпольного полевого севооборота и на примыкающих к ним обочинах и опушках лесов.

Для оценки обилия напочвенных хищников в экспериментальных биотопах использовали почвенные ловушки типа Барбера–Гейдемана (Barber, 1931; Heydemann, 1955, 1956). Попадание беспозвоночных в ловушки, то есть уловистость последних в расчете на определенное количество ловушко-суток отражает их «динамическую плотность» (Balogh, 1958). Полученные по ловушкам данные пересчитывали на единицу уловистости – 10 ловушко-суток (10 л.-с.) (Шарова, 1974).

Проводился также разбор почвенных проб и ручной сбор насекомых при маршрутных обследованиях.

Изучение влияния окультуривания почвы на структуру комплекса напочвенных хищных членистоногих проводилось в 2010–2011 гг. на полях МОС АФИ в рамках совместной с сотрудниками АФИ работы по комплексной оценке окультуренности дерново-подзолистых почв в полевом севообороте. Участки с высокой и средней окультуренностью были созданы путем внесения различных доз органических удобрений. В частности, осенью 2009 г. после уборки озимой ржи было внесено 40 т/га навоза на среднеокультуренном участке и 80 т/га на высокоокультуренном. На малоокультуренном участке внесение навоза не проводилось. Минеральные удобрения вносились ежегодно, дозы внесения зависели от степени окультуренности и содержания основных питательных элементов в почве. В 2010 г. на поле был высажен картофель, в 2011 г. – вико-овсяная смесь. Плодородие почвы на слабоокультуренном участке оценивалось в 68 баллов,

на среднекультуренном – в 82 и на высококультуренном – в 94 балла. Увеличение плодородия способствовало увеличению высоты и биомассы растений, что приводило к изменению освещенности и микроклимата.

За весь период исследований было собрано более 40 тыс. особей жужелиц, около 15 тыс. особей стафилинид и 3 тыс. особей пауков, а также более 15 тыс. других членистоногих. Информация о нахождении в агроландшафтах каждого из видов заносилась в электронную базу данных.

При сравнении видовой структуры изучаемых сообществ использовался также такой критерий, как частота попадания видов в пробу (Максимов, Кузнецова, 2013).

Анализ составленных нами на основе полевых исследований списков видов жужелиц и стафилинид отдельных полей севооборота в различные периоды вегетации позволил оценить пути взаимного обогащения комплексов напочвенных хищных жуков, складывающихся в агроэкосистеме. Для списков, представленных в виде семейства множеств, был проведен расчет мер включения и составлена матрица мер включения (Андреев, 1980).

Статистический анализ видового разнообразия жужелиц, стафилинид и пауков проводился на основе стандартных матриц, в которых строки соответствуют биотопам, колонки – видам, а в ячейках приведены данные встречаемости каждого вида в соответствующем биотопе. Для стафилинид была составлена матрица, содержащая информацию о средней динамической плотности 148 видов из 26 биотопов, для жужелиц матрица содержала данные по обилию 97 видов из 31 биотопа, для пауков матрица включала данные по средней динамической плотности 43 видов из 9 биотопов.

Вычисления на основе матриц проводились главным образом в среде R (<http://www.r-project.org/>) с использованием стандартных и специализированных экологических пакетов *vegan* и *pvclust*. Применение функции *rarecurve()* из пакета *vegan* среды R позволило провести сравнительный анализ видового богатства жужелиц, стафилинид и пауков на различных участках агроландшафтов и построить кривые разрежения – графики функций, описывающих зависимости числа обнаруженных видов от объема выборки.

Сравнение материала по сборам жужелиц, стафилинид и пауков из различных биотопов (агроценозов различных сельскохозяйственных культур и примыкающих к ним опушек лесов и обочин полей) между собой проводилось путем вычисления дистанционной матрицы и ее кластеризации различными методами (*single*, *complete* и *average*). Был также использован метод, основанный на применении нуль-гипотезы о случайном характере наблюдаемых классификаций, который позволяет оценить достоверность ветвлений дендрограммы – бутстреп (*bootstrap*) анализ, основанный на формировании случайных псевдовыборок из массива данных. Для расчета бутстреп индексов были использованы функции *pvclust()* пакета *pvclust* языка R.

Для анализа последствий воздействия многоядных хищников на динамику численности вредителя было составлено формальное описание жизненной

системы весенней капустной мухи *Delia brassicae* в виде динамической имитационной модели DELIA. Модель включает 17 уравнений и состоит из 22 блоков, реализованных вначале на языке Фортран-IV для работы на ЭВМ СМ-4 (Гусева, Вол, 1994), а затем на языке Visual Basic для работы на персональных компьютерах, оснащенных операционными системами Windows98 – WindowsXP – Windows7 (Гусева, 2007). Проверка модели проводилась на основе фактических данных, не использованных при составлении уравнений, включенных в модель. В 1997 и 1998 гг. учеты численности капустных мух и энтомофагов и проверка соответствия расчетных и фактических данных проводились совместно с сотрудниками ВИЗР и СПБГАУ с участием студентов-дипломников при поддержке центра «Интеграция». Исследования показали, что расчетные значения численности яиц весенней капустной мухи в значительной степени соответствуют фактическим значениям численности яиц в полевых условиях (Гусева, Вол, 1994; Исследование жизненной системы ..., 1990).

Глава 3. Таксономическая структура комплекса напочвенных хищных членистоногих в агроландшафтах Северо-Запада России

Первые исследования фауны насекомых Санкт-Петербурга и его окрестностей были проведены в XVIII веке (Иванов, Кривохатский, 1999). Информация относительно видового состава жужелиц и стафилинид окрестностей Санкт-Петербурга была представлена в работах Р.Р. Остен-Сакена (Остен-Сакен, 1858), И.С. Оберта (Оберт, 1874) и В.В. Мазаракия (Мазаракий, 1901, 1903). Однако агроценозы редко привлекали внимание исследователей в связи с малой вероятностью нахождения на возделываемых землях редких или новых для региона видов.

Всего в агроландшафтах Северо-Запада России на основе проведенных нами исследований отмечено свыше 1400 видов беспозвоночных, относящихся к 3 типам, 7 классам, 23 отрядам и 184 семействам (Гусева, Коваль, 2011), в том числе более 370 видов напочвенных хищных членистоногих. По нашим подсчетам, среди них наибольшее количество видов относится к семейству стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) – 157 видов и жужелиц (Coleoptera, Carabidae) – 123 вида, а также к отряду пауков (Arachnida, Aranei) – 70 видов. Кроме того, 4 вида относятся к семейству Scydmaenidae (Coleoptera) и 11 видов – к семейству Histeridae (Coleoptera), однако встречаются эти жуки в агроландшафтах редко. Отмечены также 15 видов муравьев (Hymenoptera, Formicidae), 2 вида кистянок (Chilopoda, Lithobiomorpha) и 6 видов сенокосцев (Arachnida, Opiliones), но высокое обилие этих членистоногих было зарегистрировано только за пределами возделываемых земель. Поэтому в данной работе подробно рассматриваются только жужелицы (карабиды), стафилиниды (стафилины) и пауки – наиболее многочисленные и широко распространенные в агроландшафтах напочвенные хищники.

Наибольшее число видов жужелиц включают следующие роды: *Amara* – 18

видов, *Harpalus* – 9, *Bembidion* – 14, *Pterostichus* – 10, *Carabus* – 6, *Agonum* – 4. Остальные 40 родов включают от 1 до 3 видов. При проведении учетов с помощью почвенных ловушек чаще всего встречаются в пробах представители родов *Poecilus*, *Harpalus*, *Bembidion*, *Clivina* и *Carabus* (рисунок 1).

Наибольшее число видов включают следующие роды стафилинид: *Stenus* – 15 видов, *Philonthus* – 14, *Tachyporus* – 8, *Aleochara* – 7, *Oxypoda* – 5 и *Tachinus* – 5 видов. Остальные 56 родов включают от 1 до 4 видов.

Среди пауков, обитающих на поверхности почвы в агроэкосистемах Ленинградской области, наибольшее число видов относится к семействам *Lycosidae* – 18 видов и *Linyphiidae* – 15 видов.

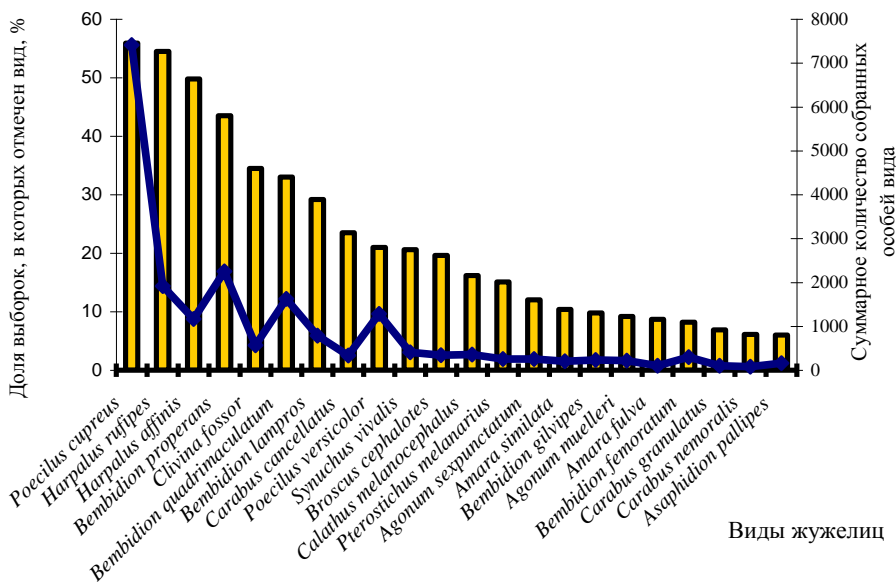


Рисунок 1. – Частота встречаемости массовых видов жукелиц в агроландшафтах Ленинградской области (сборы почвенными ловушками, 2003–2011 гг.).

По нашему мнению, комплекс напочвенных хищников является очень стабильным. Так, за последние десятилетия, характеризующееся повышенными температурами воздуха в летний период, в условиях Северо-Запада России не было зарегистрировано ни одного вида жукелиц или стафилинид, обитающих в более южных регионах (Коваль, Гусева, 2008).

Возделываемые поля и окружающие их биотопы являлись местами обитания редких видов жукелиц и пауков – *Carabus nitens* L., *Alopecosa fabrilis* Clerck и *Pardosa paludicola* Clerck, занесенных в Красные книги Ленинградской области и других регионов.

Глава. 4. Закономерности распределения жужелиц, стафилинид и пауков в агроландшафте

Различные сельскохозяйственные культуры и соответствующие им системы обработки почвы создают на полях своеобразные условия, характеризующиеся особенностями микроклимата, освещенности, скважности и формы поверхности почвы. Условия, складывающиеся на отдельных участках агроландшафта, определяют видовое разнообразие, обилие и структуру комплексов различных членистоногих, в том числе и напочвенных хищников.

4.1. Биоразнообразие жужелиц и стафилинид на отдельных участках агроландшафта

Основные работы по изучению распределения напочвенных хищников по различным полям севооборота и примыкающим к ним биотопам проводились нами в агроландшафте МОС АФИ в Гатчинском районе Ленинградской области.

Анализ видового состава жужелиц отдельных агроценозов показал, что в июне самым «банальным» (термин В.Л. Андреева, 1980), то есть бедным по видовому составу, являлось поле, занятое картофелем, а наименее «банальными» – поля клевера и озимой тритикале. К августу наиболее богатыми по видовому составу становятся поля картофеля и яровой пшеницы (рисунок 2). На рисунке сплошными линиями соединены поля, для которых списки хищных жуков включаются одни в другие не менее чем на 75 %, а стрелка направлена в сторону большего списка. Пунктирной линией соединены поля, для которых списки жуков включаются одни в другие не менее чем на 70 %. Обоюдная направленность стрелок свидетельствует о большом сходстве описаний.

Самым бедным по видовому составу стафилининов в течение всего сезона являлось поле чистого пара, а самым богатым по этому показателю в мае–июле – агроценоз клевера, а в августе – агроценоз яровой пшеницы (Гусева, Коваль, 2011).

Наиболее высокие показатели видового богатства Маргалефа D_{mg} отмечены на обочинах полей ($D_{mg} = 5.36$ для жужелиц) и на поле клевера с тимофеевкой первого года пользования ($D_{mg} = 6.86$ для стафилинид). Максимальные показатели разнообразия Шеннона H отмечены на поле клевера с тимофеевкой первого года пользования ($H = 1.19$ для жужелиц и $H = 1.22$ для стафилинид).

Анализ видового разнообразия комплексов жужелиц на различных участках агроландшафта с помощью кривых разрежения показал, что наименьшим видовым богатством характеризуется сообщество жужелиц, формирующееся на поле чистого пара – M_{fal_05} (рисунок 3). Кривая разрежения для комплекса жужелиц, формирующегося на этом участке агроландшафта, характеризуется наименьшим возрастанием числа видов, обнаруживаемых при увеличении объема выборки, и статистически

достоверно отличается от кривых разрежения для комплексов карабид других участков агроландшафта.

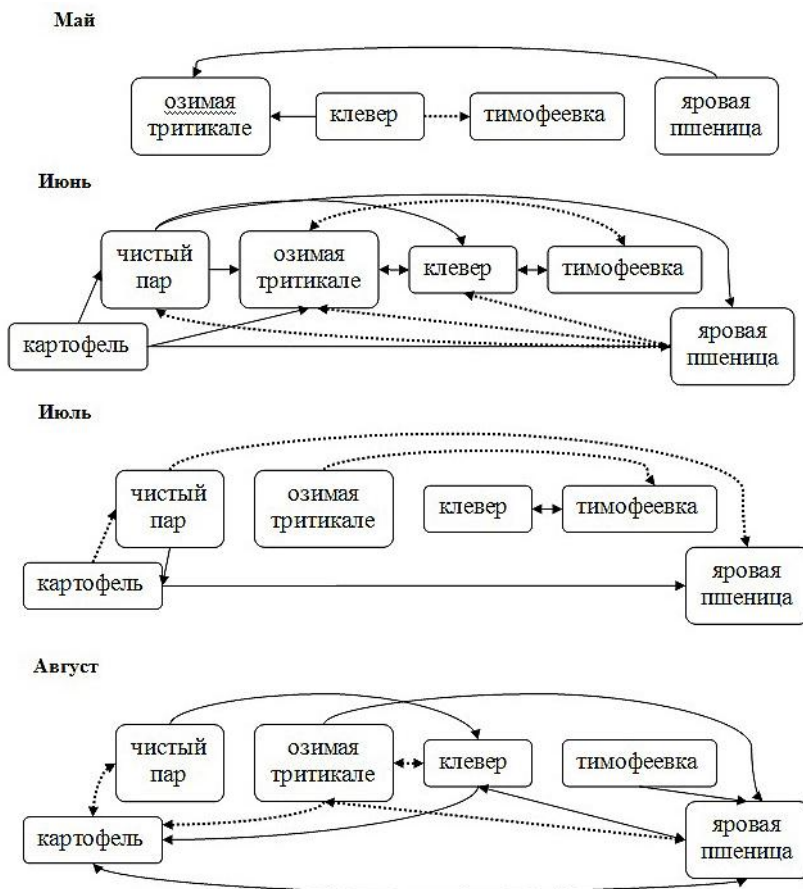


Рисунок 2. – Орграфы отношений «банальности» B_{75} (сплошные линии) и B_{70} (пунктирные линии) на множестве описаний видового состава жуžелиц полевого севооборота.

Примечание. Наибольшее число входящих стрелок соответствует наименее «банальному» описанию.

Наибольшее видовое разнообразие жуžелиц отмечено на поле пшеницы (M_wheat_05), клевера с тимофеевкой (M_cl_05), тимофеевки (M_tim_05) и обочине поля (M_env_06) (рисунок 3). Кривые разрежения для комплексов жуžелиц этих биотопов статистически достоверно отличаются от кривых разрежения для комплексов жуžелиц, формирующихся в других биотопах.

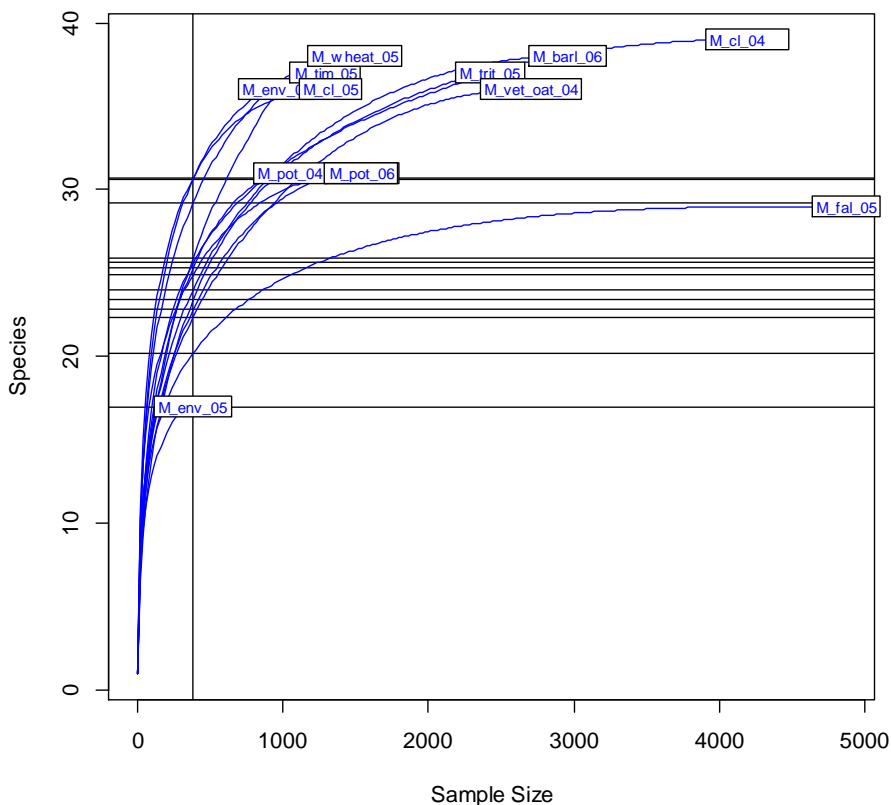


Рисунок 3. – Кривые разрежения для комплексов жужелиц различных участков агроландшафта. Species – количество видов жужелиц; Sample Size – объем выборки, экз.; M_cl_04 – поле клевера с тимофеевкой и подсевом вики; M_vet_oat_04 – вико-овсяная смесь; M_pot_04 и M_pot_06 – поля картофеля; M_fal_05 – поле чистого пара; M_trit_05 – поле озимой тритикале; M_wheat_05 – поле пшеницы; M_cl_05 – поле клевера с тимофеевкой; M_tim_05 – поле тимофеевки; M_env_05 – опушка леса; M_bar_06 – поле ячменя; M_env_06 – обочина поля.

Анализ кривых разрежения для комплексов стафилинид различных участков агроландшафта МОС АФИ показал, что видовое разнообразие этих жуков на полях клевера и тимофеевки существенно выше, чем в других биотопах, в том числе на обочинах полей и опушках леса (рисунок 4). Наименьшим видовым разнообразием характеризуется сообщество стафилинид, формирующееся на поле чистого пара – M_fal_05 (рисунок 4).

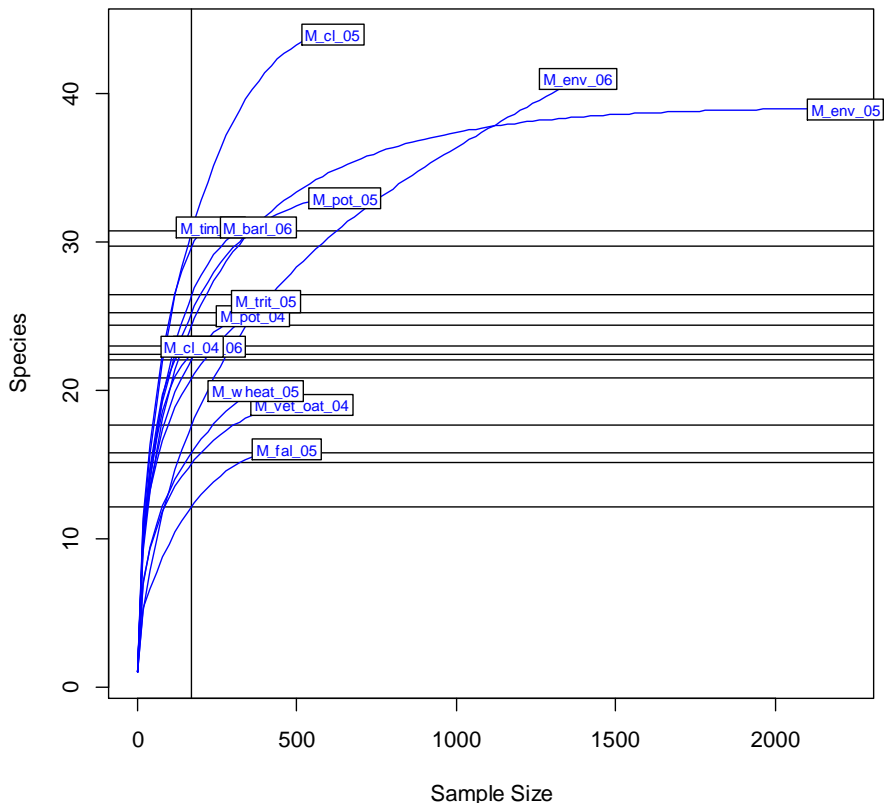


Рисунок 4. – Кривые разрежения для комплексов стафилинид различных участков агроландшафта. Species – количество видов стафилинид; Sample Size – объем выборки, экз.; M_cl_04 – поле клевера с тимopheевкой и подсевом вики; M_vet_oat_04 – вико-овсяная смесь; M_pot_04, M_pot_05 и M_pot_06 – поля картофеля; M_fal_05 – поле чистого пара; M_trit_05 – поле озимой тритикале; M_wheat_05 – поле пшеницы; M_cl_05 – поле клевера с тимopheевкой; M_tim_05 – поле тимopheевки; M_env_05 – опушка леса; M_barl_06 – поле ячменя; M_env_06 – обочина поля.

Таким образом, особого внимания в агроландшафте, включающем полевой севооборот, заслуживают поля многолетних трав как источники обогащения комплексов жужелиц и стафилинид других агроценозов.

4.2. Структура доминирования и обилие жужелиц и стафилинид на отдельных участках агроландшафта

Условия, складывающиеся на отдельных участках агроландшафта (в агроценозах различных сельскохозяйственных культур и примыкающих к ним

естественных биотопах), способствуют формированию специфических комплексов напочвенных хищных жуков, отличающихся по обилию и структуре доминирования.

Проведенные нами полевые исследования показали, что мезофильные светолюбивые жужелицы из рода *Bembidion* (*B. quadrimaculatum* L., *B. properans* Steph., *B. femoratum* Sturm и *B. lampros* Hbst.), предпочитающие открытые участки с редкой растительностью, преобладали в течение всего сезона на поле чистого пара, а в первую половину сезона – и на полях яровых зерновых культур (пшеницы и ячменя), вико-овсяной смеси и картофеля. В агроценозах пропашных культур с обрабатываемыми междурядьями всегда остаются открытые освещенные участки и жужелицы из рода *Bembidion* встречаются на таких полях в течение всего сезона. Однако их относительное обилие уменьшается по мере развития вегетативной массы растений и уменьшения освещенности поверхности почвы. Такие виды жужелиц, как *Harpalus rufipes* DeGeer и *Poecilus cupreus* L., предпочитают поля, занятые озимыми зерновыми культурами и многолетними травами.

Анализ структуры доминирования стафилинов на различных полях севооборота показал, что наибольшая доля представителей рода *Philonthus* характерна для полей многолетних и однолетних трав с густым травостоем.

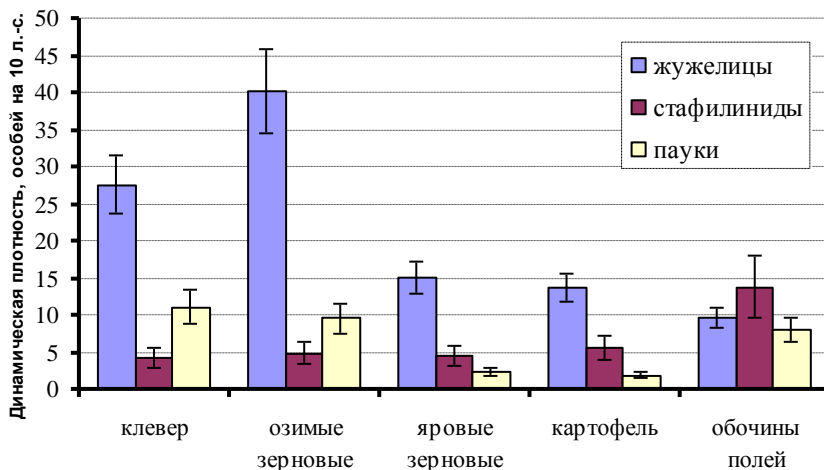


Рисунок 5. – Средняя динамическая плотность напочвенных хищников в агроландшафте (Ленинградская обл., Меньково, 2004–2008 гг.).

Для открытых участков с рыхлой почвой характерны высокие показатели относительного обилия представителей подсемейства Aleocharinae, для которых большое значение имеет скважность почвы, – *Aloconota gregaria* Er., *Dinaraea angustula* Gyll. и *Aleochara bipustulata* L.

В агроландшафте МОС АФИ наиболее высокие показатели динамической плотности для жуужелиц отмечены на полях, занятых многолетними травами и озимыми зерновыми (рисунок 5), а для стафилинид – на обочинах полей и опушках лесов.

В целом в агроландшафтах наблюдается закономерное распределение хищных жуужелиц, стафилинид и пауков в зависимости от экологических требований их отдельных видов.

4.3. Особенности комплексов жуужелиц и стафилинид в окружающих поля биотопах

Сравнение комплексов жуужелиц и стафилинидов на полях и на опушках смежных с ними сосновых лесов, а также на заросших разнотравьем и кустарниками обочинах полей проводилось на территории двух агробиологических стационаров – Тосненской лаборатории ВИЗР (пос. Ушаки) и МОС АФИ (д. Меньково).

Исследования показали, что для окружающих агроценозы естественных (опушки леса) и близких к ним по экологическим условиям биотопов (заросшие разнотравьем и кустарниками обочины полей) характерна более низкая по сравнению с полями уловистость жуужелиц и более высокая уловистость стафилинид (рисунок 5).

Комплексы жуужелиц и стафилинид на окружающих поля биотопах обособлены от комплексов этих членистоногих, складывающихся на полях. Это связано с тем, что на затененных обочинах обитают некоторые лесные виды, никогда не регистрировавшиеся на полях, в то же время отсутствуют многие массовые виды, предпочитающие открытые освещенные участки (например, жуужелицы из рода *Bembidion*). Среди стафилинидов, обитающих на обочинах, доминируют редкие для агроценозов виды. Так, на стационаре МОС АФИ 73.8 % особей стафилинидов, собранных на обочине поля, относилось к виду *Drusilla canaliculata* F., 7.8 % – к *Sepedophilus marschami* Steph. (остальные 37 видов не относилось к числу доминирующих). При этом на полях регистрировались только отдельные особи указанных видов.

На рисунках 6 и 7 приведены результаты кластеризации дистанционных матриц и бутстреп индексы, позволяющие оценить достоверность ветвлений дендрограммы. Комплексы жуужелиц, формирующиеся на примыкающим к полям опушках лесов (U_env_03 и U_env_04), оказались близкими по структуре и обособленными от комплексов, формирующихся на полях различных сельскохозяйственных культур (рисунок 6). На рисунке 6 **au** соответствует более точным (Approximately Unbiased) значениям вероятности формирования кластеров. Очевидно, что эти значения индексов показывают очень высокую вероятность формирования кластеров, особенно кластера, в который входят комплексы жуужелиц, формирующиеся на различных полях Тосненской лаборатории ВИЗР (**au** = 99) и кластера, в который входят комплексы этих жесткокрылых, формирующиеся на смежных с этими полями опушках лесов (U_env_03 и U_env_04) – **au** = 100 при кластеризации

различными методами (single, complete и average). Сходные закономерности были отмечены в агроландшафте МОС АФИ.

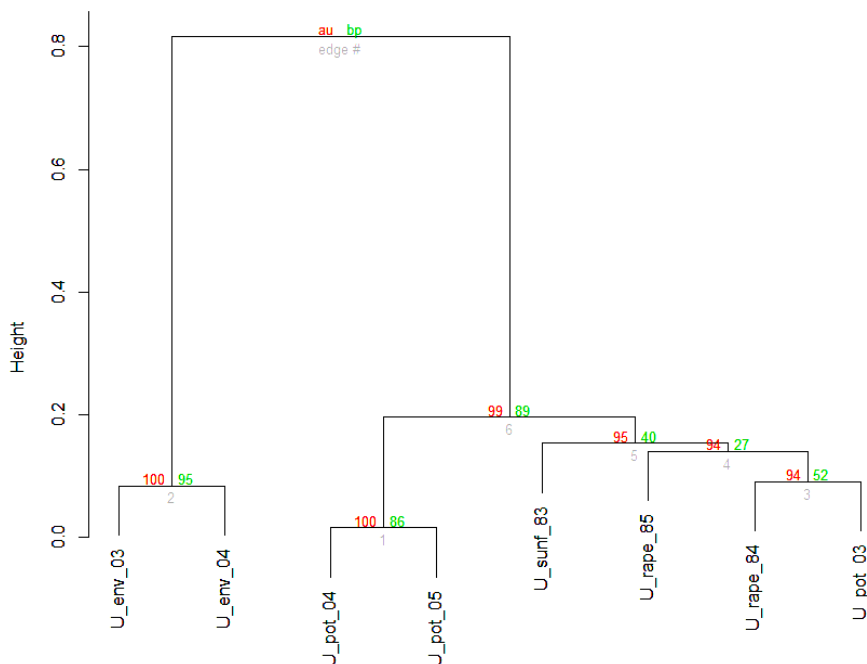


Рисунок 6. – Дендрограмма сходства комплексов жужелиц различных участков агроландшафта Тосненской лаборатории ВИЗР. Кластеризация проведена методом single. Метод расчета дистанционной матрицы – correlation. U_sunf_83 – поле подсолнечника; U_grape_84 и U_grape_85 – поля рапса; U_pot_03, U_pot_04 и U_pot_05 – поля картофеля; U_env_03 и U_env_04 – опушки соснового леса.

Кластерный анализ показал значительную обособленность комплексов стафилинид, формирующихся на опушках лесов и обочинах (рисунок 7). Бутстреп анализ показал самую высокую (**au** = 98 при кластеризации методами complete и average и **au** = 99 при кластеризации методом single) вероятность формирования кластера, включающего опушки леса и обочины полей в агроландшафте МОС АФИ. Бутстреп анализ при кластеризации различными методами показал очень высокую (**au** = 100) вероятность формирования кластера, включающего комплексы стафилинид в агроценозах и кластера, включающего комплексы этих жесткокрылых на опушках леса агроландшафта Тосненской лаборатории ВИЗР.

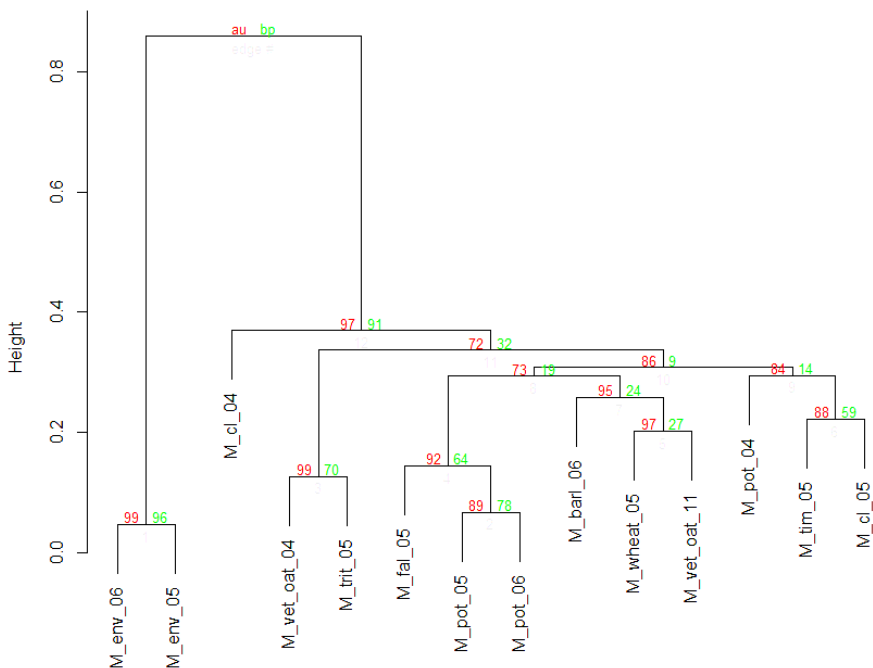


Рисунок 7. – Дендрограмма сходства комплексов стафилинид различных участков агроландшафта МОС АФИ. Кластеризация проведена методом single. Метод расчета дистанционной матрицы – correlation. M_fal_05 – поле чистого пара; M_wheat_05 – поле пшеницы; M_pot_04, M_pot_05 и M_pot_06 – поля картофеля; M_barl_06 – поле ячменя; M_trit_05 – поле озимой тритикале; M_cl_04 – поле клевера с тимopheевкой и подсевом вики; M_cl_05 – поле клевера с тимopheевкой; M_tim_05 – поле тимopheевки; M_vet_oat_04 и M_vet_oat_11 – поля вико-овсяной смеси, M_env_05 – опушка леса, M_env_06 – обочина поля.

Таким образом, кластерный анализ дистанционных матриц, проведенный различными методами, подтвердил специфичность видового состава и структуры комплексов жужелиц и стафилинид, формирующихся на примыкающих к полям биотопах – обочинах полей и опушках лесов.

Сравнительная оценка биоразнообразия жужелиц и стафилинид в агроценозах и смежных с ними биотопах показала, что в агроландшафте Тосненской лаборатории ВИЗР на всех полях показатели видового богатства Маргалефа Dmg и разнообразия Шеннона H для комплексов жужелиц и стафилинид были выше, чем на примыкающих к этим полям опушках лесов. Анализ кривых разрежения также показал, что биоразнообразие сообществ этих жесткокрылых на полях значительно выше, чем в окружающих природных биотопах.

В агроландшафте МОС АФИ на обочине поля были отмечены максимальные показатели видового богатства Маргалефа Dmg для жужелиц. Однако по другим показателям наибольшим биоразнообразием жужелиц и стафилинид характеризовались не обочины, а поля многолетних трав (см. с. 11).

Таким образом, комплексы жужелиц и стафилинид, формирующиеся на обочинах полей и опушках лесов, в условиях Северо-Запада России значительно обособлены от формирующихся в агроценозах комплексов этих жесткокрылых, не всегда характеризуются высокими показателями биоразнообразия и не могут являться источниками увеличения численности этих энтомофагов на полях.

4.4. Видовой состав и обилие пауков на отдельных участках агроландшафта

Работы по изучению комплексов пауков в различных агроценозах в условиях Северо-Запада России проводились преимущественно в экспериментальном севообороте МОС АФИ (Гусева, Коваль, 2006, 2010), где на поверхности почвы отмечен 41 вид этих членистоногих, относящихся к 8 семействам.

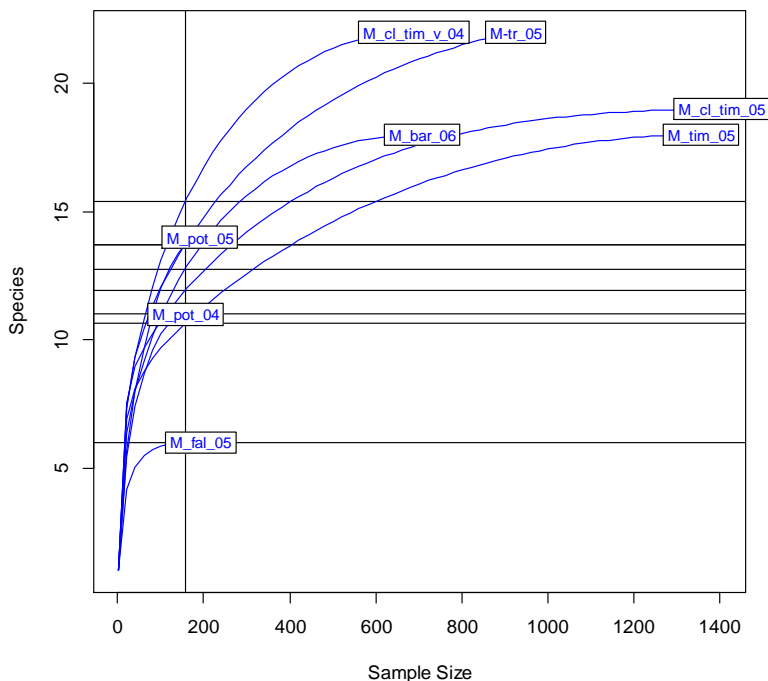


Рисунок 8. – Кривые разрежения для комплексов пауков различных полей севооборота. Species – количество видов пауков, Sample Size – объем выборки, экз. M_fal_05 – поле чистого пара; M_pot_04 и M_pot_05 – поля картофеля; M_bar_06 – поле ячменя; M_tr_05 – поле озимой тритикале;

M_cl_tim_v_04 – поле клевера с тимофеевкой и подсевом вики; M_cl_tim_05 – поле клевера с тимофеевкой; M_tim_05 – поле тимофеевки.

Среди пауков – обитателей напочвенного яруса по числу видов преобладают пауки-волки (Lycosidae) и пауки-пигмеи (Linyphiidae).

На полях, занятых озимыми зерновыми и многолетними травами первого года пользования, отмечены наибольшее количество видов пауков и максимальные показатели видового разнообразия Маргалефа Dmg и разнообразия Шеннона H. Таксономическое разнообразие пауков на различных полях севооборота можно сравнить по характеру кривых разрежения (рисунок 8). Анализ кривых разрежения подтвердил, что самыми высокими показателями видового богатства сообществ пауков характеризуются поля многолетних трав и озимых зерновых культур, а самыми низкими – поле чистого пара.

На полях, занятых картофелем и чистым паром, отмечены также самые низкие показатели динамической плотности пауков (рисунок 5).

Комплексы пауков на полях многолетних трав характеризуются максимальной динамической плотностью. Высокие показатели обилия пауков отмечены также на полях озимых зерновых культур.

4.5. Распределение личинок напочвенных хищников в агроландшафте

Самые высокие показатели динамической плотности личинок жужелиц в агроландшафте МОС АФИ в Ленинградской области отмечены на полях озимых зерновых культур (озимой тритикале и озимой ржи) – в среднем 1.43 особи на 10 ловушко-суток (л.-с.) и многолетних трав (клевера и тимофеевки) – 0.72 особи на 10 л.-с., а самый низкий показатель – на обочинах полей – 0.07 особей на 10 л.-с.

Исследования, проведенные в различных агроценозах в других регионах, также показали, что жужелицы в преимагинальных стадиях встречаются на всех полях, а на многолетних травах (клевере, люцерне и др.) и зерновых культурах (особенно озимых) плотность личинок и других преимагинальных стадий карабид максимальна (Утробина, 1962; Иняева, 1963; Душенков, Черняховская, 1989, 1990; и др.).

Учеты обилия личинок стафилинид также выявили высокие значения динамической плотности на полях многолетних трав и озимых зерновых культур. Максимальный показатель отмечен в 2010 году на поле клевера с тимофеевкой – 5.0 личинок на 10 л.-с.

Таким образом, в агроландшафте, включающем полевой севооборот, наиболее благоприятные условия для развития жужелиц и стафилинид складываются в агроценозах озимых зерновых культур и многолетних трав.

Глава 5. Особенности комплексов жужелиц, стафилинид и пауков, характерных для различных агроценозов на Северо-Западе России

Изучение особенностей комплексов жужелиц, стафилинид и пауков

проводилось в различных полевых и садовых агробиоценозах, типичных для изучаемого региона.

5.1. Зерновые культуры

За весь период исследований на полях зерновых культур в условиях Ленинградской области было отмечено 63 вида жужелиц (Coleoptera, Carabidae) и 45 видов стафилинов (Coleoptera, Staphylinidae) (Гусева, 2009), а также 40 видов пауков, среди которых на поверхности почвы – 36 видов. Наибольшее число видов пауков относится к семейству Lycosidae – 14 и Linyphiidae – 10 (Гусева, Коваль, 2007).

Многоядные напочвенные хищники активно поедают злаковых тлей (*Rhopalosiphum padi* L., *Macrosiphum avenae* F. и *Metopolophium dirhodum* Walk.) (Chiverton, 1987; Helenius, 1991; Andersen, 1992; Гусева, 2011; и др.). Среди членистоногих, которые известны как энтомофаги этих вредителей в условиях Северо-Запада России по числу видов преобладают многоядные хищники, обитающие на поверхности почвы (Гусева, 2011). В период интенсивного заселения яровых зерновых культур злаковыми тлями (в первой половине июня, в фазу кушения зерновых) среди напочвенных хищников, известных как энтомофаги злаковых тлей, преобладали жужелицы – представители рода *Bembidion* (*B. properans* и *B. quadrimaculatum*), а также *Poecilus cupreus*. В дальнейшем, по мере увеличения вегетативной массы растений возрастает обилие гигрофильных видов стафилинид и пауков. В первой половине июля среди напочвенных хищников на полях яровых зерновых культур преобладали стафилиниды (главным образом представители родов *Philonthus* и *Tachyporus*).

Наиболее массовыми видами на полях озимых зерновых культур на супесчаной почве являлись жужелицы *Poecilus cupreus* и *Harpalus rufipes* DeGeer, а также стафилины из рода *Philonthus*.

Динамическая плотность жужелиц на полях яровых зерновых Северо-Запада России варьировала от 14.8 до 27.1 особей на 10 л.-с. и от 18.0 до 40.3 особей на 10 л.-с. на озимых зерновых. Динамическая плотность стафилинов на полях различных зерновых культур изменялась в небольшом диапазоне – от 3.9 до 6.1, а пауков – от 2.3 до 9.6 особей на 10 л.-с. в среднем за сезон.

5.2. Кормовые травы

За весь период исследований в агроценозах многолетних трав (клевера, тимофеевки и козлятника) было отмечено 63 вида жужелиц (Coleoptera, Carabidae) и 46 видов стафилинов (Coleoptera, Staphylinidae) (Гусева, Коваль, 2010). В агроценозах многолетних трав в Гатчинском и Тосненском районах Ленинградской области было отмечено 45 видов пауков (Гусева, Коваль, 2007), в том числе на поверхности почвы – 38 видов. Из них наибольшее число видов (15) относилось к семейству Lycosidae.

Средняя динамическая плотность жужелиц в агроценозах многолетних трав варьировала от 13.4 до 41.9 особей на 10 л.-с. Динамическая плотность

стафилинов в этих агроценозах колебалась от 2.1 до 6.7 особей на 10 л.-с. Динамическая плотность пауков на полях многолетних трав изменялась от 7.2 до 15.2 особей на 10 л.-с. в среднем за сезон.

Основной особенностью комплекса напочвенных хищных жуков полей однолетней кормовой культуры (вико-овсяной смеси) по сравнению с многолетними является увеличение встречаемости и обилия видов, характерных для участков с открытой почвой – жужелицы *B. quadrimaculatum* и стафилинов *Aloconota gregaria* и *Dinaraea angustula*.

Средняя динамическая плотность жужелиц на полях однолетних трав ниже, чем на полях многолетних трав – от 5.0 до 13.0 особей на 10 л.-с. Динамическая плотность стафилинов на полях однолетних трав также невысока – от 1.3 до 8.1 особи на 10 л.-с. в среднем за сезон.

5.3. Картофель и овощные культуры

В агроценозах картофеля и овощных культур в условиях Ленинградской области отмечено 60 видов жужелиц, 55 видов стафилинид и 32 вида пауков.

На полях, занятых пропашными культурами (картофеля, капусты, моркови) к числу наиболее массовых видов на супесчаных почвах относятся жужелицы *Bembidion properans*, *B. quadrimaculatum* и стафилин *Aloconota gregaria*. На полях капусты, брюквы и моркови доминирует также стафилин *Aleochara bilineata* Gyll. На суглинистых почвах, на полях пропашных культур к числу доминирующих видов относится также жужелица *Pterostichus melanarius* Ill.

Средняя за сезон динамическая плотность жужелиц изменялась от 4.4 до 10.1 особи на 10 л.-с. Аналогичные показатели для стафилинид изменялись от 2.3 до 7.6 особей на 10 л.-с. Для пауков средняя за сезон динамическая плотность изменялась от 0.7 до 2.0 особей на 10 л.-с. Такие низкие показатели динамической плотности этих членистоногих объясняются преобладанием малоподвижных представителей семейства Linyphiidae.

5.4. Садовые насаждения

Изучение комплексов жужелиц и стафилинид в садах Северо-Запада России позволило выявить 66 видов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) (Жаворонкова, Гусева, 2013) и 78 видов стафилинов (Coleoptera, Staphylinidae) (Гусева, Жаворонкова, 2013), а также более 25 видов пауков, среди которых преобладают виды из семейства Lycosidae, характерные для участков с густой травянистой растительностью.

Комплекс жужелиц и стафилинид садов включал ряд лесных видов, относящихся к числу доминирующих в отдельных местах проведения наблюдений. Общим для всех обследованных садов доминантом и наиболее часто встречающимся видом являлась жужелица *Pterostichus melanarius*.

В садах высокие показатели обилия характерны для видов, многочисленных именно на возделываемых землях, способных переносить дефицит влаги, предпочитающих рыхлые плодородные почвы и участки с

густой травянистой растительностью.

В садах динамическая плотность жужелиц изменялась в очень широких пределах – от 1.0 до 19.8 особей на 10 л.-с., что связано с большим многообразием условий в обследованных биотопах. Уловистость стафилинов составляла от 2.5 до 4.4, а пауков – от 1.0 до 7.7 особей на 10 л.-с. в среднем за сезон.

Таким образом, наиболее высокие показатели биоразнообразия и обилия напочвенных хищников отмечены на полях многолетних трав. Высокие показатели биоразнообразия и меньшее обилие характерны для комплексов жужелиц и стафилинид садов. В агроценозах однолетних полевых культур, в том числе и подвергающихся систематическим междурядным обработкам, формируются специфические комплексы напочвенных хищников, для которых благоприятны рыхлая почва и условия высокой освещенности.

Глава 6. Влияние почвенных условий на видовой состав и обилие жужелиц и стафилинид

6.1. Влияние механического состава почвы на комплекс напочвенных хищников

Почвенные условия оказывают огромное воздействие на комплексы жужелиц и стафилинид, так как эти насекомые тесно связаны с почвой в течение всего цикла своего развития. Исследования, проведенные в Ленинградской области на полях с дерново-подзолистыми почвами, характеризующимися различным механическим составом, показали, что в большей степени различаются комплексы напочвенных хищных жесткокрылых, складывающиеся на полях со среднесуглинистой и супесчаной почвой (коэффициент фаунистического сходства Жаккара для жужелиц составил 54.1 %, а для стафилинид – только 26.7 %) (Гусева, Коваль, 2008).

Сравнение комплексов жужелиц, обитающих в агроценозах на различных по механическому составу почвах, выявило большие отличия входящих в эти комплексы видов по их требованиям к влажности. Большинство видов жужелиц-гигрофилов, обитающих в агроценозах Ленинградской области, предпочитало суглинистые почвы. Жужелицы-ксерофилы и мезоксерофилы чаще встречались на полях с супесчаной почвой.

В среднем за период с 2003 по 2006 год на полях картофеля динамическая плотность стафилинид на супесчаной почве превышала этот показатель на среднесуглинистой почве в 5.4 раза, а плотность жужелиц – в 1.5 раза (Коваль, Гусева, 2008).

На среднесуглинистой почве (в пос. Ушаки) на полях пропашных культур наиболее многочисленными видами являлись жужелицы *Poecilus cupreus* и *Harpalus rufipes*, на супесчаной (в д. Меньково) – *Bembidion quadrimaculatum* и *B. properans*, а на легкосуглинистой с примесью супесей (окр. г. Пушкин) – *B. properans* и *P. melanarius* (Гусева, Коваль, 2008).

Структура комплексов стафилинид зависела от особенностей механического состава почвы (рисунок 9).

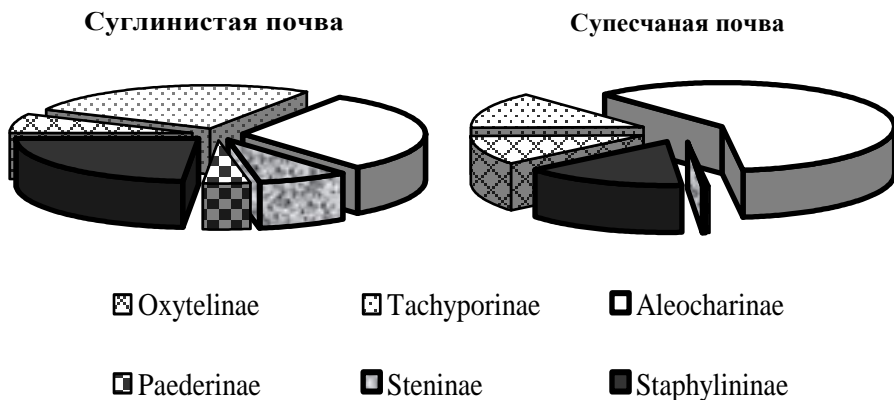


Рисунок 9. – Структура комплексов стафилинид (по подсемействам) в агроценозах картофеля с различными почвами (Ленинградская обл., 2003–2006 гг.).

На полях с рыхлой супесчаной почвой по сравнению с суглинистой наблюдалось двукратное увеличение доли представителей подсемейства Aleocharinae, связанных со скважностью почвы. Отмечено также двукратное увеличение доли представителей подсемейства Tachyporinae на полях с суглинистой почвой по сравнению с супесчаной.

6.2. Окультуривание почвы как фактор, способствующий обогащению комплекса напочвенных хищников

Высокие показатели обилия напочвенных хищных жесткокрылых в агроценозах обуславливаются тем, что обработки и окультуривание почвы благоприятны для многих видов этих энтомофагов. Окультуривание почвы и связанное с ним повышение плодородия способствует увеличению биомассы растений, что приводит к изменению освещенности и микроклимата. Кроме того, внесение органических удобрений вызывает уменьшение плотности сложения и увеличение порозности (скважности) и влагоемкости почвы, что также приводит к изменению условий обитания многих видов. После внесения органических удобрений в почве происходит также увеличение численности сапрофагов, преимущественно микроартропод (Артемьева, 1970; Purvis, Curry, 1984; Holland, Luff, 2000), что способствует увеличению пищевых ресурсов напочвенных хищных членистоногих.

Усиление развития надземной массы растений и уменьшение освещенности поверхности почвы на окультуренных участках (см. с. 7) приводит к тому, что в структуре комплексов журилиц снижается доля светолюбивых видов из рода *Bembidion*. Однако большинство массовых видов журилиц предпочитали участки с более высокой окультуренностью, на

которых наблюдались максимальные показатели их динамической плотности. Особенно это характерно для видов, относящихся к классу стратобионтов зарывающихся и группе подстилочно-почвенных (Шарова, 1981), для которых состояние почвы имеет большое значение. К этой группе относились одни из самых многочисленных в агроценозах видов – *Poecilus cupreus*, *P. versicolor* Sturm и *Pterostichus melanarius*. Доля этих видов в структуре комплекса жужелиц возрастала по мере увеличения окультуренности почвы.

Сообщества жужелиц на участках с высокой окультуренностью почвы отличались также наибольшим биоразнообразием.

Таблица 1. – Средняя динамическая плотность (уловистость) стафилинид на участках с различной степенью окультуренности почвы, особей на 10 ловушко-суток (Ленинградская обл., 2010–2011 гг.)

Вид	Степень окультуренности почвы и с.-х. культура					
	низкая		средняя		высокая	
	карто- фель	вика + овес	карто- фель	вика + овес	карто- фель	вика + овес
<i>Anotylus rugosus</i> F.	0.24	0.07	0.27	0.05	0.60	0.25
<i>Philonthus carbonarius</i> Grav.	0.03	0	0.18	0.12	0.09	0.27
<i>Ph. cognatus</i> Steph.	0	0.57	0.03	0.57	0.21	0.91
<i>Ph. rotundicollis</i> Mén.	0	0.05	0.09	0.07	0.33	0.64
<i>Tachinus rufipes</i> L.	0	0.02	0.24	0.20	1.46	1.26
<i>Tachyporus chrysomelinus</i> L.	0.24	0.22	0.87	0.35	1.31	0.30
<i>T. hypnorum</i> F.	0.09	0.10	0.09	0.20	0.36	0.25
<i>Aloconota gregaria</i> Er.	0.48	1.33	1.01	1.19	1.40	1.06
<i>Dinaraea angustula</i> Gyll.	0.18	0.89	0.45	0.54	0.33	0.25
<i>Acrotona fungi</i> Grav.	0	0.10	0.33	0.20	0.33	0.44
<i>Aleochara bipustulata</i> L.	0.33	0.44	0.27	0.10	0.63	0.17
Другие виды	0.53	1.20	0.59	1.25	1.10	1.60
Суммарная уловистость	2.12	4.99	4.42	5.04	8.15	7.80
Всего видов	13	18	21	23	25	25
Видовое богатство, Dmg	2.82	3.20	4.00	4.15	4.28	4.19
Показатель разнообразия Шеннона, H	0.96	0.92	1.04	1.11	1.09	1.14
Показатель концентрации доминирования Симпсона, C	0.13	0.17	0.12	0.12	0.11	0.10
Индекс доминирования Бергера–Паркера, d	0.23	0.27	0.23	0.24	0.18	0.16

Наибольшие различия отмечены между комплексами стафилинид на участках, различавшихся по степени окультуренности почвы, особенно на поле картофеля в первый год после внесения органических удобрений. Максимальные показатели численного обилия и видового богатства ежегодно регистрировались на участке с высокой окультуренностью почвы (таблица 1).

Анализ видового богатства комплексов стафилинид, складывающихся на участках с различной окультуренностью почвы, с помощью кривых разрежения наглядно показал закономерное увеличение видового богатства сообществ этих хищников по мере увеличения окультуренности почвы (рисунок 10).

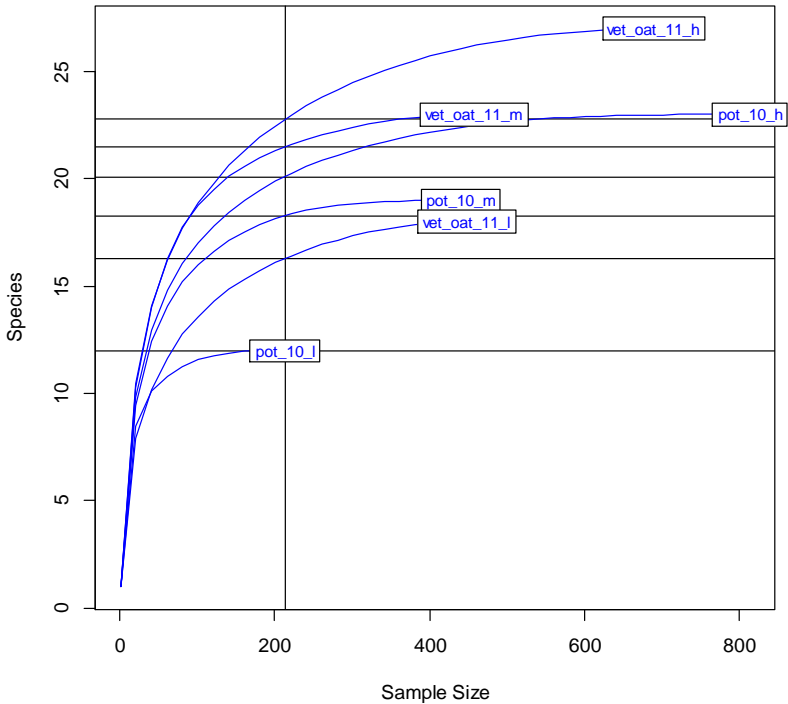


Рисунок 10. – Кривые разрежения для комплексов стафилинид на участках с различной окультуренностью почвы. Species – количество видов стафилинид; Sample Size – объем выборки, экз.; картофель: pot_10_l – низкая степень окультуренности, pot_10_m – средняя степень окультуренности, pot_10_h – высокая степень окультуренности; вико-овсяная смесь: vet_oat_11_l – низкая степень окультуренности, vet_oat_11_m – средняя степень окультуренности, vet_oat_11_h – высокая степень окультуренности.

Этот факт подтверждают результаты вычислений показателей видового богатства Маргалефа D_{mg} и показателя разнообразия Шеннона H (таблица 1). По мере увеличения окультуренности почвы наблюдается также закономерное уменьшение показателя концентрации доминирования Симпсона S и индекса доминирования Бергера–Паркера d (таблица 1). Это связано с тем, что увеличение вегетативной массы растений на средне- и высокоокультуренных участках благоприятно для видов, предпочитающих участки с развитым

травостоем (стеблестоем). Увеличение биоразнообразия и динамической плотности стафилинид на окультуренных участках связано также с тем, что более рыхлая и богатая гумусом почва содержит множество пор, благоприятных для обитания этих жесткокрылых, что особенно важно для стафилинид – представителей подсемейства Aleocharinae.

Таким образом, окультурирование почвы приводит к возрастанию обилия большинства массовых видов жужелиц и стафилинид и увеличению видового богатства комплексов этих жесткокрылых.

В условиях Северо-Запада России на более легких по механическому составу и хорошо окультуренных почвах складываются особенно значимые комплексы жужелиц и стафилинид, способные существенно ограничивать численность ряда опасных вредителей.

Глава. 7. Методические подходы к оценке роли многоядных напочвенных хищников в динамике численности вредителей

Исследование роли многоядных напочвенных хищников является очень сложной задачей, при решении которой необходимо учитывать целый комплекс показателей, влияющих на динамику численности жертв – вредителей разных видов.

Однако в настоящее время в литературе отсутствует информация о питании большинства видов этих энтомофагов конкретными вредителями. Так, только для 57 из 123 видов жужелиц, то есть для менее половины (46.3 %) видов, обитающих в агроландшафтах Северо-Запада России, получены сведения о питании тем или иным вредителем, имеющем значение в этом регионе. При этом степень изученности особенностей питания стафилинид еще меньше – только для 18 из 157 видов (11.5 %) этих жесткокрылых известны факты поедания конкретных вредителей. Из 70 видов пауков, обитающих на поверхности почвы в агроландшафтах, только для 11 видов (15.7 %) имеется информация относительно их возможности уничтожать отдельных видов фитофагов.

Еще меньше информации накоплено относительно прожорливости различных видов хищников при питании конкретными фитофагами в лабораторных и полевых условиях, а также их эффективности в снижении численности вредителей в полевых условиях (Hughes, 1959; Scherney, 1960; Коваль, 1970; Сорокин, 1977; El Titi, 1977, 1979; Chiverton, 1986, Гусева, 1988б; Клишина, 1988; Mansour, Heimbach, 1997; Коваль, 2005, 2009 и др.).

Однако, если в ходе исследований не учтены экологические условия и основные характеристики, влияющие на динамику численности исследуемого вида, то данные об эффективности напочвенных хищников как энтомофагов вредителей имеют ограниченное значение. Эффективность хищников изменяется в зависимости от особенностей их функциональной реакции на плотность жертвы, что вызывает необходимость проведения дополнительных исследований для каждой системы «хищник–жертва».

Кроме того, хищники уменьшают плотность популяции жертв и этим изменяют условия развития выживших особей, которые при низкой плотности могут дать более плодovitое потомство, что также влияет на динамику численности фитофага. Для количественных оценок этого явления необходим подробный анализ системы, определяющей динамику численности изучаемой популяции, и формализация ее в виде имитационной модели. Это необходимо для изучения долговременных (сезонных и многолетних) последствий воздействия хищников на популяции вредителей при различных экологических условиях.

7.1. Роль многоядных хищников при различной плотности популяций вредителей

Наиболее подробный теоретический анализ реакции хищников на плотность добычи был проведен канадским исследователем К. Холлингом (Holling, 1965). При реакции III типа с увеличением плотности популяции добычи доля уничтоженных особей жертвы сначала возрастает вследствие первоначального положительного ускорения логистической (S-образной) кривой, а после перегиба кривой доля уничтожаемой добычи постоянно снижается (Holling, 1965). Функциональная реакция III типа при определенных соотношениях плотностей хищника и жертвы способна обеспечить регуляцию плотности фитофагов. Регуляторное и стабилизирующее воздействие функциональной реакции III типа обеспечивается благодаря росту не только количества, но и доли погибших особей жертвы при относительно низких значениях ее плотности (Solomon, 1949, 1964; Викторов, 1967; Hassell et al., 1977; Хорхордин, Лосев, 1985; Fernández-Archez, Corley, 2003). Хищники, в том числе и хищные жесткокрылые, для которых характерен III тип функциональной реакции, заслуживают особого внимания. Необходимым условием регуляторной роли энтомофагов, не проявляющих ярко выраженной численной реакции на плотность популяции жертвы, является именно такой тип функциональной реакции.

Для оценки характера функциональной реакции хищника необходимо провести серию экспериментов для определения количества и доли (%) уничтоженных жертв при различной плотности популяции хищника и жертвы (Гусева, Коваль, 2013).

Тестирование полевых данных, отражающих выживаемость весенней капустной мухи *Delia brassicae* Bouché и колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say показало, что зависимость количества уничтоженных хищниками жертв от плотности их популяций точнее описывается логистической кривой, чем кривой асимптотического роста (Гусева, Коваль, 2013). Максимальные значения долей особей вредителей, уничтоженных хищниками, отмечены при средних значениях плотности популяции жертвы, что соответствует III типу функциональной реакции по Холлингу (Holling, 1965). Долю уничтоженных хищниками жертв можно вычислить по

уравнению (*), составленному нами на основе анализа результатов полевых экспериментов (Гусева, Коваль, 2013):

$$Y = (A/X) * (1 + \text{EXP}(b - c * \text{LN}(X)))^{-1}, \quad (*)$$

где Y – доля (в процентах) особей вредителей, уничтоженных за период наблюдений при плотности хищников 1 экз. на 1 м². Продолжительность периода наблюдений составляла 1 сутки в опытах с яйцами весенней капустной мухи и весь период с момента откладки яиц до завершения развития личинок в опытах с колорадским жуком. X – плотность популяции вредителя. В опытах с капустными мухами это среднее число яиц, отложенных за 1 сутки на 1 растение капусты, а в опытах с колорадским жуком – среднее число яиц колорадского жука на 1 куст картофеля. A – максимальное количество жертв, которое может уничтожить один хищник на 1 м² за период наблюдений; b и c – коэффициенты, определенные на основе результатов полевых наблюдений.

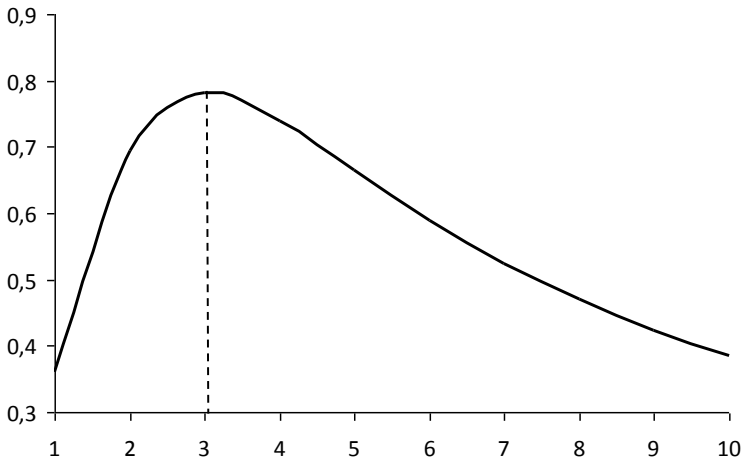


Рисунок 10. – Изменение доли яиц весенней капустной мухи (*Delia brassicae* Bouché), уничтожаемых хищными жуками, при различной интенсивности откладки яиц вредителем. По оси абсцисс – среднее число яиц капустных мух, отложенных за 1 сутки около одного растения капусты. По оси ординат – доля (в процентах) особей вредителя, уничтоженных за 1 сутки при плотности хищников 1 экз. на 1 м², вычисленная по уравнению (*). Перпендикулярная пунктирная линия, проведенная из точки перегиба кривой к оси абсцисс, отделяет интервал плотности вредителя, выше которого наземные хищные жуки не могут регулировать его плотность.

Для системы «комплекс жужелиц и стафилинид – весенняя капустная муха» значение A составляет 4.0, b – 2.31, и c – 2.42. Для системы «*Carabus hampei* Küst. – колорадский жук» значение A составляет 20.0, b – 6.67 и c –

1.83 (Гусева, Коваль, 2013).

Интервал плотности, при котором напочвенные хищники оказывают регулирующее воздействие на численность вредителя (увеличение плотности фитофага сопровождается увеличением доли уничтоженных особей), может быть определен экспериментально. Для системы «комплекс жужелиц и стафилинид – весенняя капустная муха» этот интервал соответствует интенсивности откладки яиц вредителями до 3 шт. за 1 сутки на 1 растение (рисунок 10), для системы «*Carabus hampei* – колорадский жук» – численности яиц вредителя до 36 на 1 растение картофеля (Гусева, Коваль, 2013).

Это подтверждает вывод Г.А. Викторова (1967) о том, что «зоной активности» многоядных энтомофагов как механизма регуляции численности насекомых-фитофагов является низкая плотность популяций жертв.

Анализ результатов наших исследований и литературных данных показал, что рост смертности вредителей в результате питания многоядных хищников при увеличении плотности популяции фитофагов определяется следующими механизмами: 1. переключением на питание массовым видом жертвы; 2. увеличением числа видов напочвенных хищников, питавшихся массовыми видами вредителей; 3. скоплением хищников-полифагов на участках с повышенной плотностью популяции вредителя; 4. увеличением количества поврежденных хищниками, но не съеденных полностью жертв.

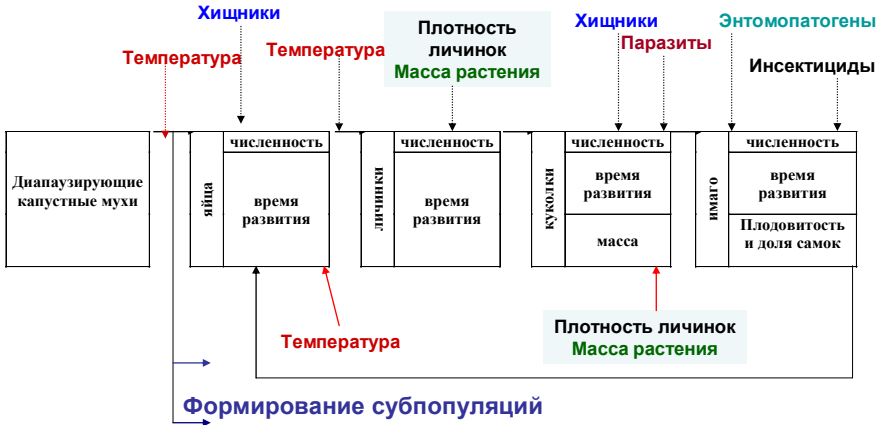
Таким образом, плотность популяции вредителя является важнейшим параметром, определяющим взаимодействие в системе «напочвенные хищники – жертва». При низкой плотности популяций фитофагов воздействие комплекса напочвенных хищников-полифагов на выживаемость вредителей имеет особое значение, так как оно обеспечивает увеличение доли, а не только количества уничтоженных вредителей, с ростом плотности их популяций.

7.2. Оценка долговременных (сезонных и многолетних) последствий воздействия многоядных хищников на динамику численности вредителя на примере весенней капустной мухи

В природных условиях вычленить долговременные последствия воздействия хищников крайне сложно, так как популяции вредителей постоянно подвергаются воздействию изменяющихся биотических и абиотических факторов. Существует альтернативный подход – исследование проблемы с использованием методологии системного анализа. Для исследования роли хищных жужелиц и стафилинид в динамике численности весенней капустной мухи был проведен подробный анализ системы, определяющей динамику численности исследуемого вида и формализация ее в виде математической модели.

Была выделена система, учитывающая воздействие погодных условий, хищников, паразитов, энтомопатогенов, внутривидовой регуляции и деятельности человека на численность весенней капустной мухи. Взаимодействия между отдельными элементами системы зависят от

плотности популяции вредителя: этот показатель определяет величину смертности яиц и личинок, плодовитость и долю отродившихся самок весенней капустной мухи. Формальное описание данной системы было составлено в виде динамической имитационной модели DELIA (Гусева, Вол, 1994). Основные закономерности функционирования модели представлены на рисунке 12.



-> Связи, способствующие изменению численности популяции
-> Связи, влияющие на соответствующие процессы

Рисунок 12. – Схема работы динамической имитационной модели, описывающей динамику численности весенней капустной мухи.

Расчеты показали, что исключение воздействия хищников на выживаемость яиц приводит к увеличению равновесной плотности от 5.0 яиц на растение до показателя, превышающего экономический порог вредоносности – 32.4 яйца на растение, или в 6.5 раз (рисунок 13).

При средних многолетних значениях смертности от паразитов, энтомопатогенных микроорганизмов и абиотических факторов воздействие хищников на выживаемость яиц способствует сдерживанию численности вредителей на хозяйственно неощутимом уровне.

Полное исключение воздействия хищников на выживаемость яиц привело бы к значительному превышению экономического порога вредоносности. Однако необходимо учитывать, что хищники без воздействия паразитов, энтомопатогенных микроорганизмов и абиотических факторов не способны сдерживать численность вредителей на низком уровне.

Расчеты показали, что при отсутствии воздействия хищников на выживаемость яиц в результате ежегодных обработок инсектицидами, вызывающих гибель 95 % имаго в течение 10 дней в период массовой откладки яиц, численность яиц вредителя на 1 растение к десятому условному году работы модели снизилась с 32.4 до 28.6. При таких условиях обработка не приводит к сильному изменению многолетней динамики численности весенней капустной мухи (Гусева, Вол, 1995). Как было рассмотрено выше, увеличение смертности яиц в результате воздействия хищников снижает равновесную плотность на 27.4 яйца на 1 растение (от 32.4 до 5.0 яиц на 1 растение), рисунок 13. Таким образом, хищники, по сравнению с инсектицидами оказывают в 7.2 (27.4/3.8) раза большее воздействие на динамику численности весенней капустной мухи в связи с продолжительным (в течение всего периода развития вредителей) воздействием.

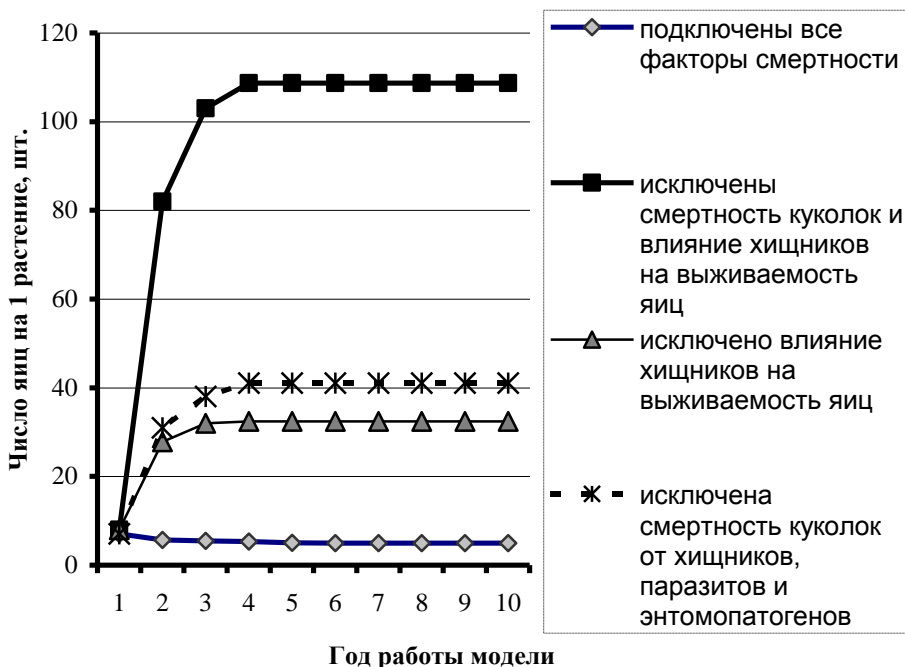


Рисунок 13. – Влияние различных факторов смертности на многолетнюю динамику численности весенней капустной мухи.

Компьютерные эксперименты, проведенные с помощью динамической имитационной модели, позволяют получить количественные оценки изменения зимующего запаса вредителя при различных значениях его смертности на отдельных этапах развития. Проводились вычисления

плотности находящихся в пупариях куколок весенней капустной мухи в расчете на 1 м² поля, выживших к моменту ухода хищных жуков на зимовку. Если перезимовавшими мухами было отложено 300 яиц на 1 м², а плотность хищников составляла 5 особей на 1 м², зимующий запас вредителя составлял 6.1 куколки на 1 м² (Гусева, 2007). Исключение воздействия хищных жуков приводило к увеличению зимующего запаса вредителя до 17.8 куколок на 1 м², или в 2.9 раза (таблица 2).

Сравним последствия питания хищников с результатами применения инсектицида, проведенного через 3-е суток после начала откладки яиц первым поколением весенней капустной мухой и вызвавшего снижение количества отложенных яиц на 99 % в течение 24 суток. Обработка инсектицидом, уменьшив численность яиц, привела к увеличению выживаемости личинок и плодовитости отродившихся самок за счет уменьшения плотности популяции вредителя. Если воздействие хищников на выживаемость яиц и куколок было исключено, к концу периода вегетации на 1 м² поля насчитывалось 10.1 куколок (таблица 2). Это в 1.7 больше, чем в варианте с воздействием хищников и без химических обработок. Таким образом, даже обработка инсектицидом с высокой биологической эффективностью и большим периодом защитного действия снижает зимующий запас вредителя в меньшей степени, чем многоядные хищники, вызывающие меньшую гибель отдельных фаз его развития в течение всего периода вегетации (Гусева, 2007).

Таблица 2. – Влияние некоторых факторов смертности на величину зимующего запаса весенней капустной мухи, куколок/м² (по результатам компьютерных экспериментов)

Влияние хищников	Влияние инсектицидов		
	контроль (без обработок)	применяемых в период откладки яиц I поколением вредителя с эффективностью	
		90 %	99 %
Контроль (без хищников)	17.8	16.6	10.1
Хищники снижают выживаемость яиц и куколок I и II поколений вредителя	6.1	1.8	1.6

Расчеты показали, что наиболее благоприятная ситуация возникает при одновременном воздействии всех природных факторов смертности и обработок инсектицидами (таблица 2) в том случае, если опрыскивания не вызвали уменьшения численности хищников.

Применение инсектицидов, токсичных для многоядных хищных жуков,

может привести к увеличению зимующего запаса вредителей и ухудшению фитосанитарной ситуации в следующем сезоне.

Таким образом, методический подход к оценке воздействия напочвенных хищников на многолетнюю динамику численности вредителя на основе количественного анализа закономерностей функционирования его жизненной системы с помощью динамической имитационной модели, разработанный на примере весенней капустной мухи, позволяет оценивать роль энтомофагов при различных экологических условиях.

Выводы

1. За период с 1981 по 2011 гг. в агроландшафтах Северо-Запада России было выявлено 123 вида жужелиц, 157 видов стафилинид и 70 видов пауков.

2. В агроландшафтах наблюдается закономерное распределение по полям хищных членистоногих – жужелиц, стафилинид и пауков в зависимости от экологических требований отдельных видов. Наиболее богатые по видовому составу комплексы, особенно в первую половину вегетационного периода, складываются на полях многолетних трав и озимых зерновых культур.

3. На примыкающих к агроценозам биотопах – обочинах полей и опушках лесов формируются специфичные по видовому составу и структуре комплексы жужелиц и стафилинид, которые значительно обособлены от формирующихся на полях комплексов этих жесткокрылых, не всегда характеризуются высокими показателями биоразнообразия и обилия и не могут являться источниками увеличения численности этих энтомофагов в агроценозах.

4. Биоразнообразие и обилие напочвенных хищников в агроценозах зависит от выращиваемых культур и соответствующей им агротехники, которые определяют особенности микроклимата, освещенности и плотности сложения почвы. Наиболее высокие показатели обилия и биоразнообразия напочвенных хищников отмечены на полях многолетних трав. Высокие показатели биоразнообразия и меньшее обилие характерны для комплексов жужелиц и стафилинид садов. На полях однолетних полевых культур и чистого пара формируются комплексы напочвенных хищников, для которых благоприятны рыхлая почва и условия высокой освещенности.

5. Отмечены значительные различия видового состава напочвенных хищных жесткокрылых на полях со среднесуглинистой и супесчаной почвой. Большинство видов жужелиц-гигрофилов, обитающих в агроценозах, предпочитает суглинистые почвы. В среднем динамическая плотность стафилинид на супесчаной почве превышала этот показатель на среднесуглинистой почве в 5.4 раза, жужелиц – в 1.5 раза. На полях с рыхлой супесчаной почвой отмечено двукратное увеличение доли стафилинид из подсемейства Aleocharinae.

6. Окультуривание дерново-подзолистой почвы способствует значительному обогащению комплекса напочвенных хищных жуков на возделываемых землях и изменению структуры их доминирования.

Окультурирование почвы приводит к возрастанию видового богатства жужелиц и стафилинид, а также к увеличению обилия большинства массовых видов этих хищников.

7. Воздействие хищных жужелиц и стафилинид на смертность вредителей имеет особое значение при низких значениях плотности популяций фитофагов, так как увеличение доли уничтоженных жертв по мере роста плотности этих популяций может обеспечивать регуляцию их численности.

8. Для изучения долговременных (сезонных и многолетних) последствий воздействия хищников на популяцию вредителя на примере весенней капустной мухи была разработана динамическая имитационная модель DELIA. Компьютерные эксперименты, проведенные с помощью этой модели, показали, что при средних многолетних значениях смертности вредителя от паразитов, энтомопатогенных микроорганизмов и абиотических факторов воздействие хищников на выживаемость яиц способствует сдерживанию численности вредителей на хозяйственно неощутимом уровне. Однако многоядные хищники без воздействия паразитов, энтомопатогенных микроорганизмов и абиотических факторов также не способны сдерживать численность вредителя на низком уровне.

9. Вычисления, проведенные с помощью модели DELIA, позволяющей проводить расчеты многолетней динамики численности весенней капустной мухи, показали, что воздействие хищников только на выживаемость яиц этого вредителя (средняя за сезон смертность яиц от этого фактора составляла лишь 41.0 %, а продолжительность действия – весь период откладки яиц вредителем) приводит к уменьшению плотности фитофага в 6.5 раз.

10. Расчеты, проведенные с помощью модели DELIA показали, что зимующий запас вредителя за счет деятельности жужелиц и стафилинид в течение всего периода вегетации при средних значениях плотности популяции хищника и жертвы снижается на 65.7 %. Применение инсектицида с биологической эффективностью 99 % и продолжительностью защитного действия 24 дня привело к снижению зимующего запаса только на 43.3 % при исключении воздействия хищников на динамику популяции вредителя. Расчеты показали, что наименьший зимующий запас вредителя сохраняется при одновременном воздействии всех природных факторов смертности и обработки инсектицидом.

Практические рекомендации

В связи с тем, что окультурирование дерново-подзолистой почвы приводит к возрастанию видового богатства жужелиц и стафилинид и увеличению обилия их массовых видов, на окультуренных, легких по механическому составу почвах формируется многочисленный комплекс этих хищников, способствующий сдерживанию численности вредителей на хозяйственно неощутимом уровне, что необходимо также учитывать при планировании размещения овощных культур в агроландшафте.

Для оценки влияния многоядных хищников на величину зимующего запаса

весенней капустной мухи при различных экологических условиях может быть использована динамическая имитационная модель DELIA.

Агроценозы могут являться местами обитания редких видов, занесенных в Красные книги Ленинградской области и других регионов, поэтому применение на полях химических средств защиты растений необходимо оптимизировать.

Публикации из перечня российских рецензируемых научных журналов и изданий, рекомендованных для опубликования основных результатов диссертационных исследований

1. Гусева, О.Г. Роль антропогенного фактора в жизненной системе весенней капустной мухи *Delia brassicae* Vouché (Diptera, Anthomiidae). I. Разработка и проверка математической модели / О.Г. Гусева, И.А. Вол // Энтомологическое обозрение. – 1994. – Т. 73, вып. 2. – С. 238–248.

2. Гусева, О.Г. Роль антропогенного фактора в жизненной системе весенней капустной мухи *Delia brassicae* Vouché (Diptera, Anthomiidae). II. Особенности жизненной системы и последствия деятельности человека / О.Г. Гусева, И.А. Вол // Энтомологическое обозрение. – 1995. – Т. 74, вып. 1. – С. 37–44.

3. Гусева, О.Г. Выживаемость колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в летний период в условиях Ленинградской области / О.Г. Гусева // Вестник защиты растений. – 2004. – № 3. – С. 25–33.

4. Гусева, О.Г. Многоядные хищные жуки как фактор ограничения зимующего запаса весенней капустной мухи / О.Г. Гусева // Защита и карантин растений. – 2007. – № 1. – С. 37–38.

5. Гусева, О.Г. К изучению комплекса жуков-фитофагов полей экспериментального севооборота в условиях Ленинградской области / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль, В.В. Воропаев // Вестник защиты растений. – 2007. – № 3. – С. 23–33.

6. Коваль, А.Г. Изменение комплекса насекомых-фитофагов как следствие потепления климата / А.Г. Коваль, О.Г. Гусева // Защита и карантин растений. – 2008. – № 1 – С. 42–43.

7. Коваль, А.Г. Структура комплексов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) агроценоза картофеля при различных почвенных условиях на Северо-Западе России / А.Г. Коваль, О.Г. Гусева // Энтомологическое обозрение. – 2008. – Т. 87, вып. 2. – С. 303–312.

8. Гусева, О.Г. Особенности комплексов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроценозах Ленинградской области с различными почвенными условиями / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Вестник защиты растений. – 2008. – № 4. – С. 3–11.

9. Гусева, О.Г. Пищевые связи жужелиц *Pterostichus melanarius* и *Poecilus cupreus* (Coleoptera, Carabidae) / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Вестник защиты

растений. – 2010. – № 1. – С. 61–63.

10. **Гусева, О.Г.** Видовой состав и структура доминирования жужелиц и стафилинид (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) в садах Северо-Запада России / О.Г. Гусева, Н.Л. Жарина, Т.Н. Жаворонкова // Вестник защиты растений. – 2010. – № 4. – С. 23–31.

11. **Гусева, О.Г.** Пространственное размещение жужелиц и стафилинов (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) в агроэкосистеме / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Сельскохозяйственная биология. – 2011. – № 1. – С. 118–123.

12. **Гусева, О.Г.** Оценка роли напочвенных хищных жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) в регуляции плотности популяций вредителей в агроэкосистемах / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Энтомологическое обозрение. – 2013. – Т. 92, вып. 2. – С. 241–250.

13. **Гусева, О.Г.** Стафилин *Aloconota gregaria* Er. (Coleoptera, Staphylinidae) как многоядный хищник в агроландшафтах Северо-Запада России / О.Г. Гусева // Вестник защиты растений. – 2014. – № 1. – С. 17–20.

Статьи в других периодических изданиях и сборниках

14. **Гусева, О.Г.** Роль хищников в динамике численности капустных мух при различных экологических условиях / О.Г. Гусева // Биологический метод борьбы с вредителями овощных культур. – М.: Агропромиздат, 1989. – С. 92–95.

15. **Гусева, О.Г.** Влияние инсектицидов на хищников и многолетняя динамика численности весенней капустной мухи / О.Г. Гусева // Защита растений. – 1992. – № 8. – С. 21–23.

16. Исследование жизненной системы весенней капустной мухи *Delia brassicae* Vouché. 1. Результаты полевой проверки модели динамики численности вредителя / В.И. Танский, Е.С. Сугоняев, **О.Г. Гусева**, Н.Н. Семенова, Н.Б. Бородавко // Защита растений от вредителей, болезней и сорняков: сб. науч. тр. – СПб: С.-Петербург. гос. аграр. ун-т, 2001. – С. 71–78.

17. **Гусева, О.Г.** Функциональная реакция многоядных хищников и перспективы их использования в современных системах защиты растений / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Биологические средства защиты растений, технология их изготовления и применения. – СПб: Всерос. НИИ защиты растений, 2005. – С. 18–27.

18. Коваль, А.Г. Видовой состав жесткокрылых насекомых на полях севооборота Меньковского стационара в Ленинградской области / А.Г. Коваль, **О.Г. Гусева** // Меньковский агроэкол. стационар (Меньковская опыт. ст. АФИ, Ленингр. обл.). – СПб: Всерос. НИИ защиты растений; Агрофизический НИИ, 2006. – С. 27–31.

19. **Гусева, О.Г.** Особенности комплексов напочвенных хищных

членистоногих Меньковского стационара в Ленинградской области / О.Г. Гусева, Т.Н. Жаворонкова, А.Г. Коваль // Меньковский агроэкол. стационар (Меньковская опыт. ст. АФИ, Ленинград. обл.). – СПб: Всерос. НИИ защиты растений; Агрофизический НИИ, 2006. – С. 32–37.

20. **Гусева, О.Г.** Видовой состав пауков (Arachnida, Aranei) и их распределение по полям полевого севооборота Меньковского стационара в Ленинградской области / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Меньковский агроэкол. стационар (Меньковская опыт. ст. АФИ, Ленинград. обл.). – СПб: Всерос. НИИ защиты растений; Агрофизический НИИ, 2006. – С. 38–41.

21. **Гусева, О.Г.** Фаунистические комплексы пауков (Arachnida, Aranei) различных агроценозов Ленинградской области / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Информ. бюл. ВПРС МОББ. – 2007. – № 38. – С. 100–103.

22. **Гусева, О.Г.** Роль приусадебных участков в сохранении биоразнообразия напочвенных хищных членистоногих в условиях Северо-Запада России / О.Г. Гусева, Н.Л. Жарина // Уч. зап. ин-та с. х. и природных ресурсов Новгород. гос. ун-та. – 2010. – Т. 18, вып. 2. – С. 75–78.

23. **Гусева, О.Г.** Хищные членистоногие как энтомофаги злаковых тлей (Homoptera, Aphididae) в условиях Северо-Запада России / О.Г. Гусева // Информ. бюл. ВПРС МОББ. – 2011. – № 42. – С. 63–67.

Публикации в материалах научных конференций, съездов

24. **Гусева, О.Г.** Влияние особенностей жизненной системы вредителя на эффективность хищников / О.Г. Гусева // Фауна и экология жужелиц: тез. докл. III Всесоюз. карабидол. совещ. (окт. 1990 г.). – Кишинев: Всесоюз. НИИ биол. методов защиты растений, 1990. – С. 15.

25. **Гусева, О.Г.** Оценка воздействия энтомофагов на динамику популяции вредителя с помощью имитационных моделей // Всерос. съезд по защите растений: тез. докл. (Санкт-Петербург, дек. 1995 г.). – СПб: Всерос. НИИ защиты растений, 1995. – С. 117.

26. **Гусева, О.Г.** Биоценологический подход к оценке роли энтомофагов вредителей сельского хозяйства / О.Г. Гусева // Проблемы энтомологии в России: сб. науч. тр. XI съезда Рус. энтомол. о-ва (Санкт-Петербург, 23–26 сент. 1997 г.). – СПб: Зоол. ин-т РАН, 1998. – Т. 1 – С. 105–106.

27. Коваль, А.Г. Многоядные хищники как один из основных механизмов регуляции численности вредных насекомых / А.Г. Коваль, **О.Г. Гусева** // Биологизация защиты растений: материалы докл. Междунар. науч.-практ. конф. (Краснодар, 18–22 сент. 2000 г.). – Краснодар: Всерос. НИИ биол. защиты растений, 2001. – Ч. 1. – С. 11–12.

28. Koval, A.G. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in potato crops of Leningrad Region / A.G. Koval, **O.G. Guseva** // Management aspects of crop

protection and sustainable agriculture: Research, development and information systems: abs of crop protection conf. (Saint Petersburg, Pushkin, May 31 – June 3, 2005). – St. Petersburg: [s. n.], 2005. – P. 51–52.

29. **Гусева, О.Г.** Многоядные хищные жуки как фактор оздоровления фитосанитарной ситуации полей капусты / О.Г. Гусева // Фитосанитарное оздоровление экосистем: материалы II Всерос. съезда по защите растений (Санкт-Петербург, 5–10 дек. 2005 г.). – СПб: Всерос. НИИ защиты растений, 2005. – Т. 2. – С. 516–518.

30. **Гусева, О.Г.** Особенности структуры комплексов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроценозах с различными почвенными условиями Северо-Запада России / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Фитосанитарное оздоровление экосистем: материалы II Всерос. съезда по защите растений (Санкт-Петербург, 5–10 дек. 2005 г.). – СПб: Всерос. НИИ защиты растений, 2005. – Т. 2. – С. 32–33.

31. **Гусева, О.Г.** Распределение жужелиц (Coleoptera, Carabidae) по полям севооборота на Северо-Западе России / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Достижения энтомологии на службе агропромышленного комплекса, лесного хозяйства и медицины: тез. докл. XIII съезда Рус. энтомол. о-ва (Краснодар, 9–15 сент. 2007 г.). – Краснодар: Рус. энтомол. о-во, 2007. – С. 59–60.

32. **Гусева, О.Г.** Влияние почвенных условий на видовой состав жужелиц и стафилинов (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) в агроценозах Северо-Запада России / О.Г. Гусева // Современные средства, методы и технологии защиты растений: материалы Междунар. науч.-практ. конф. (г. Новосибирск, 10–11 июля 2008 г.). – Новосибирск: Новосибир. гос. аграр. ун-т; Сиб. НИИ земледелия и химизации с. х., 2008. – С. 56–59.

33. **Гусева, О.Г.** Пространственное распределение различных видов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агробиоценозе Северо-Запада России / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Живые объекты в условиях антропогенного пресса: материалы X Междунар. научн.-практ. экол. конф. (г. Белгород, 15–18 сент. 2008 г.). – Белгород: Политекра, 2008. – С. 60–61.

34. **Гусева, О.Г.** Жужелицы и стафилины (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) на полях зерновых культур Северо-Запада России / О.Г. Гусева // Тр. Ставроп. отд. Рус. энтомол. о-ва: материалы II Междунар. науч.-практ. интернет-конф. «Актуальные вопросы энтомологии» (г. Ставрополь, 1 марта 2009 г.). – Ставрополь: АГРУС, 2009. – Вып. 5. – С. 205–206.

35. **Гусева, О.Г.** Жужелицы и стафилины (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) в садах Северо-Запада России / О.Г. Гусева, Т.Н. Жаворонкова, Н.Л. Жарина // Тр. Ставроп. отд. Рус. энтомол. о-ва: материалы II Междунар. науч.-практ. интернет-конф. «Актуальные вопросы энтомологии» (г. Ставрополь, 1 марта 2009 г.). – Ставрополь: АГРУС, 2009. – Вып. 5. – С. 206–207.

36. Коваль, А.Г. К изучению хищных жуков (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) агроценоза картофеля и смежных естественных биотопов / А.Г. Коваль, **О.Г. Гусева** // Тр. Ставроп. отд. Рус. энтомол. о-ва.: материалы II Междунар. науч.-практ. интернет-конф. «Актуальные вопросы энтомологии» (г. Ставрополь, 1 марта 2009 г.). – Ставрополь: АГРУС, 2009. – Вып. 5. – С. 223–226.

37. Коваль, А.Г. К изучению трофических связей и биологии жужелицы *Poecilus cupreus* L. (Coleoptera, Carabidae) биотопов / А.Г. Коваль, **О.Г. Гусева** // Проблемы экологии агроэкосистем: материалы Всерос. науч. конф. (г. Новосибирск, 3 дек. 2009 г.). – Новосибирск: Новосиб. гос. аграр. ун-т; Сиб. НИИ земледелия и химизации с. х., 2009. – С. 42–45.

38. **Гусева, О.Г.** К изучению трофических связей и биологии жужелицы *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera, Carabidae) / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Проблемы экологии агроэкосистем: материалы Всерос. науч. конф. (г. Новосибирск, 3 дек. 2009 г.). – Новосибирск: Новосиб. гос. аграр. ун-т; Сиб. НИИ земледелия и химизации с. х., 2009. – С. 24–27.

39. **Гусева, О.Г.** Стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) в агроэкосистемах Северо-Запада России / О.Г. Гусева // Проблемы защиты растений в условиях современного сельскохозяйственного производства: материалы науч. конф. – СПб: Всерос. НИИ защиты растений; Инновацион. центр защиты растений, 2009. – С. 41–44.

40. **Гусева, О.Г.** Комплекс беспозвоночных животных полевого севооборота в условиях Ленинградской области / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Проблемы защиты растений в условиях современного сельскохозяйственного производства: материалы науч. конф. – СПб: Всерос. НИИ защиты растений; Инновацион. центр защиты растений, 2009. – С. 44–47.

41. **Гусева, О.Г.** Жужелицы, стафилиниды (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) и пауки (Aranei) на полях многолетних трав в условиях Северо-Запада России / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: материалы XI Междунар. науч.-практ. экол. конф. (г. Белгород, 20–25 сент. 2010 г.). – Белгород: Политерра, 2010. – С. 102.

42. Коваль, А.Г. Жужелицы и стафилиниды (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) в агроценозе картофеля Нечерноземной зоны России / А.Г. Коваль, **О.Г. Гусева** // Фитосанитарная безопасность агроэкосистем: материалы Междунар. науч. конф. (г. Новосибирск, 7–9 июля 2010 г.). – Новосибирск: Новосиб. аграр. науч.-образов. произв. комплекс; Новосиб. гос. аграр. ун-т; Сиб. НИИ земледелия и химизации с. х., 2010. – С. 121–124.

43. **Гусева, О.Г.** Особенности распределения напочвенных пауков (Arachnida, Aranei) в агроэкосистемах Северо-Запада России / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Фитосанитарная безопасность агроэкосистем: материалы

междунар. науч. конф. (г. Новосибирск, 7–9 июля 2010 г.). – Новосибирск: Новосиб. аграр. науч.-образов. произв. комплекс; Новосиб. гос. аграр. ун-т; Сиб. НИИ земледелия и химизации с. х., 2010. – С. 68–71.

44. **Гусева, О.Г.** Изучение фауны насекомых и других беспозвоночных агроландшафтов Северо-Запада России / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке: материалы Междунар. науч. конф. (Санкт-Петербург, 16–20 мая 2011 г.). – СПб: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2011. – С. 39.

45. **Гусева, О.Г.** К изучению влияния окультуривания почвы на комплекс напочвенных хищных членистоногих в агроценозах Ленинградской области / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Материалы XIV съезда Рус. энтомол. о-ва (Россия, Санкт-Петербург, 27 авг. – 1 сент. 2012 г.). – СПб: Рус. энтомол. о-во, 2012. – С. 124.

46. **Гусева, О.Г.** К изучению роли жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в стабилизации агроэкосистем / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Структурно-функциональные изменения в популяциях и сообществах на территориях с разным уровнем антропогенной нагрузки: материалы XII Междунар. науч.-практ. экол. конф. (г. Белгород, 9–12 окт. 2012 г.). – Белгород: Белгород, 2012. – С. 47–49.

47. **Гусева, О.Г.** Влияние окультуривания почвы на формирование комплексов жужелиц и стафилинид (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) в агроценозах Северо-Запада России / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Защита растений в современных технологиях возделывания с.-х. культур: материалы Междунар. науч.-практ. конф. (пос. Краснообск, 24–26 июля 2013 г.). – Краснообск: Сиб. НИИ земледелия и химизации с. х., 2013. – С. 119–122.

48. **Гусева, О.Г.** Стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) на приусадебных участках Северо-Запада России / О.Г. Гусева, Т.Н. Жаворонкова // Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем: материалы в 3-х т. Третьего Всерос. съезда по защите растений (Санкт-Петербург, 16–20 дек. 2013 г.). – СПб: Всерос. НИИ защиты растений, 2013. – Т. 2. – С. 28–31.

49. **Гусева, О.Г.** Окультуривание почвы как фактор, способствующий обогащению комплекса стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) агроценозов / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем: материалы в 3-х томах Третьего Всерос. съезда по защите растений (Санкт-Петербург, 16–20 дек. 2013 г.). – СПб: Всерос. НИИ защиты растений, 2013. – Т. 2. – С. 26–28.

50. Жаворонкова, Т.Н. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) на приусадебных участках Северо-Запада России / Т.Н. Жаворонкова, **О.Г. Гусева** // Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем: материалы в 3-х томах Третьего Всерос. съезда по защите растений (Санкт-Петербург, 16–20 дек. 2013 г.). – СПб: Всерос. НИИ защиты растений, 2013. – Т. 2. – С. 37–39.

51. Коваль, А.Г. Окультуривание почвы как фактор, способствующий обогащению комплекса жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) агроценозов / А.Г. Коваль, **О.Г. Гусева** // Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем: материалы в 3-х томах Третьего Всерос. съезда по защите растений (Санкт-Петербург, 16–20 дек. 2013 г.). – СПб: Всерос. НИИ защиты растений, 2013. – Т. 2. – С. 61–64.

Другие публикации

52. **Гусева, О.Г.** Оценка влияния плотности популяций вредителей на эффективность многоядных хищников / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль. – СПб: Всерос. НИИ защиты растений, 2000. – 16 с.