Российская академия сельскохозяйственных наук
Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений

На правах рукописи

Гусева
Ольга Геннадьевна

Напочвенные хищные жесткокрылые и пауки в агроландшафтах Северо-Запада России

Шифр и наименование специальности:
03.02.05 – энтомология

Диссертация
на соискание ученой степени доктора
биологических наук

Санкт-Петербург
2014

Содержание

Стр.

Введение …….....…….....4

Глава 1. Обзор литературы.....11

1.1. *Напочвенные хищные жесткокрылые и пауки в различных агроландшафтах*.....….....11

1.2. *Значение напочвенных хищных жесткокрылых и пауков как энтомофагов*.....15

1.3. *Питание напочвенных хищников сапрофагами* …….....36

1.4. *Питание напочвенных хищников семенами сорных растений* ……37

Глава 2. Условия, материалы и методы исследований ……...…….…40

Глава 3. Таксономическая структура комплекса напочвенных хищных членистоногих в агроландшафтах Северо-Запада России.....59

Глава 4. Закономерности распределения жужелиц, стафилинид и пауков в агроландшафте…….....80

4.1. *Биоразнообразие жужелиц и стафилинид на отдельных участках агроландшафта* ……..…….……..……...80

4.2. *Структура доминирования и обилие жужелиц и стафилинид на отдельных участках агроландшафта*……92

4.3. *Особенности комплексов жужелиц и стафилинид в окружающих поля биотопах*.....104

4.4. *Видовой состав и обилие пауков в агроландшафте* ……...129

4.5. *Распределение личинок напочвенных хищников в агроландшафте*……..138

Глава 5. Особенности комплексов жужелиц, стафилинид и пауков, характерных для различных агроценозов Северо-Запада России.....143

5.1. *Зерновые культуры*.....143

5.2. Кормовые *травы*.....148

5.3. *Картофель и овощные культуры*.....153

5.4. *Садовые насаждения*.....158

Глава 6. Влияние почвенных условий на видовой состав и обилие жужелиц и стафилинид.....171
6.1. *Влияние механического состава почвы на комплекс напочвенных хищников*……..…171
6.2. *Окультуривание почвы как фактор, способствующий обогащению комплекса напочвенных хищников*……..179
Глава 7. Методические подходы к оценке роли многоядных напочвенных хищников в динамике численности вредителей.....191
7.1. *Роль многоядных хищников при различной плотности популяций вредителей*……192
7.2. *Оценка долговременных (сезонных и многолетних) последствий воздействия многоядных хищников на динамику численности вредителя на примере весенней капустной мухи*……....210
Заключение……...232
Выводы.....235
Практические рекомендации…….....237
Список литературы.....238
Приложение 1. Аннотированный список жужелиц (Coleoptera, Carabidae) агроландшафтов Северо-Запада России.....282
Приложение 2. Аннотированный список стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) агроландшафтов Северо-Запада России 304
Приложение 3. Аннотированный список пауков (Arachnida, Aranei) агроландшафтов Северо-Запада России 319
Приложение 4. Особенности гигропреферендума жужелиц и их встречаемость в агроэкосистемах с различными почвами в условиях Ленинградской области 330
Приложение 5. Описание математической модели DELIA 337

Введение

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 агроэкосистем с целью повышения их ресурсовозобновляющих функций (Жученко, 2000). Эколого-биоценотический подход к защите растений предусматривает максимизацию деятельности 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), являются в большинстве агроэкосистем наиболее многочисленными, охотящимися на поверхности почвы, многоядными хищниками. Эти членистоногие способны существенно снизить плотность многих опасных вредителей (Ашикбаев, 1973, 1980; Крыжановский, 1983; Гусев, Коваль, 1990; Holland et al., 1996, 2002; Symondson et al., 2002; Сейфулина, 2003 и др.).

К важным вопросам изучения экосистем суши относятся инвентаризация биоты, в особенности фауны беспозвоночных животных, получение и обобщение материалов по их составу, численности и роли в экосистемах (Каплин, 2008). Однако полная инвентаризация фауны жужелиц, стафилинид и пауков на территории агроландшафтов Северо-Запада России ранее не проводилась. Это связано с тем, что сельскохозяйственные угодья не привлекают внимание специалистов по фаунистике членистоногих в связи с общепринятым мнением о сильном снижении биоразнообразия под

влиянием хозяйственной деятельности человека. Однако для многих групп (к которым относятся и все напочвенные хищники-полифаги) наблюдается иная тенденция и поэтому на полях складываются достаточно богатые по видовому составу фаунистические комплексы. Необходимость изучения этих комплексов связана с тем, что отсутствие информации о видовом составе, структуре доминирования напочвенных хищных жуков и пауков, а также их обилии при различных экологических условиях и потенциальном значении препятствует учету их деятельности при разработке систем защитных мероприятий. В связи с этим перспективным направлением является детальное изучение, картирование распространения и оценка потенциала полезных организмов в агроэкосистемах России (Захаренко, 2008).

Антропогенные воздействия на биологические сообщества экосистем многогранны – наряду с прямым уничтожением одних видов животных и растений или ухудшением их жизнедеятельности они способствуют процветанию других видов (Фитосанитарные последствия …, 2008). Одним из последствий воздействия человека на агроэкосистемы является создание условий, таких как разрыхленность почвы, увеличение освещенности, благоприятных для обитания целого ряда видов хищных напочвенных членистоногих, редко встречающихся в большом количестве за пределами возделываемых земель. Особенно наглядно это проявилось в Северном Казахстане, когда наблюдалось значительное увеличение числа видов и обилия жужелиц при освоении целинных земель (Титова, Жаворонкова, 1965).

История целенаправленного изучения видового состава и структуры комплексов напочвенных хищников в агроэкосистемах Северо-Запада России началась в 70-х годах прошлого столетия. В 1976–1978 гг. на картофельных полях Ленинградской области было зарегистрировано 18 видов жужелиц, и впервые был опубликован список этих видов (Бакасова, 1981). На полях капусты в Ленинградской и Новгородской областях было отмечено 58 видов жужелиц и 41 вид стафилинид, из них в Ленинградской области – 28 видов

жужелиц и 17 видов стафилинид (Шарков, 1981). При этом список видов этим исследователем не был опубликован. Позднее на различных полях крестоцветных культур (рапса, капусты, редиса и брюквы) в Ленинградской области было отмечено 68 видов жужелиц и 40 видов стафилинид, а также изучена структура доминирования указанных жесткокрылых (Гусева, 1988б). Эта работа была продолжена нами в 1997–1998 гг. (Исследование …, 2001). Однако полные списки жужелиц и стафилинид, обитающих в агроландшафтах различных районов Северо-Запада России, были опубликованы значительно позднее (Koval, Guseva, 2005; Гусева, 2008в; Гусева, Коваль, 2008, 2013а; Гусева и др., 2010а).

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.

З**адачи 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-биоценотические 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, пректических рекомендаций 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), А.В. Громову (Казахстан, Алма-Ата, ныне – Германия) 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 помогали 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.

Глава 1. Обзор литературы

1.1. Напочвенные хищные жесткокрылые и пауки в различных агроландшафтах

В настоящее время накоплено много информации по видовому составу, структуре доминирования и численности напочвенных хищных членистоногих на полях отдельных сельскохозяйственных культур в различных регионах (Шарова, 1971а, 1971б, 1981, 1984, 1990; Адашкевич, 1972б, 1972в; Александрович, 1982; Соболева-Докучаева, Левин, 1971; Соболева-Докучаева, Солдатова, 1983; Соболева-Докучаева, 1979, 1986; Солдатова, 1989; Шарова и др., 1998; Сезонная динамика …, 2000, 2001; The agroecology ..., 2002; и многие др.). Однако значительная часть этих материалов, полученных на различных культурах и в различных географических точках, с трудом сопоставима из-за отсутствия «общего знаменателя», когда сравниваются комплексы напочвенных хищных членистоногих, в частности жужелиц, на различных культурах в одной зоне или на одной культуре в различных зонах (Белоусов, 1987).

Наиболее многочисленными обитателями напочвенного яруса в большинстве агроэкосистем являются жужелицы (карабиды). Так, в Горьковской области в агроценозе картофельного поля жужелицы составили 74.1 %, стафилины – 7.1 %, пауки – 9.9 % от общего количества собранных членистоногих (Матвеева, Мамылов, 1981). Жужелицы многочисленны практически во всех биоценозах, особенно в агробиоценозах (Scherney, 1959b, 1961; Шарова, 1971; Шарова, Лапшин, 1971; Душенков, 1982а, 1982б, 1983, 1984; Thiele, 1977; Luff, 2002; Holland et al., 2002; Hance, 2002; и др.). В частности, в агроэкосистемах Московской области динамическая плотность жужелиц была значительно выше, чем в окружающих лесных биотопах (Шарова, 1971; Душенков, 1982а).

Всего в лесах, на лугах, болотах, полях и садах Подмосковья (Павловская слобода) выявлено 117 видов жужелиц (Шарова, 1971), в том числе в хвойных лесах – от 10 до 27 видов, в лиственных лесах – от 19 до 32

видов, на лугах – от 38 до 53 видов, по берегам рек – 35 видов, на многолетних травах – 48 видов, в садах – 39, на пропашных культурах – 49 видов жужелиц. Таким образом, число видов, встречающихся на обрабатываемых землях Подмосковья, также значительно больше по сравнению с окружающими лесными биотопами и берегами рек.

Известно, что многие виды жужелиц демонстрируют пример «циклической колонизации», когда они зимуют в более стабильных стациях и колонизируют недолговечные стации, например однолетние культуры, когда условия благоприятны (Wissinger, 1997). Наиболее стабильными стациями в агроландшафтах являются поля многолетних трав.

Многолетние травы играют важную роль в агроэкосистемах, так как способствуют также повторному заселению полей жужелицами после проведения неблагоприятных для них хозяйственных мероприятий (Hance, 2002). На юге Нечерноземья основными резерватами и источниками расселения жужелиц на поля являются луга (Тимралеев и др., 2002). В Молдавии резерватами жужелиц являются лесополосы, пойменные кустарники, обочины оросительных каналов и полей (Карпова, 1986).

В Англии в период зимовки наибольшее число хищников-полифагов было обнаружено на полях озимых зерновых, обочинах и полях многолетних трав (Sotherton, 1984). При этом наиболее высокая плотность жужелиц *Pterostichus melanarius* Ill., *Harpalus rufipes* DeGeer и *Trechus quadristriatus* Schrnk. в зимний период была отмечена на полях озимых зерновых культур, а наиболее высокая плотность стафилинид (стафилинов) *Tachyporus chrysomelinus* L. и *T. hypnorum* F. – на обочинах полей. Исследования, также проведенные в Англии, показали, что важную роль играют также межи как места успешной перезимовки жужелиц, стафилинид и пауков (Wratten, 1988). Наиболее благоприятными для этих членистоногих местообитаниями являлись типичные для межей земляные отвалы.

Благоприятными местами для перезимовки некоторых видов жужелиц являются также опушки лесов. Почвенные раскопки, проведенные в

Германии, показали, что на опушках лесов зимуют жужелицы *Carabus granulatus* L., перед наступлением зимы образуя скопления между корнями деревьев по 14–63 особи. Жужелицы зимуют также и на полях, при этом крупные виды из рода *Carabus* (главным образом *C. cancellatus* Ill. и *C. granulatus*) даже на плотной глинистой почве могут быть обнаружены на глубине 40–45 см (Scherney, 1961).

Комплексы хищников, в частности комплексы жужелиц, отдельных полей отличаются по видовому составу, структуре доминирования и обилию (Соболева-Докучаева, Левин, 1971; Соболева-Докучаева, Лоуда, 1975; Соболева-Докучаева, Солдатова, 1983; Попова, 1985; Замотайлов, 1990; Hance, 2002; и др.). Это связано с тем, что каждый вид имеет свои требования к типу, кислотности почвы, влажности и освещенности, а также к особенностям растительности и микроклимату (Gongalsky, Cividanes, 2008).

Исследования, проведенные в Московской области, показали, что плотность жужелиц на полях с пропашными культурами значительно ниже (4.5 экз./м^2), чем на полях с многолетними травами (41.4 экз./м^2) (Шарова, 1971). В лесостепной зоне Украины также отмечалась высокая плотность карабид на посевах многолетних трав (от 23 до 37 экз./м^2) и низкая их плотность на пропашных культурах (5–12 экз./м^2) (Ткаченко и др., 1979). В лесостепной зоне России динамическая плотность жужелиц на полях пропашных культур также ниже, чем на полях с многолетними травами (Попова, 1985). Численность пауков-герпетобионтов также выше на полях многолетних трав и лугах, чем на полях других культур (Сейфулина, 2003).

Причина такого явления – прежде всего различия в микроклимате, обусловленные, главным образом, особенностями агротехники. Более сухим и теплым участком является поле пропашной культуры. Вследствие лучшего обдувания гребни увеличивают скорость испарения влаги с поверхности почвы (Рябова, 1957). Полевые эксперименты, проведенные на полях Меньковской опытной станции Агрофизического НИИ, показали, что на ровной поверхности потенциал почвенной влаги до осадков был больше, чем

на гребнистой поверхности (Козырева, 1984). На гребнях температура в среднем на 1^0 С выше, чем на ровных участках (Сапожникова, 1950).

Опыты показали, что максимальная температура рыхленной поверхности в дневные часы может превышать максимальную температуру уплотненной поверхности на 8–10^0 С, а в ночные часы максимальная температура рыхленного участка была ниже уплотненного на 2–5^0 С. При этом среднесуточная температура рыхленной почвы превышала на 2–4.5^0 С температуру поверхности уплотненного участка (Кочегаров, Шиндеров, 1983).

Увеличение густоты травостоя снижает общий уровень тепла и уменьшает суточное колебание температуры (Сапожникова, 1950; Лавренко, 1959). Поэтому на поле, занятом многолетними травами с густым травостоем, выше влажность и ниже значения температур на поверхности и в верхнем слое почвы.

Для агробиоценоза, охватывающего все поля севооборота (Зубков, 1982, 1995), характерен общий комплекс хищных членистоногих. Однако каждый год на отдельных полях севооборота в результате миграции создаются своеобразные сообщества хищников. Это связано с круговоротом элементов агробиоценоза вслед за культурой (Зубков, 1982). Изучение особенностей комплексов напочвенных хищников на полях различных сельскохозяйственных культур имеет большое прикладное значение в связи с особенностями пищевого преферендума отдельных видов хищников.

Существует мнение о том, что биотопы, в которых тот или иной вид жужелиц достигает высокой численности, далеко не всегда являются для него «жилыми» (Боховко, 2006; Маталин и др., 2007). При этом «жилыми» признаются только те биотопы, в которых полностью реализуется жизненный цикл вида и в которых могут быть выявлены яйца, личинки и куколки, а виды, удовлетворяющие этим критериям, называются резидентными, или оседлыми (Боховко, 2006; Макаров, Маталин, 2009). Одновременно выдвигалась гипотеза о значительной ущербности демографических группировок жужелиц в агроценозах (Боховко, 2006;

Маталин, 2011). С нашей точки зрения, разделение комплексов видов жужелиц различных биотопов на резидентные (оседлые) и нерезидентные (мигрирующие), не представляется обоснованным. Особенно спорным представляется отнесение к мигрантам целого ряда доминантных для различных биотопов, включая агроценозы, видов жужелиц.

Высказанное в работе Е.Е. Боховко (2006) положение о том, «что даже доминирующие в агроценозах виды жужелиц, которые часто характеризуют как «полевые», нуждаются в окружающих биотопах для нормальной реализации их жизненных циклов», неубедительно в связи с отсутствием подтверждающего это утверждение фактического материала. Многолетние наблюдения свидетельствуют о том, что возделываемые земли благоприятны для обитания и размножения многих видов жужелиц, не нуждающихся в окружающих биотопах для реализации своих жизненных циклов. Например, при широкомасштабном освоении целинных земель в Северном Казахстане на полях пшеницы, по сравнению с целиной, число видов жужелиц увеличилось в два раза (Титова, Жаворонкова, 1965). При этом из целинной фауны на полях пшеницы сохранились немногие доминирующие виды. В числе доминантных на указанных полях отмечено много видов жужелиц, отсутствующих на целине, но представленных на пахотных землях в очень удаленных географических пунктах. Обилие жужелиц на посевах пшеницы в целинных районах Казахстана за годы, прошедшие после освоения степи, значительно возросло (в 6–25 раз).

Таким образом, несмотря на то, что возделываемые земли традиционно считаются бедными по видовому составу членистоногих по сравнению с естественными ценозами, для жужелиц наблюдается иная тенденция и на полях могут складываться многочисленные комплексы этих жесткокрылых, включающие большое количество видов.

1.2. Значение напочвенных хищных жесткокрылых и пауков как энтомофагов

В агроландшафтах Северо-Запада России основу комплекса энтомофагов вредителей сельскохозяйственных культур составляют жужелицы (Коваль, Гусева, 2006). Обзор информации по питанию 214 видов жужелиц (на основе анализа 110 публикаций различных авторов) показал, что с вредителями из отряда Lepidoptera трофически связаны 43 % видов карабид, с вредителями из отряда Diptera – 20 %, из отряда Coleoptera – 12 % и из отряда Hymenoptera – 12 % видов (Sunderland, 2002).

На основе имеющейся в литературе информации о питании вредителями различных видов жужелиц, стафилинид и пауков, обитающих на территории Северо-Запада России, нами были составлены таблицы 1–3. Информация о питании жужелиц, обитающих на территории Северо-Запада России, отдельными видами вредителей, имеющих значение в данном регионе, представлена в таблице 1.

Таблица 1. – Жужелицы как энтомофаги вредителей сельскохозяйственных культур Северо-Запада России (по литературным данным)

Вид жужелицы	Вредитель, источник информации
Calosoma auropunctatum (Hbst.)	Капустная совка *Mamestra brassicae* L., капустная моль *Plutella maculipennis* Curt., репная белянка *Pieris rapae* L., капустная белянка *P. brassicae* L., клубеньковые долгоносики из рода *Sitona* (Адашкевич, 1983), колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Сорокин, 1977; Адашкевич, 1983; Коваль, 2009)
Cychrus caraboides (L.)	Слизни (Mollusca) (Tod, 1973; Wheater, 1989; Sunderland, 2002)
Carabus cancellatus Ill.	Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Scherney, 1959a; Гусев, 1981; Коваль, 1999), хрущи (Scarabeidae) (Иняева, 1965), проволочники (Elateridae) (Писаренко, Выгонная, 1979), капустная совка *Mamestra brassicae* L. (Агарков, 1974)

Carabus granulatus L.	Слизни (Mollusca) (Burmeister, 1939); колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Scherney, 1959a; Сорокин, 1977; Коваль, 1999), капустная совка *Mamestra brassicae* L. (Адашкевич, 1972б, 1983; Сметанин, 1981); весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Гусева, 1988в)
Carabus nemoralis O.F. Müll.	Слизни (Mollusca) (Tod, 1973), малинный жук *Byturus tomentosus* DeGeer (Arus et al., 2012)
Notiophilus biguttatus (F.)	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L., большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. (Sopp et al., 1987), злаковые тли (Aphididae) (Sunderland, Vickerman, 1980), шведская муха *Oscinella frit* L. (Jones, 1969)
Loricera pilicornis (F.)	Клещи (Acarina) (Davies, 1953), злаковые тли (Aphididae) (Sunderland, Vickerman, 1980; Hance, Renier, 1987), черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Andersen, 1992), шведская муха *Oscinella frit* L. (Jones, 1969), озимая муха *Delia coarctata* Fall. (Jones, 1975), пшеничный комарик *Contarinia tritici* (Kirby) (Basedow, 1973)
Clivina fossor (L.)	Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Сорокин, 1977; Коваль, 1999), рапсовый цветоед *Meligethes aeneus* F. (Scherney, 1959b; Basedow, 1973; Thiele, 1977), черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Chiverton, 1987; Andersen, 1992; Holopainen, Helenius, 1992), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Гусева, 1988в; Coaker, Williams, 1963)
Dyschirius globosus (Hbst.)	Проволочники (Elateridae) (Григорьева, 1951б; Крыжановский, 1965)
Broscus cephalotes (L.)	Капустная совка *Mamestra brassicae* L. (Агарков, 1974), жуки-щелкуны (Elateridae) (Григорьева, 1951б; Космачевский, Степанова, 1975; Писаренко, Выгонная, 1979), малинный цветоед *Anthonomus rubi* Hrbst. (Исаичев, 1970), колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Сорокин, 1977; Коваль, 1999)

Blemus discus (F.)	Злаковые тли (Aphididae) (Basedow, 1989)
Trechus quadristriatus (Schrnk.)	Свекловичная, или бобовая тля *Aphis fabae* Scopoli (Dunning, 1975), черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Chiverton, 1987; Sopp, 1987; Basedow, 1989; Andersen, 1992), большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. (Sopp, 1987, Winder, 1990), репная белянка *Pieris rapae* L. (Dempster, 1967), шведская муха *Oscinella frit* L. (Jones, 1969), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Hughes, 1959)
Trechus secalis (Pk.)	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Chiverton, 1987; Andersen, 1992), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Гусева, 1988в)
Trechoblemus micros (Hbst.)	Злаковые тли (Aphididae) (Basedow, 1989)
Asaphidion flavipes (L.)	Злаковые тли (Aphididae) (Sunderland, Vickerman, 1980; Hance, Renier, 1987)
Bembidion bruxellense Wesm.	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Andersen, 1992)
Bembidion femoratum Sturm	Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Сорокин, 1977), клубеньковые долгоносики из рода *Sitona* (Мармулева, 2004), свекловичная, или бобовая тля *Aphis fabae* Scop. (Dunning et al., 1975)
Bembidion guttula (F.)	Черемухово-злаковая тля *Ropalosiphum padi* L., розанно-злаковая тля *Metopolophium dirhodum* Walk. (Prey selection ..., 2000), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Гусева, 1988в)
Bembidion lampros (Hbst.)	Капустная моль *Plutella maculipennis* Curt. (Адашкевич, 1972а, 1983), проволочники (Elateridae) (Григорьева, 1951б), колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Сорокин, 1977), клубеньковые долгоносики из рода *Sitona* (Андреянов, 1968а, 1968б; Мармулева, 2004), гороховая тля *Acyrthosiphon pisum* Har. (Адашкевич,

	Кузин, 1973), черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Scheller, 1984b; Chiverton, 1986, 1987, 1988; Sopp, 1987, Madsen et al., 2004), большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. (Sopp, Wratten, 1986; Sopp et al., 1987), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Гусева, 1988в; Hughes, 1959), шведская муха *Oscinella frit* L. (Jones, 1969), озимая муха *Delia coarctata* Fall. (Jones, 1975)
Bembidion properans (Steph.)	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Holopainen, Helenius, 1992), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Гусева, 1988в)
Bembidion tetracolum Say	Свекловичная, или бобовая тля *Aphis fabae* Scop. (Dunning et al., 1975); черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Andersen, 1992), свекловичная, или бобовая тля *Aphis fabae* Scop. (Dunning et al., 1975), луковая муха *Delia antiqua* Meig. (Arthropod parasitoids …, 1985), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Prasad, Snyder, 2004)
Bembidion quadrimaculatum (L.)	Клопы-щитники (Pentatomidae) (Клечковский, 1975), черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Chiverton, 1986, 1987), свекловичная, или бобовая тля *Aphis fabae* Scop. (Dunning et al., 1975), яблонная тля *Aphis pomi* DeGeer (Halley, Allen, 1990), колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Сорокин, 1977), клубеньковые долгоносики из рода *Sitona* (Мармулева, 2004), проволочники (Elateridae) (Григорьева, 1951б), капустная совка *Mamestra brassicae* L. (Нужных, 2004), яблонная плодожорка *Cydia pomonella* L. (Halley, Allen, 1988), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Hughes, 1959; Гусева, 1988в), луковая муха *Delia antiqua* Meig. (Нужных, 2004).
Stomis pumicatus (Pz.)	Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Коваль, 1999)

Poecilus cupreus (L.)	Пшеничный трипс *Haplothrips tritici* Kurd. (Комаров, Соболева-Докучаева, 1982), капустная моль *Plutella maculipennis* Curt. (Адашкевич, 1972а, 1983; Нужных, 2004), капустная совка *Mamestra brassicae* L. (Агарков, 1974; Нужных, 2004), репная белянка *Pieris rapae* L. и капустная белянка *P. brassicae* L. (Нужных, 2004), клубеньковые долгоносики (*Sitona*) (Блинова, 1980; Мершалова, 1981), проволочники (Elateridae) (Соболева-Докучаева, 1975а; Мершалова, 1981; Берим, Новиков, 1983), колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Scherney, 1959b; Сорокин, 1977; Коваль, 1999), пьявица *Oulema melanopus* L. (Malschi, Mustea, 1995), малинный цветоед *Anthonomus rubi* Hrbst. (Исаичев, 1970), серый свекловичный долгоносик *Tanymecus palliatus* F. (Берим, Новиков, 1983), рапсовый цветоед *Meligethes* sp. (Ground-dwelling …, 2009), вредная черепашка *Eurygaster integriceps* Put. (Титова, Куперштейн, 1976), гороховая тля *Acyrthosiphon pisum* Harris (Адашкевич, Кузин, 1973; Amexia, Kindlmann, 2008), большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. (Malschi, Mustea, 1995), черемухово-злаковая тля *Ropalosiphum padi* L. (Chiverton, 1987, 1988; Asin, Pons, 1998), розанно-злаковая тля *Metopolophium dirhodum* Walk. (Prey selection ..., 2000), зимняя пяденица *Operophtera brumata* L. (Frank, 1967), озимая совка *Agrotis segetum* Den. et Schiff. (Берим, Новиков, 1983), северная свекловичная муха *Pegomya betae* Curt. (Берим, Новиков, 1983); весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Гусева, 1988в; Finch, 1996)
Poecilus versicolor (Sturm)	Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Коваль, 1999), малинный цветоед *Anthonomus rubi* Hrbst. (Исаичев, 1970)
Pterostichus melanarius (Ill.)	Слизни (Mollusca) (Spatial dynamics ..., 2000), гороховая тля *Acyrthosiphon pisum* Harris (Адашкевич, Кузин,

	1973), злаковые тли (Sunderland, Vickerman, 1980; Hance, Renier, 1987; Janssen, De Clercq, 1988), большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F., капустная тля *Brevicoryne brassicae* L., черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Chiverton, 1984, 1987; Scheller, 1984b; Andersen, 1992; Kielty et al., 1999), свекловичная, или бобовая тля *Aphis fabae* Scop. (Dunning et al., 1975), капустная совка *Mamestra brassicae* L. (Prey selection ..., 1996; Johansen, 1997; Нужных, 2004), капустная моль *Plutella maculipennis* Curt., репная белянка *Pieris rapae* L. и капустная белянка *P. brassicae* L. (Нужных, 2004), рапсовый пилильщик *Athalia colibri* Chr. (Scherney, 1959b; Нужных, 2004), яблонная плодожорка *Laspeyresia pomonella* L. (Эйдельберг, 1989), малинный жук *Byturus tomentosus* DeGeer (Arus et al., 2012), малинный долгоносик *Anthonomus rubi* Hrbst. (Исаичев, 1972), жуки-щелкуны (Elateridae) (Соболева-Докучаева, 1972), малинный цветоед *Anthonomus rubi* Hrbst. (Исаичев, 1970), колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Scherney, 1959b; Сорокин, 1977; Коваль, 1999), гречишный листоед *Gastrophysa polygoni* L. (Sotherton, 1982); луковая муха *Delia antiqua* Meig. (Menalled et al., 1999), летняя капустная муха *Delia floralis* Fall. (Carabidae and Staphylinidae ..., 1983), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Coaker, 1963; Гусева, 1988в; Гусева, Коваль, 2010а), пшеничный комарик *Contarinia tritici* (Kirby) (Basedow, 1973)
Pterostichus niger (Schall.)	Слизни (Mollusca) (Sunderland, 2002), жуки-щелкуны (Elateridae) (Соболева-Докучаева, 1975а), малинный жук *Byturus tomentosus* DeGeer (Arus et al., 2012), злаковые тли (Hance, Renier, 1987), черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Chiverton, 1987)
Pterostichus nigrita (Pk.)	Слизни (Mollusca) (Sunderland, 2002), колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Коваль, 1999)

Pterostichus oblongopunctatus (F.)	Слизни (Mollusca), жуки-щелкуны (Elateridae) (Сергеева, Грюнталь, 1990)
Pterostichus strenuus (Pz.)	Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Коваль, 1999)
Pterostichus vernalis (Pz.)	Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Коваль, 1999), черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Гусева, 2011)
Platynus assimilis (Pk.)	Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Коваль, 1999), короеды (Scolytidae) (Никитский, 1980)
Anchomenus dorsalis (Pont.)	Рапсовый цветоед *Meligethes* sp. (Ground-dwelling …, 2009), гороховая тля *Acyrthosiphon pisum* Harris (Адашкевич, Кузин, 1973), злаковые тли (Aphididae) (Edwards et al., 1979; Sunderland, Vickerman, 1980; Griffits et al., 1985; Hance, Renier, 1987; Janssen, De Clercq, 1988; Basedow, 1989), черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Scheller, 1984b; Chiverton, 1987; Andersen, 1992), большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. (Sopp, Wratten, 1986), капустная совка *Mamestra brassicae* L. (Prey selection ..., 1996), шведская муха *Oscinella frit* L. (Jones, 1965, 1969), озимая муха *Delia coarctata* Fall. (Jones, 1975), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Coaker, Williams, 1963), пшеничный комарик *Contarinia tritici* (Kirby) (Basedow, 1973)
Agonum muelleri (Hbst.)	Жуки-щелкуны (Elateridae) (Fox et al., 1956), злаковые тли (Aphididae) (Sunderland, 2002), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Гусева, 1988в)
Synuchus vivalis (Ill.)	Злаковые тли (Aphididae) (Sunderland, Vickerman, 1980), черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Chiverton, 1987)
Calathus melanocephalus (L.)	Капустная моль *Plutella maculipennis* Curt. (Адашкевич, 1972а, 1983), колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Сорокин, 1977; Коваль, 1999), проволочники

	(Elateridae) (Соболева-Докучаева, 1975а; Писаренко, Выгонная, 1979), гороховая тля *Acyrthosiphon pisum* Harris (Адашкевич, Кузин, 1973), черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Chiverton, 1987; Bilde, Toft, 1999), большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. и розанно-злаковая тля *Metopolophium dirhodum* Walk. (Bilde, Toft, 1999)
Amara aenea (DeGeer)	Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Коваль, 1999), гороховая тля *Acyrthosiphon pisum* Harris (Адашкевич, Кузин, 1973), яблонная тля *Aphis pomi* Degeer (Halley, Allen, 1990), злаковые тли (Aphididae) (Sunderland, Vickerman, 1980), большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. (Sopp, Wratten, 1986), яблонная плодожорка *Cydia pomonella* L. (Halley, Allen, 1988)
Amara aulica (Pz.)	Весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Гусева, 1988в), колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Коваль, 1999)
Amara apricaria (Pk.)	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Andersen, 1992), летняя капустная муха *Delia floralis* Fall. (Carabidae and Staphylinidae ..., 1983)
Amara bifrons (Gyll.)	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Andersen, 1992)
Amara familiaris (Duft.)	Злаковые тли (Aphididae) (Sunderland, 1975; Sunderland, Vickerman, 1980), яблонная тля *Aphis pomi* DeGeer (Halley, Allen, 1990), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Coaker, Williams, 1963; Гусева, 1988в)
Amara fulva (O.F. Müll.)	Весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Гусева, 1988в)
Amara ingenua (Duft.)	Гороховая тля *Acyrthosiphon pisum* Harris (Адашкевич, Кузин, 1973)
Amara plebeja (Gyll.)	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Andersen, 1992), злаковые тли (Aphididae) (Sunderland,

	Vickerman, 1980; Bryan, Wratten, 1984)
Amara similata (Gyll.)	Слизни (Mollusca) (Sunderland, 2002), черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. и розанно-злаковая тля *Metopolophium dirhodum* Walk. (Jørgensen, Toft, 1997), колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Коваль, 1999), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Гусева, 1988в)
Acupalpus meridianus (L.)	Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Коваль, 1999), гороховая тля *Acyrthosiphon pisum* Harris (Адашкевич, Кузин, 1973), черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Гусева, 2011)
Anisodactylus binotatus (F.)	Капустная совка *Mamestra brassicae* L. (Агарков, 1974), колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Коваль, 1999)
Harpalus affinis (Schrnk.)	Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Сорокин, 1977), злаковые тли (Sunderland, Vickerman, 1980), черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Chiverton, 1987), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Гусева, 1988в)
Harpalus distinguendus (Duft.)	Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Сорокин, 1977), гороховая тля *Acyrthosiphon pisum* Harris (Адашкевич, Кузин, 1973)
Harpalus latus (L.)	Слизни (Mollusca) (Sunderland, 2002)
Harpalus rubripes (Duft.)	Гороховая тля *Acyrthosiphon pisum* Harris (Адашкевич, Кузин, 1973)
Harpalus rufipes (DeGeer)	Слизни (Mollusca) (Sunderland, 2002), пшеничный трипс *Haplothrips tritici* Kurd. (Комаров, Соболева-Докучаева, 1982), клопы-щитники (Pentatomidae) (Клечковский, 1975), капустная совка *Mamestra brassicae* L. (Агарков, 1974; Prey selection ..., 1996; Нужных, 2004), капустная моль *Plutella maculipennis* Curt. (Нужных, 2004), репная белянка *Pieris rapae* L. (Dempster, 1968; Нужных, 2004),

	капустная белянка *Pieris brassicae* L. (Нужных, 2004), яблонная плодожорка *Laspeyresia pomonella* L. (Эйдельберг, 1989), рапсовый пилильщик *Athalia colibri* Chr. (Нужных, 2004); жуки-щелкуны (Elateridae) (Шуровенков, 1972; Соболева-Докучаева, 1977; Мершалова, 1981; Нужных, 2004), малинный жук *Byturus tomentosus* DeGeer (Arus et al., 2012), малинный цветоед *Anthonomus rubi* Hrbst. (Исаичев, 1970), клубеньковые долгоносики (*Sitona*) (Лукина, 1976; Мершалова, 1981), колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Сорокин, 1977; Коваль, 1999; Китаев, 2013), гороховая тля *Acyrthosiphon pisum* Harris (Адашкевич, Кузин, 1973; Мершалова, 1981), злаковые тли (Aphididae) (Edwards et al., 1979; Tuphen, Yeomas, 1980; Hance, Renier, 1987), черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Chiverton, 1987), большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. (Sopp, Wratten, 1986), свекловичная тля *Aphis fabae* Scopoli (Dunning, 1975), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Coaker, Williams, 1963; Гусева, 1988в; Нужных, 2004), шведская муха *Oscinella frit* L. (Jones, 1969)
Chlaenius nigricornis (F.)	Слизни (Mollusca) (Гринфельд, 1948), колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Коваль, 1999)
Lebia spp.	Тли (Aphididae) (Крыжановский, 1983, 1984)
Dromius fenestratus (F.)	Короеды (Scolytidae) (Никитский, 1980)
Philorhizus sigma (Rossi)	Короеды (Scolytidae) (Никитский, 1980)
Microlestes minutulus (Gz.)	Клопы-щитники (Pentatomidae) (Клечковский, 1975), колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Сорокин, 1977), клубеньковые долгоносики из рода *Sitona* (Мармулева, 2004), гороховая тля *Acyrthosiphon pisum* Harris (Адашкевич, Кузин, 1973)

Таблица 2. – Стафилиниды как энтомофаги вредителей сельскохозяйственных культур Северо-Запада России (по литературным данным)

Вид стафилинида	Вредитель, источник информации
Gyrohypnus punctulatus Pk.	Зимняя пяденица *Operophthera brumata* L. (Frank, 1967)
Othius punctulatus (Gz.)	Зимняя пяденица *Operophthera brumata* L. (East, 1974)
Philonthus atratus (Grav.)	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Andersen, 1992)
Philonthus cognatus Steph.	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L., большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. (Sopp, Wratten, 1986; Sopp et al., 1987), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Coaker, Williams, 1963)
Philonthus decorus (Grav.)	Зимняя пяденица *Operophthera brumata* L. (Frank, 1967)
Philonthus succicola C.G. Thoms.	Весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Coaker, Williams, 1963)
Staphylinus caesareus Ced.	Проволочники (Elateridae) (Потоцкая, 1967)
Quedius fuliginosus (Grav.)	Зимняя пяденица *Operophthera brumata* L. (Frank, 1967)
Tachinus rufipes (L.)	Большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. (Sopp, Wratten, 1986)
Tachyporus sp.	Шведская муха *Oscinella frit* L. (Jones, 1969)
Tachyporus hypnorum (F.)	Злаковые тли (Aphididae) (Sunderland, Vickerman, 1980; Vickerman et al., 1988), черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L., большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. (Sopp, Wratten, 1986; Sopp et al., 1987; Kyneb, Toft, 2004), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Coaker, Williams, 1963)

Tachyporus chrysomelinus (L.)	Злаковые тли (Aphididae) (Sunderland, 1975; Sunderland, Vickerman, 1980; Vickerman et al., 1988), черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Sopp et al., 1987; Andersen, 1992), большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. (Sopp, Wratten, 1986)
Anotylus rugosus F.	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Andersen, 1992), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Coaker, Williams, 1963), шведская муха *Oscinella frit* L. (Jones, 1969)
Stenus similis (Hbst.)	Большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. (A study ..., 1987)
Aloconota gregaria Er.	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Andersen, 1992; Гусева, 2011), весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché и летняя капустная муха *Delia floralis* Fall. (Гусева, 1988в)
Aleochara bilineata Gyll.	Весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Hughes, 1959, 1960; Coaker, Williams, 1963; Разумов, 1970; Сторожков, 1975; Jonasson et al., 1995, Life history ..., 2000), летняя капустная муха *Delia floralis* Fall. (Прокофьева, 1982; Jonasson et al., 1995), луковая муха (*Delia antiqua* Meig.) (Страдзиня, 1964), ростковая муха (*Delia radicum* Meig.) (Jonasson et al., 1995), свекловичная муха (*Pegomyia hyoscyami* Pz.) (Страдзиня, 1966)
Aleochara bipustulata (L.)	Весенняя капустная муха *Delia brassicae* Bouché (Hughes, 1959, 1960; Coaker, Williams, 1963; Гусева, 1988в; Life history ..., 2000), летняя капустная муха *Delia floralis* Fall. (Гусева, 1988в)
Aleochara curtula (Gz.)	Проволочники (Elateridae) (Потоцкая, 1967)

Таблица 3. – Пауки как энтомофаги вредителей сельскохозяйственных культур Северо-Запада России (по литературным данным)

Вид паука	Вредитель, источник информации
Erigone dentipalpis Wider	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Chiverton, 1987; Sopp, 1987), большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. (Воронин и др., 1986; Sopp, 1987)
Oedothorax apicatus Blackw.	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Chiverton, 1987; Sopp, 1987; Bilde, Toft, 1997), большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. (Воронин и др., 1986; Sopp, 1987)
Oedothorax retusus (West.)	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L., большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. (Sopp, 1987)
Pachygnatha degeeri Sund.	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Sopp, 1987; Madsen et al., 2004), большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. (Sopp, 1987)
Pardosa agrestis (West.)	Большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. (Воронин и др., 1986; Nyffeler, 1988), черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Nyffeler, 1988; Mansour, Heimbach, 1993; Harwood et al., 2005), розанно-злаковая тля *Metopolophium dirhodum* Walk. (Nyffeler, 1988)
Pardosa amentata (Clerck)	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Nyffeler, 1988; Toft, 1995), большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. и розанно-злаковая тля *Metopolophium dirhodum* Walk. (Nyffeler, 1988)
Pardosa lugubris (Walck.)	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Oelbermann, Scheu, 2002)
Pardosa palustris L.	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L. (Chiverton, 1987; Nyffeler, 1988), большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. и розанно-злаковая тля *Metopolophium dirhodum* Walk. (Nyffeler, 1988)
Pardosa prativaga (C. Koch)	Черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* L (Toft, 1995; Madsen et al., 2004), большая злаковая тля

	Macrosiphum avenae F. и розанно-злаковая тля *Metopolophium dirhodum* Walk. (Toft, Nielsen, 1997; Toft, 2000)
Pardosa pullata (Clerck)	Злаковые тли – *Rhopalosiphum padi*, *Macrosiphum avenae* и *Metopolophium dirhodum* (A study ..., 1987)
Xysticus kochi Thor.	Колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Сорокин, 1977); большая злаковая тля *Macrosiphum avenae* F. (Воронин и др., 1986)

Таким образом, значительное количество информации к настоящему времени накоплено только относительно питания наиболее массовых и широко распространенных видов жужелиц, как то: *Poecilus cupreus* L., *Pterostichus melanarius* Ill. и *Harpalus rufipes* DeGeer. По питанию большинства других видов карабид получены только фрагментарные сведения, связанные с наблюдениями, проведенными в лабораторных условиях с предоставлением какого-то отдельного вида корма или являющиеся результатами серологического анализа (таблица 1).

Конкретных данных о питании отдельных видов стафилинид и пауков определенными вредителями сельскохозяйственных культур в настоящее время получено еще меньше (таблицы 2 и 3). Это связано прежде всего со сложностью определения видовой принадлежности этих энтомофагов.

Суточная прожорливость (по массе уничтоженных жертв) отдельных видов жужелиц и стафилинид варьировала от 2.5 % до 45.6 % от средней массы тела хищника (Sopp, Wratten, 1986). При этом самые низкие показатели были отмечены для крупных жужелиц, а самые высокие – для мелких стафилинид. Относительно пауков известно, что они убивают намного больше жертв, чем способны съесть (Sunderland, Samu, 2000).

Среди стафилинид наиболее изученным видом является *Aleochara bilineata* Gyll. Этот вид привлекал внимание исследователей тем, что личинки хищника паразатируют в пупариях, а жуки уничтожают яйца и личинок весенней *Delia brassicae* и летней *D. floralis* капустных мух (Fuldner,

1960; Макаренко, 1969; Sundby, Taksdal, 1969; Адашкевич, 1970, 1972б, 1983; Разумов, 1970; Адашкевич, Перекрест, 1977; и др.). Имаго алеохары очень плодовиты и отличаются большой продолжительностью жизни. В лабораторных условиях самки откладывали около 500 яиц, а некоторые – свыше 1000 яиц, при этом продолжительность жизни этих жуков достигала 185 дней (Адашкевич, 1970). В полевых условиях в Молдавии в июне–июле заселенность пупариев капустных мух алеохарой достигала 70 % (Адашкевич, 1970). В Ивановской области максимальная заселенность пупариев капустных мух алеохарой составляла 25 % (Ветрова, 1971). В Ленинградской области заселенность пупариев весенней капустной мухи паразитами достигала 56.6 %, а заселенность алеохарой – 10.6 % (Макаренко, 1969). В Московской области заселенность пупариев весенней капустной мухи стафилинами *A. bilineata* составляла 21–24% (Овчинникова и др., 1976). В Норвегии доля заселенных пупариев весенней капустной мухи составляла 12.6 %, а летней капустной мухи – 11.9 % (Sundby, Taksdal, 1969). В Польше стафилин *A. bilineata* сокращал популяцию весенней капустной мухи на 19 % (Szwejda, 1974).

Заселенность пупариев капустных мух алеохарой увеличивается при высадке капусты по капусте (Сторожков, 1974) и зависит от сортовых особенностей этих кормовых растений (Сторожков, 1974; Машек, Сторожков, 1978; Асякин, 1979, 1983).

Для увеличения эффективности алеохары проводились работы по изучению возможностей ее массового размножения и выпусков (Адашкевич, 1970; Сторожков, 1975; Яхья, Дядечко, 1980; Бакасова, 1984; и др.). В опытах по выпуску алеохары на посевах редиса из расчета 15–20 тыс. жуков на 1 га в период массовой откладки яиц весенней капустной мухой I поколения поврежденность корнеплодов личинками вредителя снизилась в 3–3.2 раза, при этом урожай редиса увеличился на 30.6–35.6 % по сравнению с контролем. При выпуске 20 тыс. жуков на 1 га против летней и второго поколения весенней капустных мух поврежденность корнеплодов снизилась

в 6.3 раза, а урожай увеличился на 63.3 % (Сторожков, 1975). Двукратный выпуск по 20 тыс. жуков на 1 га увеличил смертность куколок весенней капустной мухи в 2.4 раза (Яхья, Дядечко, 1980). Однако известно, что имаго алеохары поедают главным образом личинок капустных мух (Nawrocka, 1984). Серологический анализ показал, что в полевых условиях яйцами капустных мух питаются только 2.5–2.6 % представителей рода *Aleochara* (Coaker, Williams, 1963). В таком случае выпуск алеохары должен оказывать воздействие главным образом на динамику численности капустных мух, а не на их вредоносность, так как изменяет выживаемость вредителей уже в период повреждения растений. Это подтверждается опытами М. Яхья и Н.П. Дядечко (1980), которые не выявили снижения вредоносности личинок в результате двукратного выпуска алеохары.

В последующие годы проводилось изучение возможности применения в борьбе с весенней капустной мухой и другого вида из рода *Aleochara* – *A. bipustulata* (L.). Однако в результате этих исследований было признано целесообразным использовать потенциал природных популяций данного энтомофага (Life history ..., 2000).

Наряду с видами из рода *Aleochara* внимание исследователей привлекали и другие виды стафилинид и жужелиц, уничтожающие яйца, личинок и куколок капустных мух. Исследования показали, что на полях капусты на площадках, изолированных от жужелиц и стафилинид с помощью пластиковых барьеров, смертность яиц весенней капустной мухи сокращалась на 30–50 % (El Titi, 1977,1979). В условиях Великобритании жужелицы из родов *Bembidion* и *Trechus* уничтожали до 90 % яиц весенней капустной мухи (Hughes, 1959). В Канаде хищные жуки, среди которых преобладали жужелицы *Bembidion quadrimaculatum*, уничтожали 75–88 % яиц, отложенных весенней капустной мухой (Wishart et al., 1956).

Была проведена большая серия работ по изучению воздействия жужелиц, стафилинид и пауков на динамику численности комплекса злаковых тлей (главным образом *Rhopalosiphum padi* L. и *Macrosiphum*

avenae F.). Так, в Англии на площадках площадью 100 м^2, изолированных натянутыми на деревянные колышки полиэтиленовыми барьерами высотой 60 см, углубленных в почву на 15 см, с помощью почвенных ловушек и обработок инсектицидами создавалась различная плотность хищников-полифагов (Carabidae, Staphylinidae, Dermaptera, Aranei, Acari). В результате этих работ была установлена отрицательная корреляционная зависимость между обилием жужелиц и плотностью злаковых тлей (r = –0.97), причем двукратное снижение численности тлей соответствовало приблизительно десятикратному увеличению динамической плотности карабид (Sunderland et al., 1980).

Опыты с изолированными от хищников-полифагов (Carabidae, Staphylinidae и Araneae) площадками на полях ярового ячменя, проведенные в Швеции, показали, что в период нарастания численности тлей, эти хищники в различные годы снижают численность *Rhopalosiphum padi* в 2–6 раз (Chiverton, 1986). При этом ежегодно существенная отрицательная корреляционная связь наблюдалась между численностью особей жужелицы *Bembidion quadrimaculatum* и максимальной численностью тлей, а в отдельные годы – между численностью *B. lampros,* стафилинид, кокцинеллиды *Coccinella septempunctata* L. и численностью тлей.

В Германии изучение роли хищников-полифагов в снижении численности комплекса злаковых тлей (*Rhopalosiphum padi, Macrosiphum avenae и Metopolophium dirhodum*) проводилось по поле пшеницы площадью 60 га, разделенном на три участка, отличающиеся объемом применения инсектицидов (Basedow, 1989). В течение 5 лет на этих участках проводились обработки, а на следующий год – учеты численности членистоногих с помощью почвенных ловушек и подсчеты количества насекомых на модельных растениях (таблица 4). В отличие от специализированных энтомофагов, встречавшихся чаще на участках поля с высокой численностью злаковых тлей, хищники-полифаги, особенно жужелицы, предпочитали участок поля, на котором не проводились обработки инсектицидами. В

результате именно на этом участке наблюдалась самая низкая плотность тлей, что свидетельствует о высокой эффективности комплекса жужелиц и стафилинид. В то же время на участках, где проводились обработки инсектицидами в предыдущие годы, и наблюдалась пониженная плотность напочвенных хищных жуков, для сохранения урожая потребовались бы обработки и в дальнейшем (Basedow, 1989). На указанных участках уменьшение динамической плотности жужелиц на 30–40 % приводило к увеличению в 5–6 раз плотности тлей, что значительно превышало показатели, полученные в Англии (Sunderland et al., 1980).

В других источниках имеются сведения о важной роли на полях озимых зерновых культур в Германии и других членистоногих, например, пауков. Так, эти хищники снижали там на 34–58 % плотность популяции тли *Rhopalosiphum padi* (Mansour, Heimbach, 1993).

Различия в полученных результатах могут быть связаны с особенностями видового состава, структуры доминирования и численности хищных членистоногих, методическими особенностями проведения работ в различных странах, а также погодно-климатических условиями.

Таблица 4. – Относительное обилие (в %) напочвенных хищников и злаковых тлей на участках пшеницы в Германии без применения пестицидов в год проведения наблюдений (1986), но с различной «историей обработок инсектицидами» за предыдущий период (по: Basedow, 1989)

Группа членистоногих	1981–1986 – без инсектицидов, контроль	1982 – фозалон, 1983–1985 – пиримикарб, 1 обработка за год	1981–1985 – паратион, 2 обработки за год
Carabidae	100	60	69
Staphylinidae	100	85	75
Aranea	100	93	112
Aphididae	100	487	598

Известно, что увеличение температуры и количества осадков способствует повышению активности хищников, в частности, представителей семейства Carabidae, и увеличению доли их особей,

питавшихся вредителями (Dinther, Mensink, 1971). Увеличение температуры способствует увеличению прожорливости хищников. Так, имаго жужелицы *Bembidion lampros* в лабораторных условиях при температуре 16^0 С уничтожали в среднем за сутки по 3 особи *Rh. padi*, а при температуре 21˚С – 5 особей этих вредителей (Scheller, 1984b). Однако необходимо учитывать, что для каждого вида существует диапазон температур, при котором потребление корма достигает максимальных показателей. Так, жужелицы, среди которых преобладал *Bembidion quadrimaculatum,* большее количество яиц весенней капустной мухи уничтожали при температуре $20–23^0$ С, чем при более высокой и более низкой температурах (Wishart et al., 1956).

Известно также, что на эффективность многоядных напочвенных хищников влияет наличие различных видов корма. Так, эффективность стафилинид из рода *Tachyporus* как энтомофагов злаковых тлей может ограничиваться из-за склонности этих жуков к микофагии (Dennis et al., 1991). Установлено, в частности, что стафилины из рода *Tachyporus* охотно питаются спорами возбудителей мучнистой росы из рода Erysiphe (Dennis et al., 1991).

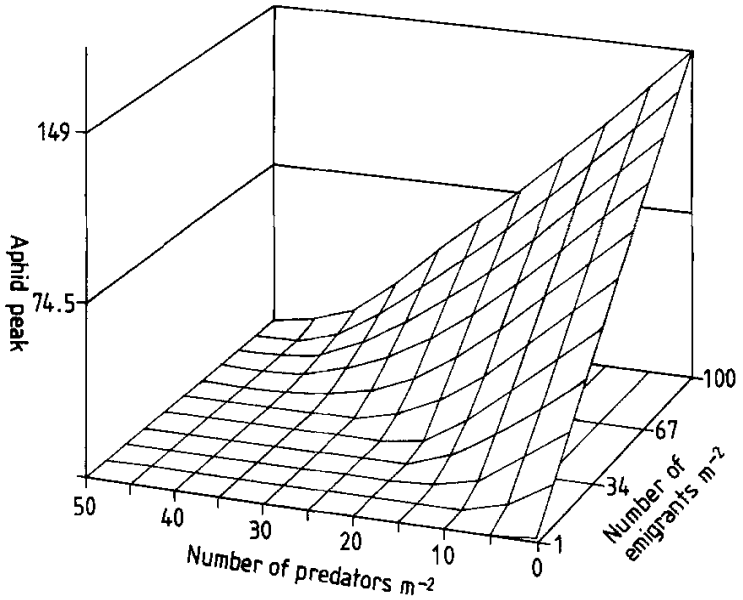

Рисунок 1. – Расчетная численность злаковых тлей (особей на побег) при различной плотности хищников-полифагов и интенсивности заселения тлями. Обозначения: Number of predator m^{-2} – плотность хищников на $м^2$; Aphid peak – максимальная численность тлей; Number of emigrant m^{-2} – плотность тлей-мигрантов на $м^2$ (по: Ekbom et al., 1992).

Эффективность многоядных напочвенных хищников зависит также от плотности популяции жертв того или иного вида. Например, жужелицы *Amara plebeja* Gyll., *A. aenea* DeGeer и *Notiophilus biguttatus* F. питаются злаковыми тлями только при высокой плотности их популяций (Sunderland et al., 1980), а стафилиниды *Tachyporus obtusus* L. и *T. chrysomelinus* L. уничтожают этих вредителей и при низкой плотности популяций последних (Dennis, 1991). В тоже время стафилинид *Philonthus cognatus* Steph. сокращает число злаковых тлей как при низкой, так и при высокой плотности популяций вредителя (Dennis, 1991). Было показано, что жужелица *Anchomenus dorsalis* Pont. являлась более эффективным хищником при низкой плотности злаковых тлей (Scheller, 1984b).

Сложность определения роли хищных членистоногих в полевых условиях связана с одновременным воздействием многих факторов смертности. Использование имитационных моделей позволяет оценивать изменение динамики популяций вредителей под воздействием отдельных групп хищников. Так, расчеты, проведенные с помощью имитационной модели, показали, что жужелицы *Bembidion lampros* и *Poecilus cupreus* при высокой плотности (более 30 особей на 1 м^2) способны предотвратить вспышку численности тли *Rh. padi* даже при высокой интенсивности заселения посевов тлями-мигрантами (до 100 особей на 1 м^2) – рисунок 1 (Ekbom et al., 1992). Исследование влияния жужелиц на популяцию большой злаковой тли *M. avenae* с помощью имитационной модели показало, что при исключении воздействия этих хищников прогнозируемая плотность популяции тли быстро достигала значений, соответствующих экономическому порогу вредоносности (Winder et al., 1998).

Существенное воздействие на выживаемость многих вредителей, в том числе и злаковых тлей, оказывают также пауки (таблица 3). Так, смертность тли *Macrosiphum avenae* F. (= *Sitobion avenae* F.) в результате питания пауков-линифиид достигает 31 особи на 1 м^2 за сутки (Sunderland et al., 1986).

Необходимо учитывать, что различные виды напочвенных хищных членистоногих оказывают комплексное воздействие на снижение численности вредителей. Известно, что эффективный биологический контроль численности вредителей не может быть осуществлен до тех пор, пока не будет восстановлен весь комплекс энтомофагов (Myers, 1989). При этом комбинация двух или более факторов смертности может иметь ограничивающее действие, которое эти факторы не могут иметь по отдельности (Solomon, 1949).

Сложность оценки воздействия комплекса хищников на популяции вредителей заключается также в том, что одни виды хищников могут питаться другими видами хищников (Intraguild predation ..., 2008), снижая тем самым смертность вредных насекомых. Так, установлено, что особи жужелицы *Pterostichus melanarius* охотно питаются особями жужелицы *Bembidion lampros* и стафилинида *Aleochara bilineata*, однако не уничтожают особей жужелицы *B. tetracolum* Say (Prasad, 2004). Было также показано, что эффективность ограничения численности вредителей определяется в том числе и взаимодействием между отдельными видами хищников, которое зависит от размеров хищников и плотности их популяций (Nillson, 2001).

1.3. *Питание напочвенных хищников сапрофагами*

Питание напочвенных многоядных хищников сапрофагами является основой для поддержания потенциала этих энтомофагов при низкой численности вредителей (фитофагов).

Коллемболы (Collembola) являются важнейшей частью кормового рациона для многоядных напочвенных хищников, обитающих в агроэкосистемах (Davies, 1953; Forsythe, 1983; Gravesen, Toft, 1987; Bilde et al., 2000; Toft, 2005 и др.). Весной эти хищники концентрируются на участках с высокой численностью коллембол, коэффициенты корреляции (r) между численностью коллембол и численностью хищников составили для пауков – +0.92, для жужелиц – +0.87, для стафилинид – +0.62 (Gravesen, Toft, 1987).

Коллемболы составляют существенную часть пищевого рациона жужелиц из триб Notiophilini, Nebrini и Loricerini (Davies, 1953; Forsythe, 1983). В частности, *Notiophilus biguttatus* F. и *Loricera pilicornis* F. питаются в основном коллемболами (Sunderland, 1975).

Питаются коллемболами также и особи жужелицы *Bembidion lampros* Hbst. (Davies, 1953; Sunderland, 1975; Bilde et al., 2000). Коллемболы отдельных видов имеют для них различную питательную ценность. Поэтому кормовой рацион влияет на плодовитость этих жужелиц, время развития их личинок и таким образом играет важную роль в формировании сообщества энтомофагов (Bilde et al., 2000).

Питаются коллемболами, также как и почвенными клещами (Acarina), особи жужелицы *Trechus quadristriatus* Schrnk. (Davies, 1953; Forsythe, 1983).

Стафилинид *Stenus similis* (Hbst.) предпочитает питаться коллемболами, однако голодные особи могут убивать и поедать нимф и взрослых особей большой злаковой тли *Macrosiphum avenae* (A study ..., 1987).

При лабораторном содержании ряда видов стафилинид из родов *Lathrobium*, *Paederus* и *Rugilis* в качестве корма успешно были использованы коллемболы из семейства Isotomidae (Schmidt, 1999).

Коллемболы, наряду с двукрылыми и тлями, являются важнейшим компонентом пищевого рациона пауков из рода *Pardosa* (*P. agrestis* Westr., *P. amentata* Clerck и *P. palustris* L.) на полях озимой пшеницы (Nyffeler, Benz, 1988). Для *P. lugubris* Walck. наиболее благоприятным кормом являются коллемболы из рода *Heteromurus* (Entomobryidae) (Oelbermann, Scheu, 2002). Основной пищей пауков *Oedothorax apicatus* Blackw. также являются коллемболы (Exposure ..., 1991).

Отмечено также питание дождевыми червями (Oligochaeta, Lumbricidae) некоторых видов пауков (Nyffeler et al., 2001) и жужелиц (Крыжановский, 1965, 1983; Kabacik-Wasylik, 1971). В частности, для жужелицы *Carabus nemoralis* Müll отмечено преимущественное питание дождевыми червями (Крыжановский, 1983). Однако серологический анализ

показал, что питание массовых видов жужелиц (*Harpalus rufipes, Pterostichus melanarius, Poecilus cupreus* и др.) дождевыми червями в агробиоценозах Нечерноземной зоны носит случайный характер (Соболева-Докучаева, 1975б).

1.4. *Питание напочвенных хищников семенами сорных растений*

Значительное количество информации накоплено относительно питания семенами сорняков различных представителей семейства жужелиц, главным образом представителей трибы Harpalini (Thiele, 1977; Крыжановский, 1983; Martinková et al., 2006; и др.).

Активно питаются семенами сорных растений имаго широко распространенного вида – *Amara aenea* DeGeer. Особи этой жужелицы в условиях Ленинградской области встречались на всех полях зерно-травяно-пропашного севооборота (Гусева и др., 2007). При кормлении жуков этого вида смесью семян различных сорных растений за 48 часов один жук съедал в среднем 5.6 семян мятлика (Poa trivialis L.) из семейства злаков (Gramineae), 4.6 семян мокрицы (Stellaria media L.) из семейства гвоздичных (Caryophyllaceae), 1.8 семян ромашки из рода Matricaria (семейство Compositae – сложноцветные), а также 1.4 семян сорняков других видов (Laboratory studies …, 1999).

Жужелица семенная *Amara similata* Gyll. известна как реальный вредитель семенников культурных растений из семейства крестоцветных (Cruciferae). Жук выгрызает созревающие семена, реже бутоны, завязи и стебли крестоцветных (например, на семенных посадках капусты и турнепса). Наряду с этим *A. similata* может быть полезна уничтожением семян сорных растений из семейства крестоцветных (Крыжановский, 1974).

Amara familiaris Duft. может регулировать размножение сорных крестоцветных, выедая незрелые семена из стручков (Крыжановский, 1983). При переходе на органическое земледелие из-за большого разнообразия сорных растений на полях жужелицы этого вида встречаются чаще (Luka et

al., 2000). Установлено также, что особи *A. familiaris* чаще встречаются на участках с повышенной численностью мокрицы Stellaria media (Saska, 2007).

Известно, что при кормлении имаго жужелицы *Harpalus rufipes* DeGeer смесью семян различных сорных растений за 48 часов один жук уничтожал в среднем 76 семян сорных растений, в том числе: 38.4 семян фиалки полевой (Viola arvensis Murr.) из семейства фиалковых (Violaceae), 13.1 семян мари белой (Chenopodium album L.) из семейства маревых (Chenopodiaceae), 7.5 семян мятлика, 6.0 семян мокрицы, 11.0 семян ромашки (Laboratory studies …, 1999).

Питание семенами очень благоприятно для имаго *H. rufipes.* Самки этого вида откладывают значительно больше яиц при питании смешанной пищей (насекомые и семена), чем при питании только насекомыми (Jørgensen,Toft, 1997).

В меньшей степени семена сорняков могут уничтожать и преимущественно хищные виды жужелиц, например, *Pterostichus melanarius* Ill. Однако количество семян, уничтоженных жужелицами этого вида, уступает аналогичным показателям не только близкого по размерам *H. rufipes*, но и значительно более мелкого, но склонного к фитофагии *A. aenea* (Laboratory studies …, 1999; Tooley, Brust, 2002). Однако более крупные виды жужелиц могут употреблять в пищу большие по размеру семена сорняков (Brust, House, 1988).

Помимо ограничения количества сорняков в почве, способность ряда видов жужелиц включать в пищевой рацион этот вид корма является одним из факторов, обеспечивающих стабильность комплекса хищников в агроэкосистемах.

Таким образом, в любой момент вегетационного периода на каждом поле постоянно обитают жужелицы, стафилины и пауки, которые даже при отсутствии фитофагов и культурных растений способны существовать, питаясь сапрофагами, представителями почвенной микрофауны или другими, подходящими по размеру видами хищников, а многие виды жужелиц активно питаются всегда присутствующими в почве семенами сорняков. Многоядные хищники мало зависят от наличия или отсутствия того или иного вида жертвы, но в то же время способны без задержки переключаться на питание массовыми фитофагами. Это определяет их существенную роль в ограничении численности фитофагов в агроэкосистемах.

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 отдельных районах Новгородской и Псковской областей.

Исследование особенностей комплексов напочвенных хищников проводилось нами в Ленинградской области на полях Тосненской лаборатории Всероссийского НИИ защиты растений – ВИЗР (пос. Ушаки Тосненского р-на), Меньковской опытной станции Агрофизического НИИ – МОС АФИ (д. Меньково Гатчинского р-на) и в г. Пушкин и его окрестностях – на опытном поле ВИЗР, а также на опытных полях Ленинградского сельскохозяйственного института – ЛСХИ (ныне Санкт-Петербургского государственного аграрного университета – СПбГАУ) и Пулковского отделения совхоза «Шушары» (ныне АОЗТ «Шушары») (рисунок 2).

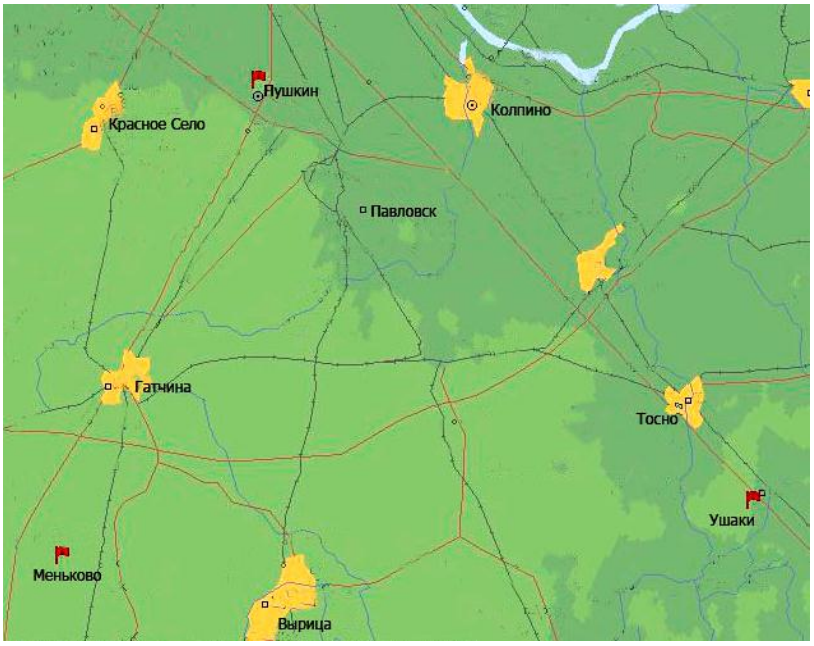

Рисунок 2. – Основные места проведения исследований в Ленинградской области (обозначены флажками).

На обследованных полях в пос. Ушаки почва – дерново-подзолистая среднесуглинистая, в д. Меньково – дерново-подзолистая супесчаная, а в окрестностях г. Пушкин – дерново-подзолистая легкосуглинистая с отдельными участками супесей, причем наибольшая площадь таких участков

отмечена на опытном поле ВИЗР. Почвы на полях Меньковской опытной станции АФИ – хорошо окультуренные, с мощным гумусовым горизонтом со средним содержанием гумуса 3.0–3.4 %, а на полях Тосненской лаборатории ВИЗР – мало окультуренные с небольшим гумусовым горизонтом и содержанием гумуса 0.3–1.3 %. В окрестностях г. Пушкин почвы по этим показателям занимают промежуточное положение.

Учеты проводились с мая по август в различных полевых и садовых агроэкосистемах – на полях озимых и яровых зерновых культур, однолетних и многолетних трав, картофеля и овощных культур, а также в садах и в личных подсобных хозяйствах. Для оценки обилия напочвенных хищников в экспериментальных биотопах использовали почвенные ловушки типа Барбера–Гейдемана (Barber, 1931; Heydemann, 1955, 1956). Почвенные ловушки являются наиболее распространенным методом при изучении комплексов напочвенных хищных жесткокрылых (Scherney, 1959b; Кудрин, 1965; Skuhravý, 1970; Luff, 1975, 2002; Jones, 1976; Edwards et al., 1979; Соболева-Докучаева, Солдатова, 1980; Шиленков, 1982; Грюнталь, 1982, 2008; Purvis, Curry, 1984; Scheller, 1984a; Gravesen, Toft, 1987; Honěk, 1988, 1997; Cárcamo, Spence, 1994; Holland et al., 2002; Сезонная динамика …, 2000, 2002; Коваль, 2009; Макаров, Маталин, 2009; Balog et al., 2009; и др.).

В качестве ловушек использовались стеклянные банки (Heydemann, 1955; Кудрин, 1965; Skuhravý, 1957, 1970; Шарова, 1971а, 1971б; Valike, Tone, 1980; Шиленков, 1982; Карпова, Маталин, 1992) емкостью 0.5 л и диаметром отверстия 72 мм (рисунок 6). По 10 таких ловушек устанавливали (закапывали в почву так, чтобы края находились на уровне почвы) на расстоянии 10 м одна от другой. Установку ловушек проводили после высадки рассады культур, в период появления всходов, а на полях озимых зерновых и многолетних трав – в мае.

В качестве фиксатора использовали 4 %-ный раствор формалина (Skuhravý, 1970; Thiele, 1977; Коваль, 2009), которым заполняли почвенные ловушки на 1/3–1/2 объема. Выборку ловушек проводили 1 раз в 7–10 дней.

При выборке ловушек подсчитывались все членистоногие и число ловушко-суток как произведение числа ловушек на время экспозиции в сутках. Попадание беспозвоночных в ловушки, то есть уловистость последних в расчете на определенное количество ловушко-суток отражает «динамическую плотность» (Balogh, 1958) мезогерпетобия. Полученные по ловушкам данные пересчитывали на единицу уловистости – 10 ловушко-суток (Шарова, 1974). Эту единицу уловистости наиболее часто используют при изучении напочвенных членистоногих.

Учеты методом почвенных ловушек на опытных полях озимых зерновых и клевера ЛСХИ (СПбГАУ), полях капусты и моркови Пулковского отделения совхоза «Шушары» (АОЗТ «Шушары») и совхоза (ныне АОЗТ) «Ленсоветовский» были проведены в период с 1982 по 1986 год, в пос. Ушаки на полях подсолнечника и рапса в 1983-1985 годах и на полях картофеля в 2003-2005 годах, а также в д. Меньково (на полях чистого пара, озимых зерновых, яровых зерновых с подсевом многолетних трав, многолетних трав, вико-овсяной смеси и картофеля) – в период с 2003 по 2011 год. Учеты проводились также на обочинах, заросших разнотравьем и зарослями кустарников.

В период проведения наших наблюдений на обследованных полях были высажены следующие сорта культурных растений: 1982–1987 г. – капуста Подарок, Ладожская 22 и Слава 1305, рапс Sulfinar altex (Канада); 1997–1998 г. – капуста Колобок; 2003 г. – картофель Петербургский и Елизавета, овес Боррус; 2004 г. – ячмень Криничный, картофель Чародей, озимая тритикале Никлап; 2005 г. – картофель Елизавета, озимая рожь Эра, яровая пшеница Иргина; 2006 г. – ячмень Суздалец, озимая рожь Эра, картофель Чародей; 2008 г. – яровая пшеница Инна; 2010 г. – картофель Луговской; 2011 г. – овес Боррус в смеси с яровой викой сорта Немчиновская 72. В садах наблюдения проводились в посадках яблонь различных сортов.

Работы по изучению особенностей распределения напочвенных хищников в агроландшафте проводились главным образом на территории

Меньковской опытной станции Агрофизического НИИ (МОС АФИ) в Гатчинском р-не Ленинградской области. Агроландшафт при этом рассматривается как антропогенный ландшафт, естественная растительность которого на подавляющей территории заменена агроценозами (Реймерс, 1980). Такой подход, когда в качестве модельного агроландшафта рассматривалась территория, включающая поля с различными культурами и прилегающие к ним естественные биотопы, применялся и ранее (Зубков, 1982; Шарова и др., 2009). Учеты проводились на развернутом в пространстве семипольном севообороте и окружающих его участках в период с 2003 по 2008 гг. (рисунки 3 и 4, таблица 5). Данный севооборот представляет собой пример обычной для Северо-Запада ротации культур с опорой на многолетние травы как фактор окультуривания и сохранения плодородия почв (Семенов, 2004). Информация относительно применения средств химизации в севообороте в период проведения наших исследований представлена в таблице 5. Проводились также учеты методом почвенных ловушек на обочинах полей, заросших разнотравьем и кустарником и опушках лесов.

Дополнительные сборы напочвенных хищных членистоногих проводились также в Гатчинском районе Ленинградской области в долинах рек Ижоры (окр. г. Красное Село), Суйды (окр. д. Красницы) и Оредеж (окр. пос. Вырица), в Лужском районе Ленинградской области в долине реки Ящера (окр. пос. Толмачево), а также в Плюсском районе Псковской области и Маловишерском районе Новгородской области.

Обработан коллекционный материал, собранный в агроэкосистемах Ленинградской области: Киришский р-н, сборы Т.Г. Григорьевой (1947–1948 гг.), Тосненский р-н, сборы А.Г. Коваля (1994–1999 гг.), Кировский р-н, сборы Т.Н. Жаворонковой (2008–2012 гг.), Псковской области: Псковский р-н, сборы Ю.Н. Карякиной (2003 г.) и Новгородской области: Чудовский р-н, сборы Н.Л. Жариной (2008–2009 гг.) и Крестецкий р-н, сборы В.К. Гришина (2013 г.).

А. Поле чистого пара.

Б. Поля клевера с тимовеевкой и озимой тритикале.

Рисунок 3. – Поля экспериментального севооборота (Ленинградская обл., Меньково, 2005).

Рисунок 4. – Заросшая кустарником обочина поля яровой пшеницы (Ленинградская обл., Меньково, 2008 г.).

Рисунок 5. – Разбор почвенных проб (Ленинградская обл., Меньково, 2009 г.).

Таблица 5. – Применение средств химизации на полях семипольного зернотравяно-пропашного севооборота

Год	Поле № 7	Поле № 6	Поле № 5	Поле № 4	Поле № 3	Поле № 2	Поле № 1
2004						**Мн. травы 2 г.п.**	
2005	**Картофель,** *сорта Луговской и Елизавета. Удобрение –аммофоска-универсал N12:P15:K15 - 500 кг/га. Механическая борьба с сорняками. Комплексная обработка – 25.07.05.:Браво 2.5 кг+Децис*	**Пар** *Механическая борьба с сорняками.*	**Яр. пшеница,** *сорт Иргина внекорневая подкормка препаратом Дарина (2.3 л/га)*	**Оз. тритикале**	**Мн. травы 1 г.п. – клевер с тимофеевкой**	**Мн. травы 2 г.п. – тимофеевка с клевером**	**Ячмень** *сорт Суздалец. Три уровня азотного питания – N_0; N_{45}; N_{90} кг/га.*
2006	**Ячмень** *сорт Суздалец. Три уровня азотного питания – N_0; N_{45}; N_{90} кг/га.*	**Оз. рожь,** *сорт Эра. Удобрение – аммофоска-универсал N12:P15:K15 – 250 кг/га перед посевом и суперфосфат простой из расчета 10 кг P_2O_5/га при посеве.*	**Пар** *Механическая борьба с сорняками.*	**Ячмень + мн.травы,** *Сорт Суздалец*	**Мн. травы 2 г.п. – тимофеевка с клевером**	**Картофель,** *сорт Наяда и Чародей. Внесено 531 кг/га азофоски N16:P16:K16 в физическом весе 02.05.06. Механическая борьба с*	**Мн. травы 1 г.п. – райграс с подсевом тимофеевки** *Обработка гербицидом Линтур, 180 г/га, по вегетирующим сорнякам. Дата – 04.06.06.*

Рисунок 6. – Почвенная ловушка.

Рисунок 7. – Кольцевая почвенная ловушка.

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 в 2004 г. сидератной смеси (озимая рожь с викой), а в дальнейшем – 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 среднеокультуренном – в 82 и на высокоокультуренном – в 94 балла. Увеличение плодородия способствовало увеличению высоты и биомассы растений, что приводило к изменению освещенности и микроклимата. Так, по нашим данным, на поле вико-овсяной смеси в период наибольшего развития вегетативной массы растений влажность воздуха в приземном слое на слабоокультуренном участке составляла 63.4 %, на среднеокультуренном – 70.2 % и на высокоокультуренном – 75.4 % (измерение относительной влажности воздуха проводилось с помощью полевого аспирационного психрометра МВ–4Н). Кроме того, внесение органических удобрений вызывало уменьшение плотности сложения и увеличение порозности (скважности) почвы.

Проводился также разбор почвенных проб (площадки по 0.25 $м^2$ на глубину до 20 см в 2009 году (рисунок 5) и площадки по 0.1 $м^2$ на глубину от 10 до 30 см за период с 1985 по 1987 гг. и в 1997–1998 гг.). При разборе почвенных проб в 2009 году проводилось также взвешивание собранных на площадке растений (сорных и культурных) для последующего сопоставления

структуры комплекса хищников и плотности отдельных видов этих членистоногих с вегетативной массой растений.

Для изучения членистоногих в растительном ярусе в агроландшафте Меньковской опытной станции использовался также метод кошения энтомологическим сачком – по 50–100 одинарных взмахов на полях озимых, яровых зерновых культур, многолетних и однолетних трав и картофеля, а также на обочинах. Проводился также прямой подсчет членистоногих на модельных растениях. Ручной сбор членистоногих на растениях, в подстилке, под камнями и на поверхности почвы проводился при маршрутных обследованиях.

За весь период исследований всеми методами было собрано более 40 тыс. экземпляров жужелиц, около 15 тыс. экз. стафилинид, около 3 тыс. экз. пауков, а также более 15 тыс. экз. других членистоногих.

По количеству выпадающих осадков основные районы проведения исследований близки между собой (Даринский, 1970; Даринский, Фролов, 2003). Годовое количество осадков (средние многолетние значения) в г. Пушкин – 638 мм, в Тосненском районе (Любань) – 642 мм, в Гатчинском районе (Белогорка) – 647 мм. Средняя годовая температура воздуха также близка – $+3.6^0$ С в в г. Пушкине, а также в Тосненском районе (Любань) и $+3.4^0$ С в Гатчинском районе (Белогорка) (Агрометеорологический бюллетень …, 1980–1992).

За период с 1982 г. по 1993 г. температурные условия были близки к средним многолетним значениям. Однако за период с 1994 г. по 2011 г. значения сумм активных температур за период вегетации (с момента устойчивого перехода средних суточных температур через $+5^0$ С) существенно превышали средние многолетние значения (рисунок 8). Исключение составил только 2000 год, когда сумма активных температур за сезон (по данным метеостанции АФИ) составила 1700^0 С при средних значениях 1751^0 С (рисунок 8). Значения сумм активных температур, представленных на данном рисунке, были подсчитаны нами на основе

данных метеостанции АФИ (д. Меньково Гатчинского р-на Ленинградской обл.) как суммы среднесуточных температур за те дни, когда температура превышала установленный порог.

Для территории Ленинградской области, как и для всей территории Северо-Запада России, характерен неустойчивый климат, при котором наблюдается большая изменчивость сумм активных температур в отдельные годы. Исследования вероятностных характеристик сумм температур показали, что для регионов с неустойчивым климатом отклонение сумм активных температур ($\geq 10^{o}$ С) от нормы более чем на 400^{o} С вероятно в 7 годах из 100 (Синицина и др., 1973). За период проведения наших исследований отмечено 4 таких года (2006, 2009, 2010, 2011), для которых было отмечено превышение средних многолетних САТ более чем на 400 ^{o}С.

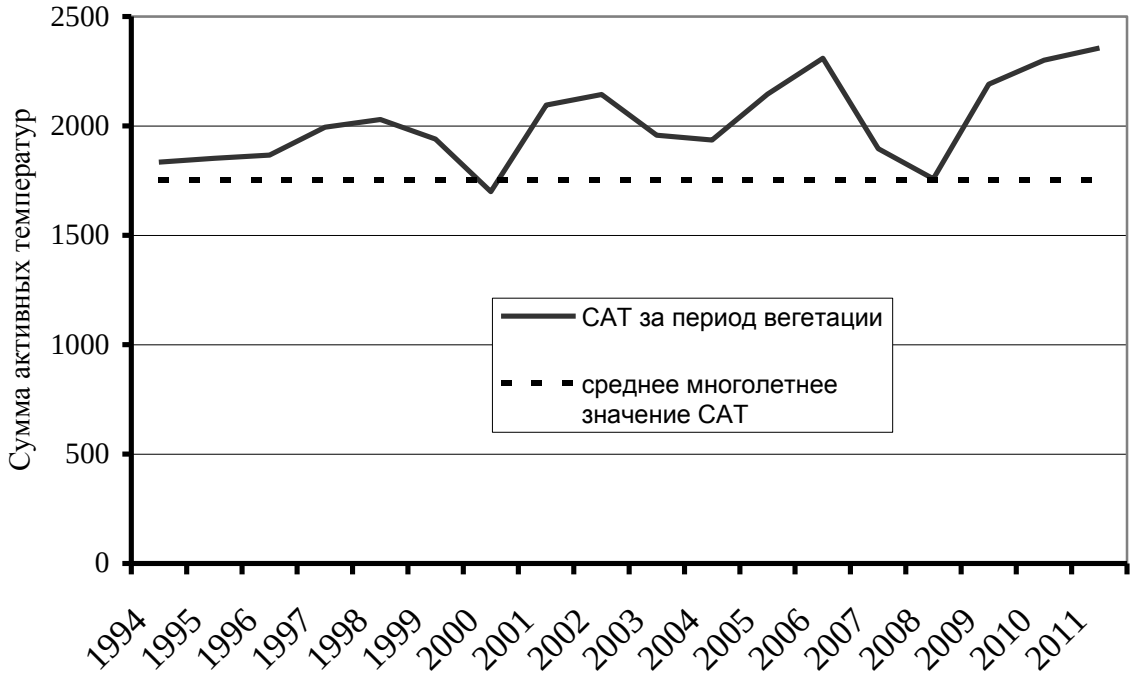

Рисунок 8. – Температурные условия (суммы активных температур) за период с 1994 г. по 2011 г. (на основе данных метеостанции МОС АФИ, Гатчинский район Ленинградской области).

Для определения видового состава жужелиц, уточнения их положения в современной системе семейства Carabidae и экологии были использованы

работы многих исследователей (Крыжановский, 1965, 1983; A checklist of the ground-beetles …, 1995; Hůrka, 1996; A catalogue of the ground-beetles …, 2000; Catalogue of Palaearctic Coleoptera …, 2003). Уточнение определения отдельных видов жужелиц было проведено А.Г. Ковалем и И.А. Белоусовым (Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург), Б.М. Катаевым (Зоологический институт, Санкт-Петербург) и Д.Н. Федоренко (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, Москва). Определение личинок жужелиц проводилось К.В. Макаровым и А.В. Маталиным (Московский государственный педагогический университет, Москва).

Определение видовой принадлежности стафилинид и проверка наших определений указанных жесткокрылых проводилось В.И. Гусаровым (Музей естественной истории Университета Осло – Норвегия). При определении стафилинид и уточнения их положения в системе семейства были использованы следующие работы: Freude et al., 1964, 1974; Киршенблат, 1965; Catalogue of Palaearctic Coleoptera …, 2004; и др.

Название жужелиц и стафилинид дано в соответствии с современнымыми Каталогами палеарктических жесткокрылых (Catalogue of Palaearctic Coleoptera …, 2003, 2004).

Определение пауков эталонных видов (сравнительного материала) было проведено С.В. Овчинниковым (Киргизия, Бишкек) и частично А.В. Громовым (Казахстан, Алма-Ата, ныне – Германия). Названия этих членистоногих приведены в соответствии с современными каталогами (Михайлов, 1997, Platnick, 2009). Определение массового материала пауков проводилось нами с помощью сравнительного материала и определителей (Тыщенко, 1975; Spinnen Mitteleuropas …, 2003).

Информация о нахождении в агроландшафтах каждого из видов заносилась нами в электронную базу данных. При разработке структуры базы данных, реализованной в среде Access, были использованы разработанные ранее методические подходы (Белоусов, Кабак, 2007). В базу данных вносилась информация относительно места сбора материала, биотопа, даты,

числа собранных особей, метода сбора, фамилии сборщика и специалиста, проводившего определение.

Для выделения в составе комплексов напочвенных хищников иерархических групп была использована шкала О. Ренконена (Renkonen, 1938, 1944). По этой шкале вид, относительное обилие которого составило более 5%, являлся доминантом (массовым видом), от 5% до 2% – субдоминантом (инфлюэнтным – влиятельным видом), менее 2% – второстепенным (рецедентным) видом. В нашей работе при некоторых обобщениях для упрощения мы объединяли основные виды жужелиц из групп доминантов и субдоминантов в одну группу – доминирующих видов.

Для экологической характеристики жужелиц по гигропреферендуму использовались материалы многих исследователей-карабидологов (Lindroth, 1985, 1986; Федоренко, 1988; Александрович, 1991; Карпова, Маталин, 1993; Hůrka, 1996; Калюжная и др., 2000), а также наши собственные наблюдения.

При анализе спектров жизненных форм имаго жужелиц за основу была взята система, разработанная И.Х. Шаровой (1974, 1981).

Для сравнения видового состава был использован широко применяемый в экологии и фаунистике коэффициент фаунистического сходства Жаккара. Он показывает долю видов, общих для двух сравниваемых биотопов, и вычисляется путем деления числа общих видов на число видов в объединенном списке (Гиляров, 1965; Чернов, 1975; Песенко, 1982).

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

Анализ видовых списков 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). Если видовой список первого поля

полностью входит в список второго, «включение» будет стопроцентным и описание первого поля является самым «банальным». Сопоставляя меры включения всевозможных попарных сочетаний анализируемых списков, можно выяснить важные закономерности, отражающие взаимоотношения комплексов хищников отдельных полей севооборота и возможности обмена фаунистическими элементами за различные периоды вегетационного сезона.

Для полностью изученных сообществ лучшей мерой видового богатства является количество видов. Однако обычно в распоряжении исследователей имеются данные только по отдельным выборкам, причем по мере увеличения объема выборки увеличивается и количество видов. Поэтому при оценке биоразнообразия приходится опираться на индексы, которые различным образом связывают объем выборки N с количеством видов S (Оценка биоразнообразия …, 2012).

В качестве показателя видового богатства в данной работе был использован популярный в экологических исследованиях индекс Маргалефа Dmg (Dmg = (S-1)/lnN, где S – число выявленных видов, а N – общее число особей всех видов) (Песенко, 1982). Колебания значений индекса Маргалефа при относительно небольших выборках (до нескольких тысяч экземпляров) меньше по сравнению с другими индексами биоразнообразия, однако в связи с зависимостью от объема выборки этот показатель менее удобен для сравнения выборок разного объема (Оценка биоразнообразия …, 2012, 2014). Поэтому были использованые и другие индексы: индекс Шеннона $H = -\sum p_i \log(p_i)$, где p_i – доля особей i-го вида (n_i/N), log – десятичный логарифм, а также показатель концентрации доминирования Симпсона $C = \sum p_i^2$. (Песенко, 1982) и индекс доминирования Бергера–Паркера d = Nmax/N, где Nmax – число особей наиболее массового вида, N – суммарное число особей.

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 в 26 биотопах, для жужелиц матрица содержала данные по обилию 97 видов в 31 биотопе, для пауков матрица включала данные по средней динамической плотности 43 видов в 9 биотопах. Вычисления на основе матриц проводились главным образом в среде языка програмирования R (http://www.r-project.org/) с использованием стандартных и специализированных экологических пакетов vegan и pvclust. Применение функции рарефакции (*rarecurve*()) из пакета *vegan* среды R позволило провести сравнительный анализ видового богатства жужелиц, стафилинид и пауков на различных участках агроландшафтов и построить кривые разрежения. Построение кривых разрежения для оценки биоразнообразия напочвенных хищников проводилось и ранее (Duelli et al., 1999; Оценка биоразнообразия ..., 2014).

Сравнение сборов жужелиц, стафилинид и пауков из различных биотопах 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, при котором в исходную матрицу вносятся случайные возмущения и при этом ветвления проверяются на устойчивость в получаемых кладограммах. Для расчета бутстреп индексов были использованы функции *pvclust*() пакета pvclust языка R.

Вариабельность средних значений уловистости жужелиц, стафилинид и пауков характеризовалась величиной ошибки средней для 0.5 % уровня значимости ($p \leq 0,05$). Статистическая обработка данных проводилась с использованием программ Statistica 7.0 и SPSS 8.0.

Был проведен серологический анализ особей жужелиц, собранных на полях крестоцветных культур вручную и почвенными ловушками без фиксирующей жидкости, на наличие в их желудках белков весенней

капустной мухи (*Delia brassicae* Bouché). Для этого были использованы методики, разработанные ранее (Сергеева, 1970; Соболева-Докучаева, Подоплелов, 1972; Титова, 1974, 1978; Куперштейн, 1974, 1979, 1980; Соболева-Докучаева, 1975а; Титова, Куперштейн, 1976; Сорокин, 1977; и др.).

Для оценки эффективности комплекса хищных жужелиц и стафилинид как энтомофагов капустных мух на полях капусты сортов Подарок и Слава 1305 была использована оригинальная методика – кольцевые почвенные ловушки (рисунок 7). Ловушка представляет собой 3 металлических кольца, обтянутых полиэтиленовой пленкой (Гусева, Коваль, 2000). Наружный диаметр кольца – 20 см. Кольцевая канавка на 1/4 заполнялась 10 % раствором глицерина с мылом для задержания хищников. Кольцевые ловушки закапывались так, чтобы их края находились на уровне почвы. Эта методика позволила сравнить количество яиц капустных мух, оставшихся на почве около стеблей изолированных и неизолированных растений, расположенных в рядках между ловушками. Число уничтоженных хищниками яиц капустных мух определялось как разница между количеством яиц, обнаруженных около стеблей изолированных и неизолированных растений. Количество ловушек в наших опытах составляло от 17 в 1985 г. до 32 в 1986 г. Учеты проводились с интервалом от 1 до 3 суток в течение всего полевого сезона. При этом подсчитывали количество яиц капустных мух и хищников около растения и количество хищников в кольцевых ловушках.

Определение суммарной выживаемости яиц и личинок весенней капустной мухи без доступа хищников при различной плотности популяции вредителя было проведено в 1984 году на капусте сорта Слава 1305. Для этого яйца капустных мух природной популяции, отложенные на растения за 2–3 суток, собирали и помещали под тканевые изоляторы, около корневых шеек модельных растений, в количестве от 1 до 69 на растение. Подсчет

численности личинок на корнях растений и разбор почвы в радиусе 10 см на глубину 20 см проводили через 14–39 суток после внесения яиц.

В полевых условий при исследовании динамики численности одного вида вредителя приходится учитывать многолетнюю динамику численности десятков малоизученных видов энтомофагов на фоне постоянно меняющихся погодных условий и хозяйственной деятельности человека. В то же время изучить многолетние последствия воздействия одного фактора (например, одного вида хищника) в природных условиях можно было бы при стабильности остальных, что крайне сложно даже при лабораторном разведении насекомых. А компьютерные эксперименты с математическими моделями позволяют исследовать как кратковременные, так и долговременные последствия воздействия одного фактора при фиксированных значениях остальных.

Для анализа последствий воздействия многоядных хищников на динамику популяции вредителя было составлено формальное описание жизненной системы весенней капустной мухи (*D. brassicae*) в виде математической 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. При формальном описании динамики численности весенней капустной мухи в виде математической модели были использованы результаты наших полевых исследований, проведенных в совхозе «Шушары» (Гусева, 1988в), а также данные Н.В. Вилимайтыса (Вилимайтыс, 1983).

Растянутый вылет перезимовавших мух приводит к тому, что яйца, отложенные мухами в различные периоды, развиваются в различных условиях. Поэтому при расчетах предполагалось, что яйца, отложенные в течение суток, дают начало условной «субпопуляции». В модели распределение по условным субпопуляциям происходит весной, а при уходе на зимовку популяции синхронизируются.

Число субпопуляций равняется продолжительности периода откладки яиц (в сутках). В данном варианте модели число субпопуляций постоянно и равняется 28 (по среднему числу суток, в течение которых происходит откладка яиц. Для каждого временного шага (в модели принят суточный шаг во времени) и каждой субпопуляции рассчитывается ее численность и фаза развития.

В процессе работы модели происходит расчет изменений значений динамических переменных (состояние популяции вредителя, средняя суточная температура, сумма эффективных температур, численность, фаза развития и смертность вредителя, численность хищников, масса кормового растения и др.) за каждые условные сутки работы модели.

В динамической имитационной модели DELIA рассматриваются 4 фазы развития – яйцо, личинка, куколка, имаго. Продолжительность фазы яйца зависит от температуры. За температурный порог развития яиц принята температура 7.2^{o} C (Finch, Coaker, 1969). Считается, что субпопуляция переходит в фазу личинки, когда сумма активных температур превышает 40^{o} C (Гусева, Вол, 1994). Увеличение средней суточной температуры приводит к уменьшению периода эмбрионального развития, в течение которого капустные мухи наиболее уязвимы, так как лежащие на поверхности почвы яйца этих вредителей могут стать добычей хищных жужелиц и стафилинид.

В процессе работы модели происходит вычисление таких характеристик, как число яиц и личинок различных возрастов на 1 растение, число куколок на 1 растение, доли яиц, личинок, куколок и имаго, погибших под воздействием различных факторов, доля отродившихся самок и их плодовитость, масса куколок, даты начала вылета имаго, откладки яиц, окукливания и потенциального количества яиц, отложенных перезимовавшими мухами. Такая модель позволяет проводить вычисление показателей, связанных с многолетней динамикой численности весенней капустной мухи и оценить долговременные последствия воздействия многоядных хищников на динамику популяции вредителя. При вычислении

этих показателей перед началом работы устанавливались значения входных параметров, например даты высадки рассады, даты проведения обработок инсектицидами и их эффективность по отношению к вредителям и хищникам (продолжительность защитного действия инсектицида в данной версии модели постоянна и равняется 10 суткам). Модель позволяет также проводить вычисления в тех случаях, когда исключена смертность, вызванная тем или иным фактором. Результатами вычислений может являться плотность популяции вредителя в любой день, например к концу периода развития вредителя и ухода на зимовку, через условный год или несколько лет после начала проведения расчетов, после достижения уровня равновесной плотности.

Проверка модели проводилась на основе фактических данных 1978 г., предоставленных О.Н. Букзеевой и В.Р Жаровым (ВИЗР), а также данных, собранных нами в 1989, 1997 и 1998 гг. в совхозе, а ныне АОЗТ «Шушары» и не использованных при составлении уравнений, включенных в модель. В 1997 и 1998 гг. учеты численности капустных мух и энтомофагов проводились совместно с сотрудниками ВИЗР и СПБГАУ с участием студентов-дипломников при поддержке центра «Интеграция» (регистрационный номер проекта 556). Расчеты проводились с подключением фактических температур для каждого конкретного года (по данным метеостанции г. Пушкин) и показали, что расчетные значения численности яиц весенней капустной мухи в значительной степени соответствует фактическим значениям численности яиц в полевых условиях (Гусева, Вол, 1994; Исследование …, 2001). Поэтому модель может быть использована для анализа общих закономерностей функционирования жизненной системы вредителя, а также для изучения роли различных факторов смертности в динамике численности весенней капустной мухи. Данный методический подход может быть использован при изучении роли хищных членистоногих в динамике численности других вредителей.

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. История изучения насекомых этого региона подробно описана в работе В.Д. Иванова и В.А. Кривохатского (1999). Информация о жужелицах и стафилинидах окрестностей Санкт-Петербурга была представлена в работах Р.Р. Остен-Сакена (1858), И.С. Оберта (1874) и В.В. Мазаракия (1901, 1903). Однако агроценозы редко привлекали внимание этих исследователей в связи с малой вероятностью нахождения редких или новых для региона видов.

Всего в агроландшафтах Северо-Запада России на настоящий момент отмечено свыше 1400 видов беспозвоночных, относящихся к 3 типам, 7 классам, 23 отрядам и 184 семействам (Гусева, Коваль, 2011), среди которых в том числе отмечено более 370 видов напочвенных хищных членистоногих. Среди последних подавляющее большинство относится к семействам стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae), жужелиц (Coleoptera, Carabidae) и 13 семействам членистоногих, относящихся к отряду пауков (Arachnida, Aranei). Кроме того, 4 вида из семейства Scydmaenidae (Coleoptera) и 11 видов – семейства Histeridae (Coleoptera). Однако встречаются эти жуки в агроландшафтах редко. Также были отмечены 15 видов муравьев (Hymenoptera, Formicidae) и 2 вида костянок (Chilopoda, Lithobiomorpha), однако высокая численность этих видов была зарегистрирована только за пределами возделываемых земель. Из других напочвенных хищных членистоногих следует упомянуть сенокосцев (Arachnida, Opiliones): 5 видов из семейства Phalangiidae и 1 вид из семейства Nemastomatidae были зарегистрированы в агроландшафтах Северо-Запада России (Коваль, Гусева, 2012). Однако они были многочисленны только во влажных биотопах с густой растительностью, преимущественно в садах и на заросших кустарником обочинах полей. Поэтому в данной работе подробно рассматриваются только жужелицы, стафилиниды и пауки – наиболее

многочисленные и широко распространенные в агроландшафтах напочвенные хищники.

В агроландшафтах Северо-Запада России отмечено 123 вида жужелиц, относящихся к 46 родам. Наибольшее число видов включают следующие роды: *Amara* – 18 видов, *Harpalus* – 9, *Bembidion* – 14, *Pterostichus* – 10, *Carabus* – 6, *Agonum* – 4 (таблица 6). Остальные роды включают от 1 до 3 видов.

Род *Amara* представлен видами со смешанным питанием, предпочитающих открытые участки с невысокой растительностью (Lindroth, 1986). Представители этого рода регулярно взбираются на травянистые растения и питаются на них (Крыжановский, 1983). Большинство видов этого рода в агроценозах различных полевых культур не являются многочисленными. К числу наиболее часто встречающихся в агроландшафтах Северо-Запада России относятся только два вида из этого рода (рисунок 9).

Виды рода *Harpalus*, будучи преимущественно обитателями открытых ландшафтов, являются обычными жужелицами агроценозов (Катаев, 2011). По частоте встречаемости в агроландшафтах Северо-Запада России два представителя этого рода – *Harpalus rufipes* DeGeer и *H. affinis* Schrnk. занимают второе и третье места в списке из 22 видов, которые по обилию составляют более 90 % всех собранных особей жужелиц (рисунок 9).

Большинство представителей рода *Bembidion* являются гигрофилами, связанными с берегами водоемов различного типа и обычно не встречающимися вдали от воды (Крыжановский, 1983). Однако некоторые представители этой преимущественно гигрофильной группы являются мезофилами (Крыжановский, 1983), поэтому они часто встречаются в агроландшафтах (рисунок 9).

Из 10 видов, относящихся к обширному роду *Pterostichus*, к числу наиболее массовых в агроландшафтах Северо-Запада России относится

только один вид – *P. melanarius* Ill. Из рода *Carabus* к числу наиболее часто встречающихся относятся 3 вида, а из рода *Agonum* – 2 (рисунок 9).

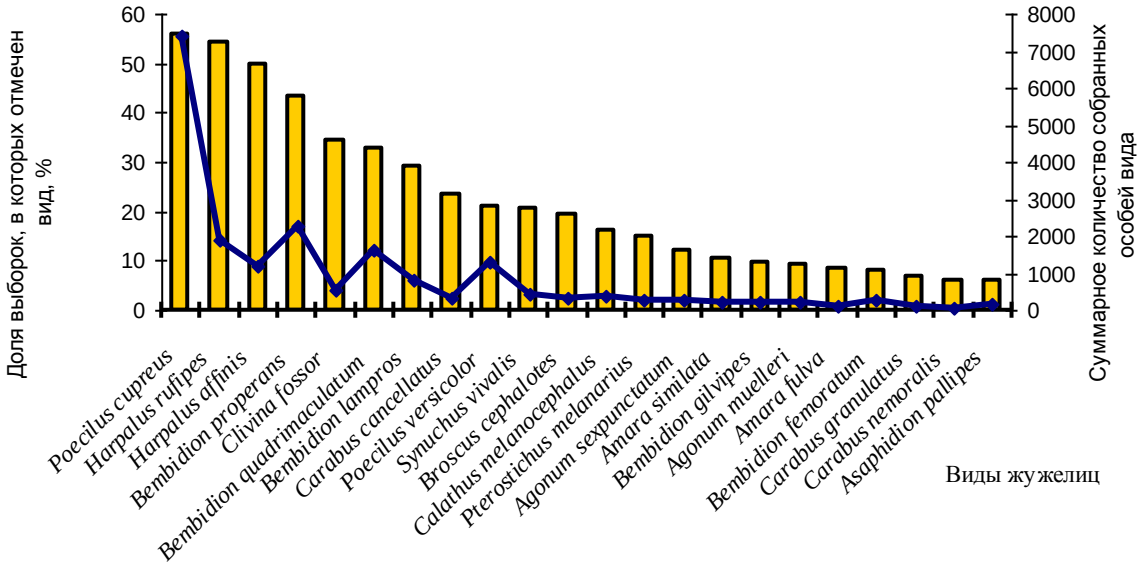

Рисунок 9. – Частота встречаемости массовых видов жужелиц в агроландшафтах Ленинградской области (сборы почвенными ловушками, 2003–2011 гг.).

В таблице 6 представлены виды, собранные в 4 районах Ленинградской области. Информация относительно видов, собранных в других районах Ленинградской области, а также в Новгородской и Псковской областях, представлена в приложении 1 (аннотированный список жужелиц Северо-Запада Росси).

В отдельных районах проведения наших исследований было отмечено от 76 до 80 видов жужелиц (таблица 6). Данные по Киришскому району приведены на основе анализа коллекционного материала, собранного Т.Г. Григорьевой в 1947–1948 годах и хранящегося в лаборатории агробиоценологии ВИЗР. Всего в Киришском районе Ленинградской области был собран 51 вид жужелиц.

Таблица 6. – Видовой состав жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроландшафтах Ленинградской области

Род	Вид	Тоснен-ский р-н	окр. гор. Пушкин	Кириш-ский р-н	Гатчин-ский р-н
1	2	3	4	5	6
Calosoma	*auropunctatum* (Hbst.)	-	-	-	+
Cicindela	*campestris* L.	+	-	-	+
Cicindela	*hybrida* L.	+	-	+	+
Cychrus	*caraboides* (L.)	-	-	-	+
Leistus	*ferrugineus* L.	+	+	-	-
Leistus	*terminatus* Pz.	+	+	-	+
Nebria	*rufescens* Stroem	-	+	-	-
Carabus	*cancellatus* Ill.	+	+	+	+
Carabus	*glabratus*Pk.	-	-	-	+
Carabus	*granulatus* L.	+	+	+	+
Carabus	*hortensis* L.	-	-	-	+
Carabus	*nemoralis* O.F. Müll.	+	+	-	+
Carabus	*nitens* L.	+	-	+	-
Notiophilus	*biguttatus* F.	-	+	-	-
Notiophilus	*palustris* (Duft.)	+	+	-	+
Elaphrus	*riparius* L.	+	+	-	-
Loricera	*pilicornis* (F.)	+	+	-	+
Clivina	*fossor* (L.)	+	+	+	+
Dyschirius	*globosus* (Hbst.)	+	+	+	+
Dyschirius	*nigricornis* (Motsch.)	+	+	-	-
Broscus	*cephalotes* (L.)	+	-	+	+
Blemus	*discus* (F.)	+	+	-	+

Таблица 6 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
Trechus	*rubens* F.	+	-	-	-
Trechus	*quadristriatus* (Schrnk.)	+	+	+	+
Trechus	*secalis* (Pk.)	+	+	+	+
Trechoblemus	*micros* (Hbst.)	-	+	-	-
Asaphidion	*flavipes* (L.)	+	+	+	+
Asaphidion	*pallipes* (Duft.)	+	-	+	+
Bembidion	*bruxellense* Wesm.	+	+	-	-
Bembidion	*femoratum* Sturm	-	+	+	+
Bembidion	*gilvipes* Sturm	+	+	-	+
Bembidion	*guttula* (F.)	+	+	+	+
Bembidion	*lampros* (Hbst.)	+	+	+	+
Bembidion	*properans* (Steph.)	+	+	+	+
Bembidion	*tetracolum* Say	+	+	-	-
Bembidion	*quadrimaculatum* (L.)	+	+	+	+
Patrobus	*atrorufus* (Stroem)	+	+	-	-
Stomis	*pumicatus* (Pz.)	+	+	-	+
Poecilus	*cupreus* (L.)	+	+	+	+
Poecilus	*lepidus* (Leske)	-	-	+	+
Poecilus	*versicolor* (Sturm)	+	+	+	+
Pterostichus	*aethiops* Pz.	+	-	-	-
Pterostichus	*anthracinus* Ill.	+	+	-	-
Pterostichus	*melanarius* (Ill.)	+	+	+	+
Pterostichus	*niger* (Schall.)	+	+	+	+
Pterostichus	*nigrita* (Pk.)	+	-	-	-
Pterostichus	*oblongopunctatus* (F.)	+	+	-	+
Pterostichus	*rhaeticus* Heer	+	-	+	-
Pterostichus	*strenuus* (Pz.)	+	+	+	+

Таблица 6 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
Pterostichus	*vernalis* (Pz.)	+	+	-	+
Platynus	*assimilis* (Pk.)	+	+	+	+
Anchomenus	*dorsalis* (Pont.)	-	+	+	+
Agonum	*fuliginosum* (Pz.)	-	+	-	+
Agonum	*piceum* (L.)	-	+	-	+
Agonum	*duftschmidi* J.Schmidt	+	-	-	-
Agonum	*muelleri* (Hbst.)	+	+	-	+
Agonum	*sexpunctatum* (L.)	+	+	+	+
Agonum	*viridicupreum* Gz.	+	-	-	-
Oxypselaphus	*obscurus* Hbst.	+	+	-	+
Synuchus	*vivalis* (Ill.)	+	+	+	+
Calathus	*erratus* (C.R. Sahlb.)	-	-	+	+
Calathus	*melanocephalus* (L.)	+	+	+	+
Calathus	*micropterus* Duft.	+		-	+
Amara	*aenea* (DeGeer)	+	+	+	+
Amara	*aulica* (Pz.)	+	+	+	+
Amara	*apricaria* (Pk.)	+	+	+	-
Amara	*bifrons* (Gyll.)	-	+	+	+
Amara	*communis* (Pz.)	+	+	-	+
Amara	*consularis* (Duft.)	-	+	+	+
Amara	*convexiuscula* (Marsch.)	-	+	-	-
Amara	*erratica* (Duft.)	-	+	-	-
Amara	*eurynota* (Pz.)	+	+	+	+
Amara	*famelica* Zimm.	+	+	-	-
Amara	*familiaris* (Duft.)	+	+	+	+
Amara	*fulva* (O.F. Müll.)	+	+	+	+
Amara	*ingenua* (Duft.)	+	+	+	-

Таблица 6 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
Amara	*littorea* Thoms.	+	-	-	+
Amara	*majuscula* (Chd.)	+	+	+	+
Amara	*nitida* (Sturm)	-	+	-	+
Amara	*plebeja* (Gyll.)	+	+	+	+
Amara	*similata* (Gyll.)	+	+	+	+
Acupalpus	*exiguus* Dej.	+	-	-	-
Acupalpus	*meridianus* (L.)	+	+	+	+
Acupalpus	*parvulus* (Sturm)	+	+	-	+
Anisodactylus	*binotatus* (F.)	+	+	+	+
Dicheirotri-chus	*rufithorax* C.R. Sahlb.	+	+	-	-
Bradycellus	*caucasicus* (Chd.)	-	-	+	-
Harpalus	*affinis* (Schrnk.)	+	+	+	+
Harpalus	*distinguendus* (Duft.)	-	+	-	-
Harpalus	*laevipes* Zett.	-	-	-	+
Harpalus	*latus* (L.)	+	+	+	+
Harpalus	*luteicornis* Duft.	-	-	+	+
Harpalus	*rubripes* (Duft.)	-	+	+	-
Harpalus	*rufipes* (DeGeer)	+	+	+	+
Harpalus	*smaragdinus* (Duft.)	-	-	-	+
Harpalus	*tardus* (Pz.)	-	+	+	+
Ophonus	*laticollis* Mnnh.	-	+	-	-
Ophonus	*rufibarbis* (F.)	-	+	-	+
Badister	*bullatus* (Schrnk.)	-	+	-	+
Badister	*lacertosus* Sturm	-	-	-	+
Chlaenius	*nigricornis* (F.)	+	+	-	-
Chlaenius	*nitidulus* (Schrnk.)	-	-	-	+

Таблица 6 (окончание)

1	2	3	4	5	6
Chlaenius	*vestitus* (Pk.)	+	-	-	-
Oodes	*helopioides* (F.)	+	-	-	-
Panagaeus	*cruxmajor* L.	-	+	-	-
Lebia	*chlorocephala* (J.J. Hoffm. et al.)	+	+	-	-
Lebia	*cruxminor* (L.)	-	+	-	-
Dromius	*fenestratus* F.	+	+	-	-
Philorhizus	*sigma* (Rossi)	-	+	-	-
Syntomus	*foveatus* Fourc.	+	-	-	-
Syntomus	*truncatellus* L.	-	-	-	+
Microlestes	*minutulus* (Gz.)	+	+	+	+
Cymindis	*macularis* (Mnnh.)	-	+	-	-
Всего видов		77	80	51	76

В агроландшафтах Северо-Запада России отмечено 157 видов стафилинид, из них в Ленинградской области – 153 вида (таблица 7). 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 стафилинид включают от 1 до 4 видов.

Виды из рода *Stenus* приспособлены к охоте на открытых местах, а чрезвычайная плотность покровов этих жуков является надежной защитой от пересыхания (Тихомирова, 1967). Однако большинство видов этого рода в агроценозах встречаются редко.

Представители рода *Philonthus* не имеют облигатной связи с почвой, хотя приспособлены к движению в скважинах, обитают в рыхлой подстилке или затененных влажных местах (Тихомирова, 1967). Именно на таких участках агроландшафтов представители этого рода являются массовыми.

Таблица 7. – Видовой состав стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в агроландшафтах Ленинградской области

Род	Вид	Тоснен-ский р-н	окр. г. Пушкин	Киров-ский р-н	Кириш-ский р-н	Гатчин-ский р-н
1	2	3	4	5	6	7
Megarthrus	*denticollis* (Beck)	+	-	-	-	-
Proteinus	sp.	+	-	-	-	+
Omalium	*caesum* Grav.	-	-	+	-	+
Anthobium	*atrocephalum* (Gyll.)	-	-	+	+	+
Olophrum	*assimile* (Pk.)	+	+	+	-	+
Arpedium	*quadrum* (Grav.)	+	+	-	-	+
Eucnecosum	*brachypterum* (Grav.)	+	-	-	-	+
Deliphrum	*tectum* (Pk.)	-	-	+	-	-
Acidota	*crenata* (F.)	+	+	-	-	+
Anthophagus	*angusticollis* Mnnh.	-	-	+	-	+
Anthophagus	*caraboides* L.	+	-	-	-	+
Anotylus	*nitidulus* (Grav.)	+	+	-	+	+
Anotylus	*rugosus* (F.)	+	+	+	+	+
Platystethus	sp.	-	+	-	-	-
Bledius	*gallicus* (Grav.)	-	+	-	-	+
Bledius	sp.	-	-	-	-	+
Stenus	*biguttatus* (L.)	+	+	-	-	+
Stenus	*bimaculatus* Gyll.	-	-	-	-	+
Stenus	*brunipes* Steph.	-	-	-	-	+
Stenus	*canaliculatus* Gyll.	-	-	-	-	+
Stenus	*clavicornis* (Scop.)	-	+	-	+	+
Stenus	*comma* Lec.	+	-	-	-	-

Таблица 7 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
Stenus	*flavipes* Steph.	-	+	-	-	-
Stenus	*fulvicornis* Steph.	-	-	-	-	+
Stenus	*juno* Pk.	-	+	-	-	-
Stenus	*kolbei* Gerh.	-	-	-	-	+
Stenus	*morio* Grav.	-	+	-	-	-
Stenus	*nanus* Steph.	-	-	-	-	+
Stenus	*pusillus* Steph.	-	+	-	-	
Stenus	*similis* (Hbst.)	-	+	-	+	+
Euaestethus	sp.	-	+	-	-	-
Paederus	*fuscipes* Curt.	-	-	-	+	-
Rugilus	*erichsoni* (Fauvel)	+	-	-	-	+
Rugilus	*orbiculatus* (Pk.)	+	-	-	-	-
Rugilus	*rufipes* Germ.	-	-	-	-	+
Rugilus	*scutellatus* (Motsch.)	+	-	-	-	-
Lathrobium	*brunnipes* (F.)	+	-	-	-	-
Lathrobium	*fulvipenne* Grav.	+	-	+	-	+
Lathrobium	*geminum* Kraatz	+	-	-	-	-
Lathrobium	*longulum* Grav.	-	-	-	+	+
Lathrobium	*quadratum* (Pk.)	+	-	-	-	+
Ochthephilum	*fracticorne* (Pk.)	+	+	-	+	+
Gyrohypnus	*angustatus scoticus* Joy	+	+	+	+	+
Gyrohypnus	*punctulatus* Pk.	-	-	-	-	+
Xantholinus	*laevigatus* Jac.	-	-	-	-	+
Xantholinus	*tricolor* (F.)	-	+	+	-	+
Xantholinus	sp.	-	+	+	-	-
Othius	*myrmecophilus* Kies.	-	-	-	-	+

Таблица 7 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
Othius	*subuliformis* Steph.	-	-	-	-	+
Othius	*punctatulus* (Gz.)	-	-	-	-	+
Gabrius	*breviventer* (Sperk)	+	+	-	+	+
Gabrius	*osseticus* (Kol.)	-	-	+	-	-
Gabrius	*subnigritulus* (Rtt.)	-	-	-	+	+
Philonthus	*atratus* (Grav.)	+	-	-	-	+
Philonthus	*carbonarius* (Grav.)	+	+	-	-	+
Philonthus	*cognatus* Steph.	+	+	-	-	+
Philonthus	*concinnus* (Grav.)	-	+	-	+	+
Philonthus	*cruentatus* (Gmel.)	+	-	-	-	-
Philonthus	*decorus* (Grav.)	-	+	+	-	+
Philonthus	*ebeninus* (Grav.)	-	-	-	+	-
Philonthus	*laminatus* (Creutz.)	+	+	+	-	+
Philonthus	*laevicollis* (Lac.)	-	-	+	-	-
Philonthus	*mannerheimi* Fauvel	+	-	-	-	+
Philonthus	*succicola* C.G. Thoms.	+	+	-	-	+
Philonthus	*rotundicollis* (Mén.)	-	+	-	-	+
Philonthus	*rubripennis* Steph.	+	-	+	-	+
Philonthus	*quisquiliarius* (Gyll.)	-	-	+	-	-
Rabigus	*tenuis* (F.)	-	-	-	+	-
Ontholestes	*murinus* (L.)	+	+	-	-	-
Ontholestes	*tesselatus* (Geoffr.)	+	-	-	-	+
Platydracus	*latebricola* (Grav.)	+	-	+	-	-
Staphylinus	*caesareus* Ced.	+	+	-	-	+
Staphylinus	*erythropterus* L.	+	-	+	-	+
Staphylinus	*pubescens* DeGeer	+	-	-	-	-
Tasgius	*melanarius* (Heer)	-	+	-	-	-

Таблица 7 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
Tasgius	*morsitans* (Rossi)	-	+	-	-	-
Ocypus	*brunnipes* (F.)	-	-	+	-	-
Ocypus	*compressus* Marsch.	-	+	+	-	-
Ocypus	*fuscatus* Grav.	+	+	-	-	+
Ocypus	*nitens* (Schrnk.)	-	-	+	-	-
Euryporus	*picipes* Pk.	+	-	-	-	-
Quedius	*curtipennis* Bernh.	-	-	-	-	+
Quedius	*fuliginosus* (Grav.)	-	-	+	-	+
Quedius	*fulvicollis* (Steph.)	+	-	-	-	-
Quedius	*molochinus* (Grav.)	+	+	-	-	+
Heterothops	sp.	+	+	-	-	+
Mycetoporus	*bimaculatus* (Lac.)	-	-	-	-	+
Mycetoporus	*glaber* (Sperk)	+	-	-	-	-
Mycetoporus	*lepidus* (Grav.)	-	-	-	-	+
Lordithon	*lunulatus* L.	+			-	+
Lordithon	*thoracicus* (F.)	+	-	-	-	-
Bolitobius	*formosus* (Grav.)	+	+	-	-	+
Ischnosoma	*splendida* (Grav.)	+	+	-	-	+
Sepedophilus	*marschami* (Steph.)	-	+	+	-	+
Sepedophilus	*immaculatus* (Steph.)	+	-	-	-	+
Sepedophilus	*pedicularius* (Grav.)	-	-	-	-	+
Tachinus	*corticinus* Grav.	+	+	+	+	+
Tachinus	*laticollis* (Grav.)	-	-	+	-	-
Tachinus	*marginellus* (F.)	-	-	+	-	-
Tachinus	*pallipes* Grav.	-	+	-	-	-
Tachinus	*proximus* Kraatz	-	-	+	-	-
Tachinus	*rufipes* (L.)	-	+	+	-	+

Таблица 7 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
Tachyporus	*atriceps* Steph.	-	+	-	-	+
Tachyporus	*chrysomelinus* (L.)	+	+	+	+	+
Tachyporus	*dispar* (Pk.)	+	-	-	-	+
Tachyporus	*hypnorum* (F.)	+	+	+	+	+
Tachyporus	*nitidulus* (F.)	+	+	+	-	-
Tachyporus	*pusillus* Grav.	-	-	-	-	+
Tachyporus	*transversalis* Grav.	+	-	-	-	-
Tachyporus	*obtusus* (L.)	-	-	-	-	+
Cypha	sp.	-	-	-	-	+
Gyrophaena	sp.	-	-	-	-	+
Cordalia	*obscura* (Grav.)	-	+	+	-	-
Falagria	*nigra* (Grav.)	-	-	+	+	-
Falagria	*sulcatula* (Grav.)	-	+	-	-	-
Drusilla	*canaliculata* (F.)	+	+	-	+	+
Zyras	*cognatus* (Märk.)	-	-	-	-	+
Zyras	*humeralis* Grav.	-	-	-	-	+
Illyobates	sp.	+	+	+	-	+
Calodera	sp.	-	-	-	-	+
Ocalea	*badia* Er.	-	-	-	-	+
Meotica	sp.	-	+	-	-	-
Oxypoda	*abdonimalis* (Mnnh.)	-	-	-	-	+
Oxypoda	*alternans* Grav.	-	-	-	-	+
Oxypoda	*exoleta* (Er.)	-	+	-	-	+
Oxypoda	*haemorrhoa* Mnnh.	-	+	-	-	-
Oxypoda	*lividipennis* Mnnh.	-	+	-	-	+
Parocyusa	*rubicunda* Er.	-	-	-	-	+
Amischa	*analis* (Grav.)	+	+	-	-	+

Таблица 7 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
Amischa	*bifoveolata* (Mnnh.)	-	+	-	-	+
Amischa	*decipiens* (Sharp)	-	+	-	-	-
Amischa	*nigrofusca* (Steph.)	-	+	-	-	+
Aloconota	*gregaria* (Er.)	+	+	+	+	+
Atheta	*atramentaria* (Gyll.)	-	+	-	-	-
Atheta	*laticollis* (Steph.)	+	+	-	-	+
Atheta	*sodalis* (Er.)	+	-	-	-	-
Atheta (Philhygra)	sp.	-	+	-	-	-
Atheta (s. str.)	sp.	-	-	+	-	-
Acrotona	*aterrima* (Grav.)	-	+	-	-	-
Acrotona	*fungi* (Grav.)	+	+	+	-	+
Acrotona	*orphana* Er.	-	+	-	-	-
Acrotona	*pygmaea* (Grav.)	-	+	-	-	+
Dinaraea	*angustula* (Gyll.)	+	+	+	-	+
Geostiba	*circellaris* (Grav.)	+	+	+	-	+
Aleochara	*bilineata* (Gyll.)	-	+	-	-	+
Aleochara	*binotata* Kraatz	-	+	-	-	-
Aleochara	*bipustulata* (L.)	+	+	-	+	+
Aleochara	*brevipennis* (Grav.)	+	+	+	-	+
Aleochara	*curtula* (Gz.)	+	-	-	-	-
Aleochara	*laevigata* (Gyll.)	+	-	-	-	-
Aleochara	sp.	-	-	-	+	+
Всего видов		64	72	40	22	95

Большинство видов стафилинов, встречающихся в агроландшафтах Ленинградской области, имеет довольно узкий спектр требований к условиям

окружающей среды. Так, из 157 видов только 7 встречались повсеместно. Для этих видов характерна повышенная эвритопность. Из них наиболее охотно заселяли поля: *Anotylus rugosus* F., *Gyrochypnus angustatus scotius* Joy, *Tachyporus chrysomelinus* L., *Aloconota gregaria* Er. и *Aleochara brevipennis* Grav. Большинство указанных видов характеризуются меньшей влаголюбивостью по сравнению с другими представителями семейства, а также их способностью переносить дефицит влаги на открытых участках (Тихомирова, 1968, 1969, 1973).

Наиболее подробно изучен комплекс стафилинид в агроэкосистеме Меньковской опытной станции АФИ (МОС АФИ) в Гатчинском р-не Ленинградской области (д. Меньково). Так, за 6 лет наших исследований на территории зернотравяно-пропашного севооборота и прилегающих к нему участков агроландшафта было зарегистрировано 95 видов указанных жуков (таблица 7). Это – большая часть видов стафилинов, встречающихся в агроэкосистемах Северо-Запада России. Такое разнообразие объясняется достаточно благоприятными для представителей данного семейства почвенными условиями (дерново-подзолистой супесчаной почвой) и большим разнообразием микроклиматических условий. На втором месте по степени изученности и видовому богатству находится комплекс стафилинов, обитающих в окрестностях г. Пушкин, где в агроландшафтах обнаружено 72 вида этих жесткокрылых (таблица 7). Несмотря на то, что исследования в Тосненском районе проводились в течение 6 сезонов, там было выявлено только 64 вида этих жуков. Последнее можно объяснить особенностями условий (тяжелыми по механическому составу почвами) в местах проведения основных исследований в этом р-не.

Данные по видовому составу стафилинид в Киришском и Кировском районах Ленинградской области (таблица 7) приведены на основе изучения ограниченного коллекционного материала и, очевидно, не полностью отражают видовой состав коротконадкрылых жуков в этих районах.

Аннотированный список стафилинид Северо-Запада Росси представлен в приложении 2.

На территории Северо-Запада России изучение фауны пауков проводилось только в Ленинградской области в Юго-Западном Приладожье, в Нижне-Свирском заповеднике, где было выявлено 396 видов этих членистоногих (Олигер, 1995, 2010), при этом комплексы пауков на обрабатываемых землях не изучались.

Нами проводилось изучение видового состава пауков, собранных только на возделываемых землях. Определение пауков, собранных в окружающих поля биотопах, не проводилось.

Основная работа по выявлению видового состава пауков в агроэкосистемах Северо-Запада России проводилась на территории Ленинградской области, где было зарегистрировано 69 видов пауков, относящихся к 13 семействам. Из них представители семейств Araneidae, Titanoecidae и Zoridae (8 видов) встречались только в растительном ярусе (сбор пауков на растениях проводился только в Тосненском и Гатчинском районах Ленинградской области).

Из 61 вида пауков из 10 семейств, обитающих на поверхности почвы в агроэкосистемах Ленинградской области, наибольшее число видов относится к семействам Linyphiidae (15) и Lycosidae (18) (табл. 8).

Кроме того, при сборе членистоногих в почвенные ловушки на приусадебных участках в Чудовском районе Новгородской области Н.Л. Жариной был обнаружен представитель семейства Clubionidae – *Clubiona frutetorum* L. Koch.

Аннотированный список пауков Северо-Запада Росси представлен в приложении 3.

Таблица 8. – Видовой состав пауков (Arachnida, Aranei) в агроэкосистемах Ленинградской области

Род	Вид	Тоснен-ский р-н	окр. г. Пушкин	Гатчин-ский р-н
1	2	3	4	5
Linyphiidae – пауки-пигмеи				
Agyneta	*fuscipalpis* (C. Koch)	-	-	+
Agyneta	sp.	+		+
Araeoncus	*humilis* (Blackw.)	-	-	+
Cnephalocotes	*obscurus* (Blackw.)	-	-	+
Diplostyla	*concolor* (Wid.)	-	-	+
Erigone	*dentipalpis* (Wid.)	+	+	+
Helophora	*insignis* (Blackw.)	-	-	+
Microlinyphia	*pusilla* Sund.	+	-	-
Minyriolus	*pusillus* (Wid.et Reuss.)	+	-	+
Oedothorax	*apicatus* (Blackw.)	+	+	+
Oedothorax	*retusus* (West.)	+	+	+
Porrhomma	*convexum* (West.)	-	-	+
Saaristoa	*abnormis* (Blackw.)	+	-	-
Savignya	*frontata* Blackw.	+	-	-
Walckenaeria	*vigilax* (Blackw.)	+	-	-
Theridiidae – пауки-тенетники				
Crustulina	*guttata* (Wid.)	-	-	+
Robertus	*arundineti* (O.P.-Cambr.)	-	-	+
Theridion	*mystaceum* L. Koch	-	-	+
Theridion	*sisyphium* Clerck	-	-	+

Таблица 8 (продолжение)

1	2	3	4	5
Tetragnathidae – тетрагнатиды				
Pachygnatha	*degeeri* Sund.	+	+	+
Pachygnatha	*clercki* Sund.	-	+	-
Tetragnatha	*pinicola* (L. Koch)	+	-	+
Araneidae – пауки-кругопряды*				
Araneus	*diadematus* Clerck	-	-	+
Araneus	*sturmi* (Hahn)	-	-	+
Araniella	*cucurbitina* (Clerck)	-	-	+
Araniella	*proxima* (Kulcz.)	-	-	+
Hypsosinga	*pygmaea* (Sund.)	+	-	-
Synga	*hamata* (Clerck)	-	-	+
Lycosidae – пауки-волки				
Alopecosa	*fabrilis* (Clerck)	-	-	+
Alopecosa	*pulverulenta* (Clerck)	-	-	+
Pardosa	*agrestis* (West.)	+	+	+
Pardosa	*albatula* (Roew.)	-	-	+
Pardosa	*amentata* (Clerck)	+	+	+
Pardosa	*fulvipes* (Collett)	+	+	+
Pardosa	*hyperborea* (Thorell)	+	-	-
Pardosa	*lugubris* (Walck.)	-	-	+
Pardosa	*paludicola* (Clerck)	-	+	+
Pardosa	*palustris* (L.)	-	-	+
Pardosa	*prativaga* (C. Koch)	+	+	+
Pardosa	*pullata* (Clerck)	+	-	+
Pirata	*hygrophilus* (Thorell)	+	+	+

Таблица 8 (продолжение)

1	2	3	4	5
Pirata	*piraticus* Clerck	+	-	-
Trochosa	*ruricola* DeGeer	+	+	+
Trochosa	*spinipalpis* (F.O.P.-Cambr.)	-	+	-
Xerolycosa	*miniata* C. Koch	-	-	+
Titanoecidae – титаноециды*				
Titanoeca	*schineri* L. Koch	+	-	-
Clubionidae – клубиониды				
Clubiona	*kulczynskii* Less.	+	-	-
Clubiona	*lutescens* West.	-	+	-
Liocranidae – лиокраниды				
Phrurolithus	*festivus* (C. Koch)	+	-	+
Zoridae – зориды*				
Zora	*spinimana* (Sund.)	+	-	-
Gnaphosidae – гнафозиды				
Drassylus	*lutetianus* (L. Koch)	+	-	+
Haplodrassus	*signifer* (C. Koch)	-	-	+
Philodromidae – филодромиды				
Philodromus	*emarginatus* (Schrnk.)			+
Philodromus	*rufus* Walck.	-	-	+
Tibellus	*oblongus* (Walck.)	-	-	+
Thomisidae – пауки-крабы, или бокоходы				
Coriarachne	*depressa* (C. Koch)	-	-	+
Diaea	*dorsata* (F.)	-	-	+
Misumena	*vatia* (Clerck)	-	-	+

Таблица 8 (окончание)

1	2	3	4	5
Oziptila	*trux* (Blackw.)	-	+	-
Xysticus	*audax* (Schrnk.)	+	-	+
Xysticus	*bifasciatus* (C. Koch)	-	-	+
Xysticus	*cristatus* (Clerck)	-	-	+
Xysticus	*chippewa* (Gert.)	-	-	+
Xysticus	*erraticus* (Blackw.)	+	-	+
Xysticus	*kochi* Thorell	-	-	+
Xysticus	*ulmi* (Hahn)	+	+	+
Salticidae – пауки-скакунчики				
Euophrys	*frontalis* (Walck.)	+	-	-
Всего видов,		31	17	52
в том числе на поверхности почвы		28	17	46

Примечание. * – представители данного семейства отмечены только в растительном ярусе. Жирным шрифтом выделены названия семейств, представители которых отмечены на поверхности почвы.

В Московской области на полях озимой пшеницы (в центральной и краевой зонах) обнаружено 67 видов пауков, относящихся к 12 семействам (Сейфулина, 2005). Всего на полях озимой пшеницы, примыкающих к ним обочинам, и в окружающих биотопах в пос. Чашниково Московской области было выявлено 132 вида пауков, относящихся к 15 семействам.

Следует предполагать, что в агроландшафтах Северо-Запада России, включающих примыкающие к полям естественные биотопы, также обитает более значительное количество видов пауков.

Поля являются интразональными биотопами, по которым (особенно на легких почвах) при потеплении климата могут проникать на север более

южных виды. Например, жуки-листоеды *Cassida vittata* Vill. и *Sphaeroderma testaceum* (F.), а также представитель подотряда цикадовых *Eurybregma nigrolineata* Scott, не регистрировавшиеся ранее в Ленинградской области, были за последнее десятилетие обнаружены нами в агроценозах этого региона. Комплекс напочвенных хищных членистоногих является более стабильным по сравнению с комплексом фитофагов. За последнее десятилетие, характеризующееся повышенными температурами воздуха в летний период (рисунок 8), в условиях Северо-Запада России не было отмечено ни одного вида жужелиц или стафилинид, обитающих в более южных регионах (Коваль, Гусева, 2008б). Отмечена только более северная точка нахождения жужелицы *Calosoma auropunctatum* в д. Меньково Гатчинского района Ленинградской области в 2011 г. (ранее один экземпляр этого вида в конце XIX века был зарегистрирован в окр. г. Луга и хранится в коллекции Зоологического института).

Поля и окружающие их биотопы отмечены как места обитания редких видов жужелиц и пауков – *Carabus nitens* L., *Alopecosa fabrilis* (Clerck), *Pardosa paludicola* (Clerck), занесенных в Красные книги Ленинградской области и других регионов.

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

Важность изучения пространственного распределения членистоногих в агроландшафтах была отмечена многими исследователями (Чернышев, 1994, 2001; Чернышев и др., 2008; Сезонная динамика …, 2000, 2002; Пространственная экология …, 2007; и др.). Различные сельскохозяйственные культуры и соответствующие им системы обработки почвы создают на полях своеобразные условия, характеризующиеся особенностями микроклимата, освещенности, скважности и формы поверхности почвы. Растительный покров уменьшает освещенность, а также снижает общий уровень тепла и уменьшает суточное колебание температуры (Сапожникова, 1950). Смена растительного покрова сопровождается значительным изменением структуры комплекса членистоногих, обитающих на поверхности почвы (Honěk, 1997). Поверхность пашни, создаваемая ежегодными обработками, создает удобную арену для быстро бегающих хищников – пауков, стафилинид и особенно жужелиц, относящихся к родам *Carabus, Bembidion, Agonum, Calathus*, а также видов, которые зарываются в почву в поисках добычи (например, многие *Pterostichus*) (Григорьева, 1970). 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 и примыкающим к ним биотопам проводились в агроландшафте МОС АФИ в Гатчинском районе Ленинградской области (см. главу 2). Исследования проводились в антропогенном ландшафте, естественная растительность которого на подавляющей территории заменена агроценозами – на экспериментальном семипольном полевом севообороте и на примыкающих к полям обочинам и опушкам лесов. Всего на полях

севооборота МОС АФИ и прилегающих к ним обочинам, за весь период исследований было зарегистрировано 70 видов жужелиц и 85 видов стафилинов. Эти виды обладают различными требованиями к условиям окружающей среды, определяющими особенности их размещения в агроландшафте (Гусева, Коваль, 2007а, 2011). Поэтому биоразнообразие, динамическая плотность и структура доминирования комплексов жужелиц и стафилинид на отдельных участках агроландшафта значительно отличаются (таблицы 9 и 10).

Таблица 9. – Биоразнообразие и динамическая плотность имаго жужелиц в агроландшафте МОС АФИ (Ленинградская область, 2004–2006 гг.)

Поле, биотоп	Биоразнообразие*			Динамическая плотность (особей на 10 л.-с.), M±m	Доминирующие виды и их доля от общего количества особей, %
	Dmg	H	C		
1	2	3	4	5	6
Чистый пар	3.79	0.93	0.17	48.7±12.96	*Bemdidion quadrimaculatum* L. – 30.0 *Poecilus cupreus* L. – 19.7 *B. properans* Steph. – 17.1 *B. femoratum* Sturm – 6.8 *B. lampros* Hbst. – 6.3
Картофель, сорта Чародей и Елизавета	4.50	1.07	0.12	13.8±2.61	*B. properans* – 16.1 *B. quadrimaculatum* – 16.1 *P. cupreus* – 11.5 *Harpalus rufipes* DeGeer – 10.4 *Calathus melanocephalus* L. – 10.3 *Harpalus affinis* Schrnk. – 6.7 *Synuchus vivalis* Ill. – 6.2 *B. lampros* – 5.5
Вико-овсяная смесь**	4.70	1.02	0.13	27.1±4.48	*P. cupreus* – 20.6 *B. properans* – 19.1 *H. affinis* – 12.6 *B. lampros* – 11.4 *B. quadrimaculatum* – 10.3 *H. rufipes* – 8.6

Таблица 9 (окончание)

1	2	3	4	5	6
Яровая пшеница, сорт Иргина	5.26	1.14	0.11	14.8±2.36	*B. quadrimaculatum* – 19.3 *B. properans* – 15.7 *B. lampros* – 13.1 *H. rufipes* – 8.5 *P. cupreus* – 6.8 *H. affinis* – 6.3
Клевер с тимофеевкой и викой	5.09	0.73	0.37	41.9±5.91	*P. cupreus* – 59.3 *H. rufipes* – 8.9 *Agonum sexpunctatum* L. – 7.3 *H. affinis* – 5.8 *B. properans* – 5.2
Клевер с тимофеевкой	5.25	1.19	0.09	13.4±1.80	*P. cupreus* – 16.9 *Poecilus versicolor* Sturm – 12.2 *H. rufipes* – 9.3 *H. affinis* – 7.2 *Clivina fossor* L. – 5.1
Озимая тритикале, сорт Никлап	4.81	0.87	0.28	40.3±10.35	*P. cupreus* – 51.2 *H. rufipes* – 9.6 *A. sexpunctatum* – 9.0 *H. affinis* – 6.0
Обочина поля	5.36	0.81	0.30	9.8±2.11	*P. versicolor* – 51.2 *P. cupreus* – 11.6 *Pterostichus oblongopunctatus* F. – 9.5 *Carabus cancellatus* Ill.– 5.9 *Pterostichus niger* Schall. – 5.7

Примечание: * – Dmg – показатель видового богатства Маргалефа, H – показатель разнообразия Шеннона, C – показатель концентрации доминирования Симпсона; ** – овес сорта Боррус в смеси с яровой викой сорта Немчиновская 72.

Таблица 10. – Биоразнообразие и динамическая плотность имаго стафилинид в агроландшафте МОС АФИ
(Ленинградская область, 2004–2006 гг.)

Поля, биотопы	Биоразнообразие*			Динамическая плотность (особей на 10 л.-с.), M±m	Доминирующие виды и их доля от общего количества особей, %
	Dmg	H	C		
1	2	3	4	5	6
Чистый пар	2.79	0.71	0.25	5.9±4.61	*Aleochara bipustulata* L. – 33.8 *Dinaraea angustula* Gyll. – 27.8 *Aloconota gregaria* Er. – 17.9 *Anotylus rugosus* F. – 7.9
Картофель, сорта Чародей и Елизавета	4.80	1.11	0.13	5.6±3.29	*A. bipustulata* – 19.8 *A. gregaria* – 16.0 *A. rugosus* – 8.7 *D. angustula* – 7.5 *Tachyporus chrysomelinus* L. – 6.9 *Acrotona fungi* Grav. – 6.8 *Amischa analis* Grav. – 5.6
Вико-овсяная смесь**	3.24	0.85	0.21	5.7±0,64	*Philonthus cognatus* Steph. – 33.1 *Ph. rotundicollis* Mén. – 22.5 *A. gregaria* – 14.1 *D. angustula* – 6.9 *Tachyporus hypnorum* F. – 5.9
Яровая пшеница, сорт Иргина	3.43	0.82	0.23	5.6±1.68	*D. angustula* – 31.0 *A. gregaria* – 29.0 *Ph. cognatus* – 7.8 *A. rugosus* – 5.1

Таблица 10 (окончание)

1	2	3	4	5	6
Клевер с тимофеевкой и викой	4.63	1.12	0.13	2.0±0.75	*Ph. cognatus* – 29.8 *Ph. carbonarius* – 12.8 *T. chrysomelinus* – 6.4 *Tachyporus dispar*Pk. – 5.3 *Gabrius subnigritulus* Rtt. – 5.3
Клевер с тимофеевкой	6.86	1.22	0.09	6.7±2.50	*T. chrysomelinus* – 16.7 *Acrotona fungi* Grav. – 16.5 *Ph. cognatus* – 11.4 *Ph. rotundicollis* – 9.5 *A. rugosus* – 5.1
Озимая тритикале, сорт Никлап	4.50	1.11	0.11	5.0±1.01	*Ph. cognatus* – 17.4 *Ph. rotundicollis* – 16.1 *A. gregaria* – 11.8 *T. hypnorum* – 8.6 *Ph. carbonarius* – 6.9 *T. chrysomelinus* – 6.6 *Staphylinus caesareus* Ced. – 5.9
Обочина поля	5.52	0.55	0.56	13.9±3.51	*Drusilla canaliculata* F. – 73.8 *Sepedophilus marschami* Steph. – 7.8

Примечание: * – Dmg – показатель видового богатства Маргалефа, H – показатель разнообразия Шеннона, C – показатель концентрации доминирования Симпсона; ** - овес сорта Боррус в смеси с яровой викой сорта Немчиновская 72.

Самые низкие показатели видового богатства Маргалефа Dmg отмечены на поле чистого пара (Dmg = 3.79 для жужелиц и Dmg = 2.79 для стафилинид) (Гусева, Коваль, 2011).

Наиболее высокие показатели видового богатства Маргалефа Dmg отмечены на обочинах полей (Dmg = 5.36 для жужелиц) и поле клевера с тимофеевкой 1-го года пользования (Dmg = 6.86 для стафилинов) (таблицы 9 и 10).

Максимальные показатели разнообразия Шеннона H отмечены на поле клевера с тимофеевкой (H = 1.19 для жужелиц и H = 1.22 для стафилинид). Самый высокий показатель концентрации доминирования Симпсона C отмечен на обочине поля для стафилинов (C = 0.56), что объясняется большой долей вида *Drusilla canaliculata* (73. 8%), а самые низкие показатели концентрации доминирования – на поле клевера с тимофеевкой первого года пользования (таблицы 9 и 10).

Более детальный анализ биоразнообразия комплексов жужелиц на различных участках агроландшафта был проведен с помощью кривых разрежения (рисунок 10). Кривые разрежения являются графиками функций, описывающих зависимости числа обнаруженных видов от объема выборки. Анализ кривых разрежения для комплексов жужелиц различных участков агроландшафта МОС АФИ показал, что по видовому богатству выделяются три группы кривых (рисунок 10). На рисунке 11 показана ошибка для кривых разрежения, относящихся к этим группам: M_fal_05 – поле чистого пара, характеризующееся наименьшим видовым богатством; M_wheat_05 – поле пшеницы, характеризующееся наибольшим видовым богатством; M_cl_04 – поле клевера с тимофеевкой и подсевом вики и M_pot_04 – поля, занимающие промежуточное положение по этому показателю.

Наименьшим биоразнообразием характеризуется сообщество жужелиц, формирующееся на поле чистого пара – M_fal_05 (рисунки 10 и 11). 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 жужелиц других участков агроландшафта (рисунок 11).

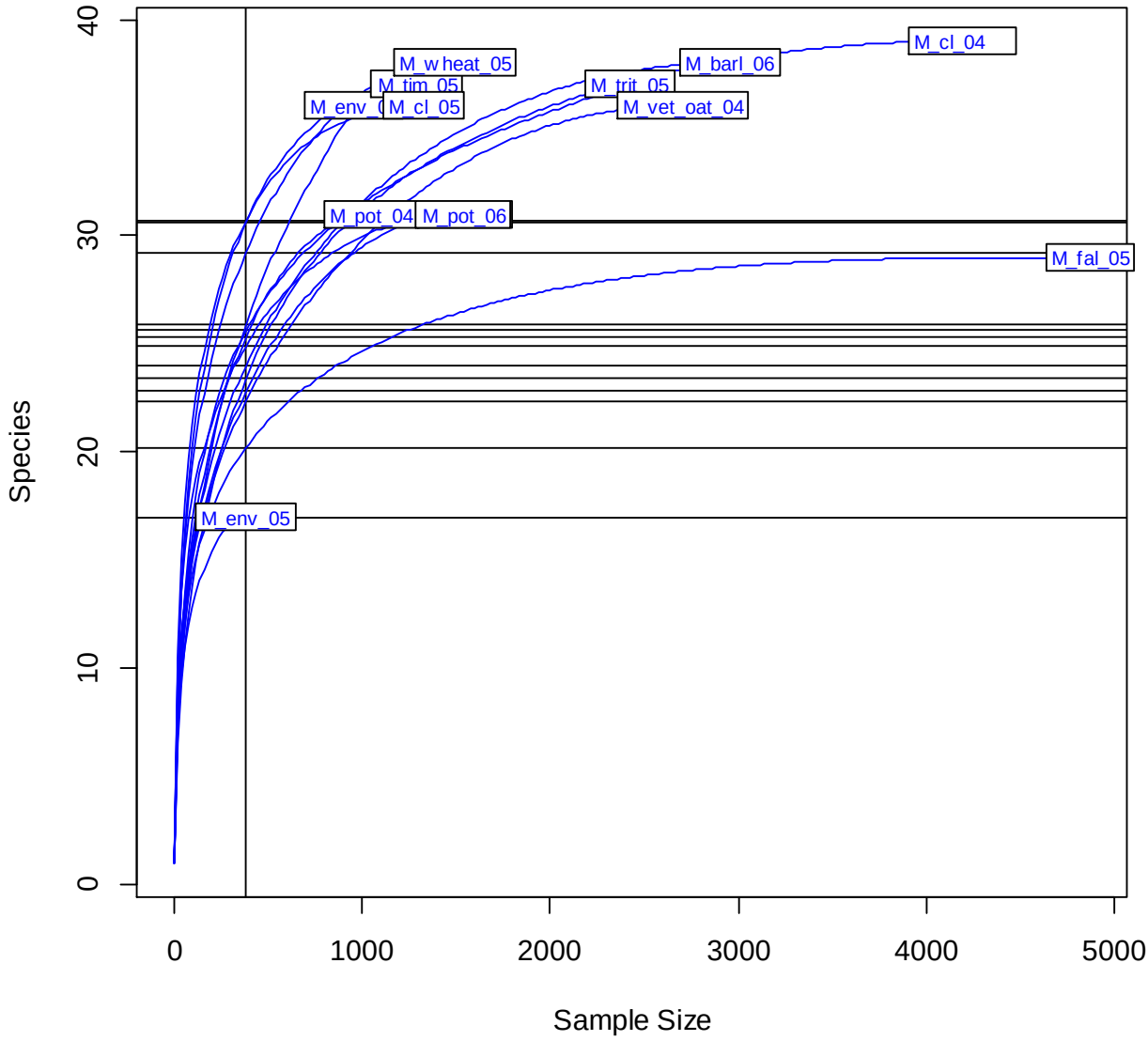

Рисунок 10. – Кривые разрежения для комплексов жужелиц различных участков агроландшафта. Species – количество видов жужелиц; Sample Size – объем выборки, экз.; M_cl_04 – поле клевера с тимофеевкой и подсевом вики; M_vet_oat_04 – вико-овсяная смесь; M_pot_04 и M_pot_06 – поля картофеля; M_fal_05 – поле 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.

Очевидно, что различия по биоразнообразию жужелиц между полями картофеля (M_pot_04) и клевера с тимофеевкой и подсевом вики (M_cl_04) статистически незначимы, так как доверительные интервалы среднего числа

видов перекрываются (рисунок 11). Анализ характера кривых разрежения показал, что к сообществам жужелиц, сформировавшихся на полях картофеля и клевера с тимофеевкой и подсевом вики, близки по видовому ботатству сообщества жужелиц, сформировавшиеся на полях вико-овсяной смеси, ячменя и озимой тритикале (рисунки 10 и 11).

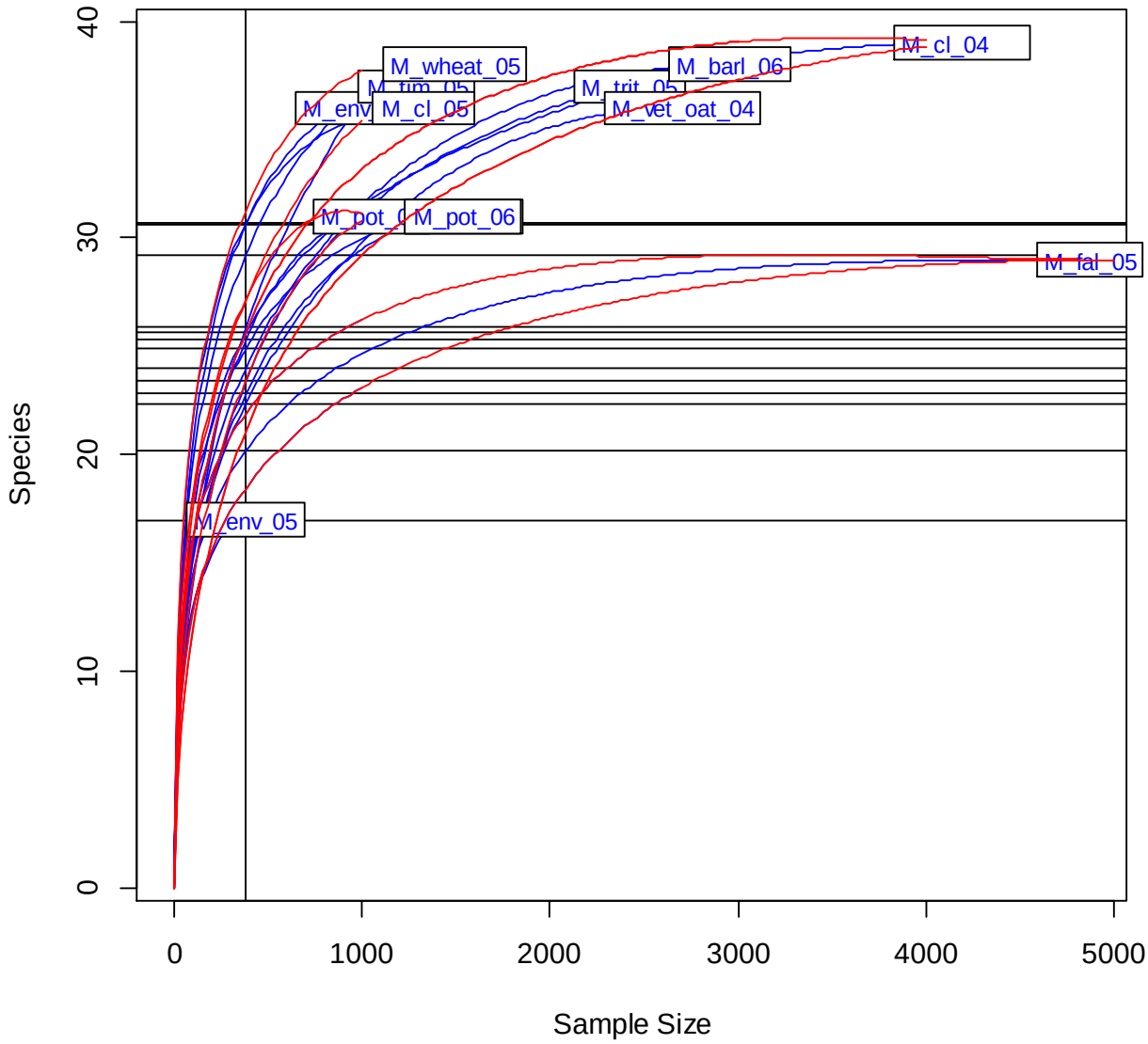

Рисунок 11. – Кривые разрежения для комплексов жужелиц различных участков агроландшафта. Species – количество видов жужелиц; Sample Size – объем выборки, экз. Красными линиями обозначены доверительные интервалы среднего числа видов для кривых разрежения M_fal_05, M_cl_04, M_pot_04 и M_wheat_05. Другие обозначения – см. рисунок 10.

Существенно большее биоразнообразие жужелиц отмечено на поле пшеницы (M_wheat_05), клевера с тимофеевкой (M_cl_05), тимофеевки (M_tim_05) и обочине поля (M_env_06) (рисунки 10 и 11). Кривые разрежения для комплексов жужелиц этих биотопов статистически достоверно отличаются от кривых разрежения, относящихся к другим группам, так как доверительные интервалы среднего числа видов не перекрываются (рисунок 11).

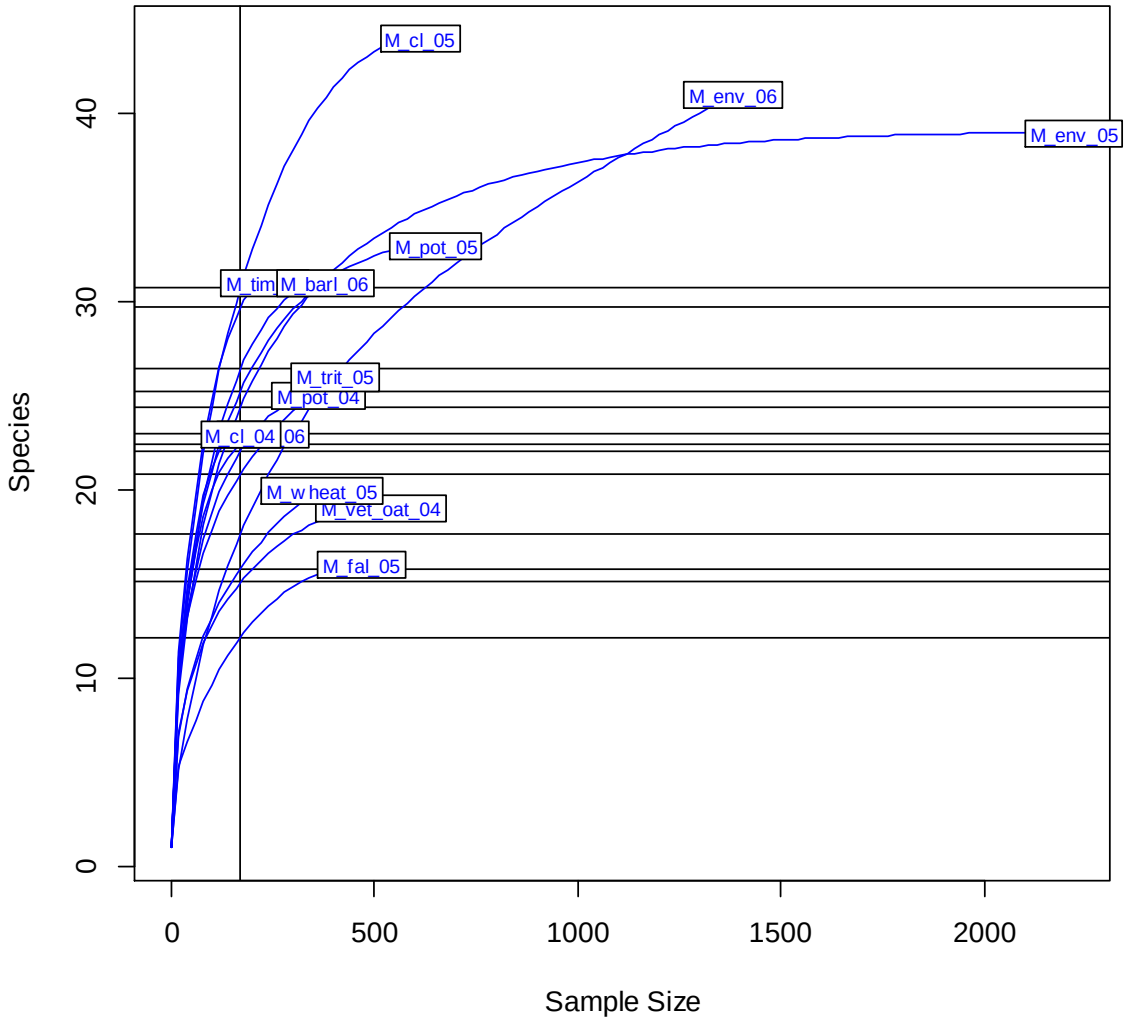

Рисунок 12. – Кривые разрежения для комплексов стафилинид различных участков агроландшафта. Species – количество видов стафилинид; Sample Size – объем выборки, экз.; M_cl_04 – поле клевера с тимофеевкой и подсевом вики; M_vet_oat_04 – вико-овсяная смесь; M_pot_04, M_pot_05 и M_pot_06 – поля картофеля; M_fal_05 – поле чистого пара; M_trit_05 – поле озимой тритикале; M_wheat_05 – поле пшеницы; M_cl_05 – поле клевера с 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 биоразнообразие этих жесткокрылых на полях клевера и тимофеевки существенно выше, чем в других биотопах, в том числе на обочинах полей и опушках леса (рисунки 12 и 13). Наименьшим биоразнообразием характеризуется сообщество стафилинид, формирующееся на поле чистого пара – M_fal_05 (рисунок 13).

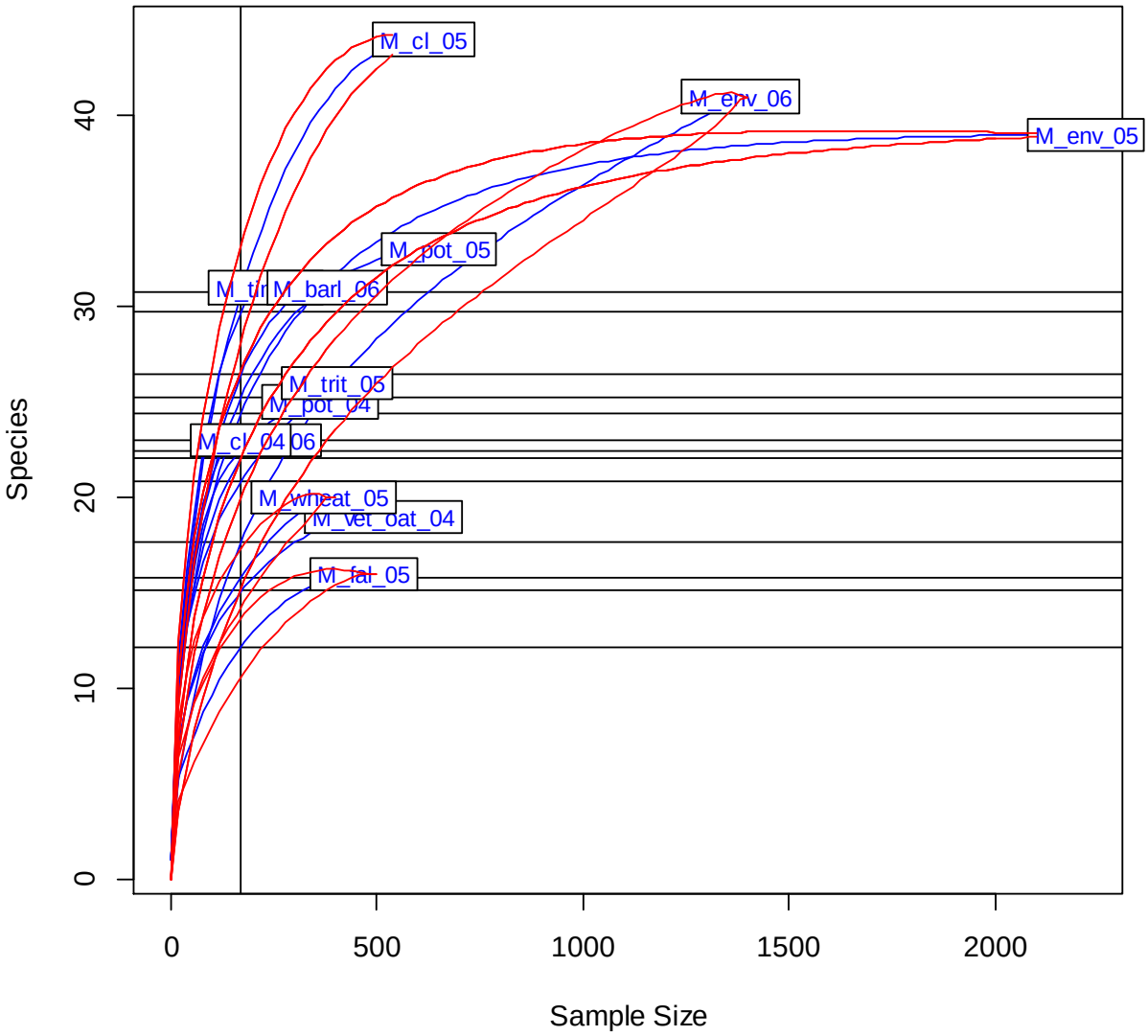

Рисунок 13. – Кривые разрежения для комплексов стафилинид различных участков агроландшафта. Species – количество видов стафилинид; Sample Size – объем выборки, экз. Красными линиями обозначены доверительные интервалы среднего числа видов для кривых разрежения M_fal_05, M_cl_05, M_wheat_05, M_env_05 и и M_env_06. Другие обозначения – см. рисунок 12.

Анализ видовых списков жужелиц и стафилинид различных полей севооборота как семейств множеств (по методу В.Л. Андреева, 1980) позволил выявить пути взаимного обогащения комплексов этих жуков в различные периоды – с мая по август включительно (рисунки 14 и 15).

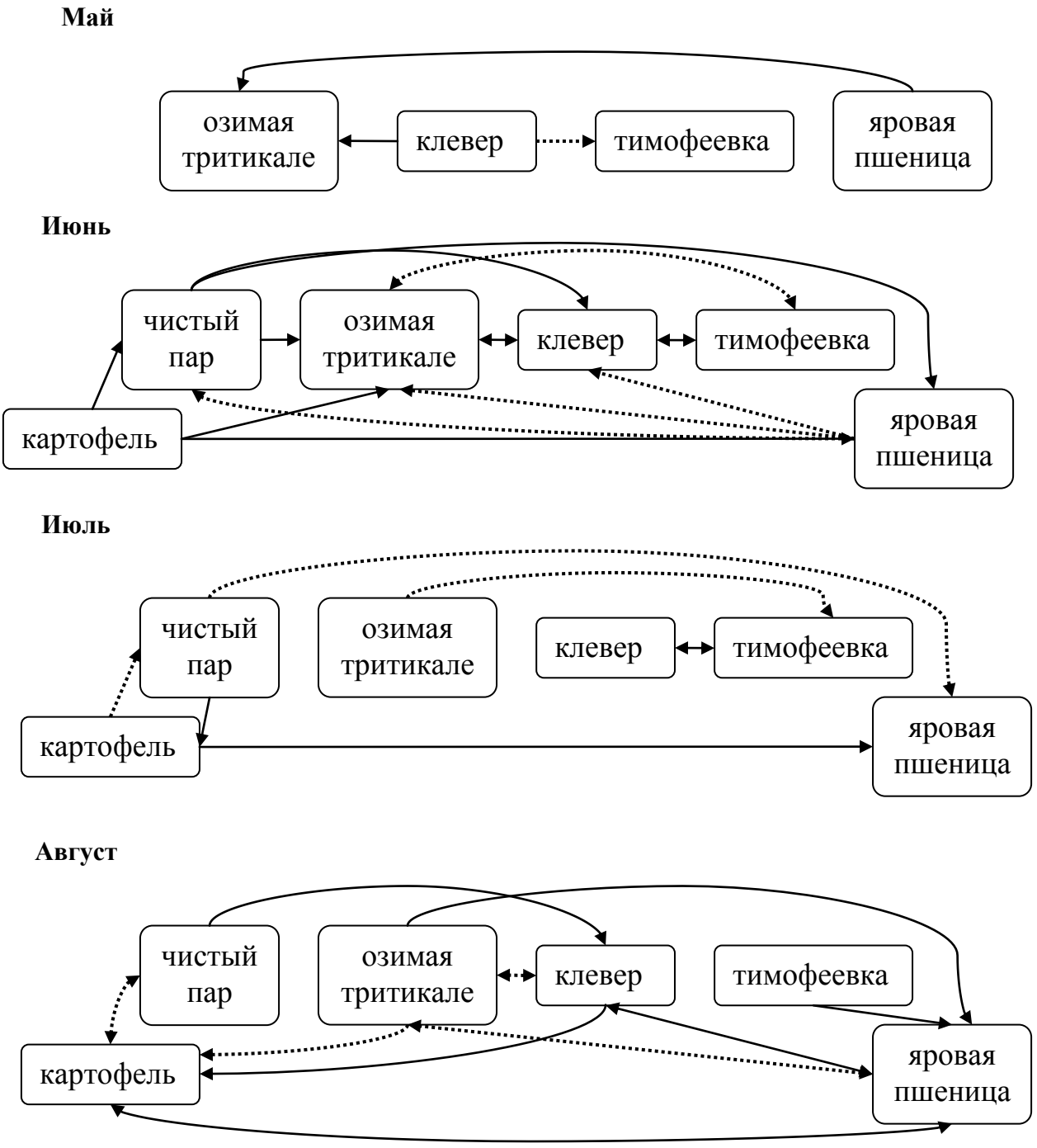

Рисунок 14. – Орграфы отношений «банальности» B_{75} (сплошные линии) и B_{70} (пунктирные линии) на множестве описаний видового состава жужелиц полевого севооборота.
Примечание. *Наибольшее число входящих стрелок соответствует наименее «банальному» описанию.*

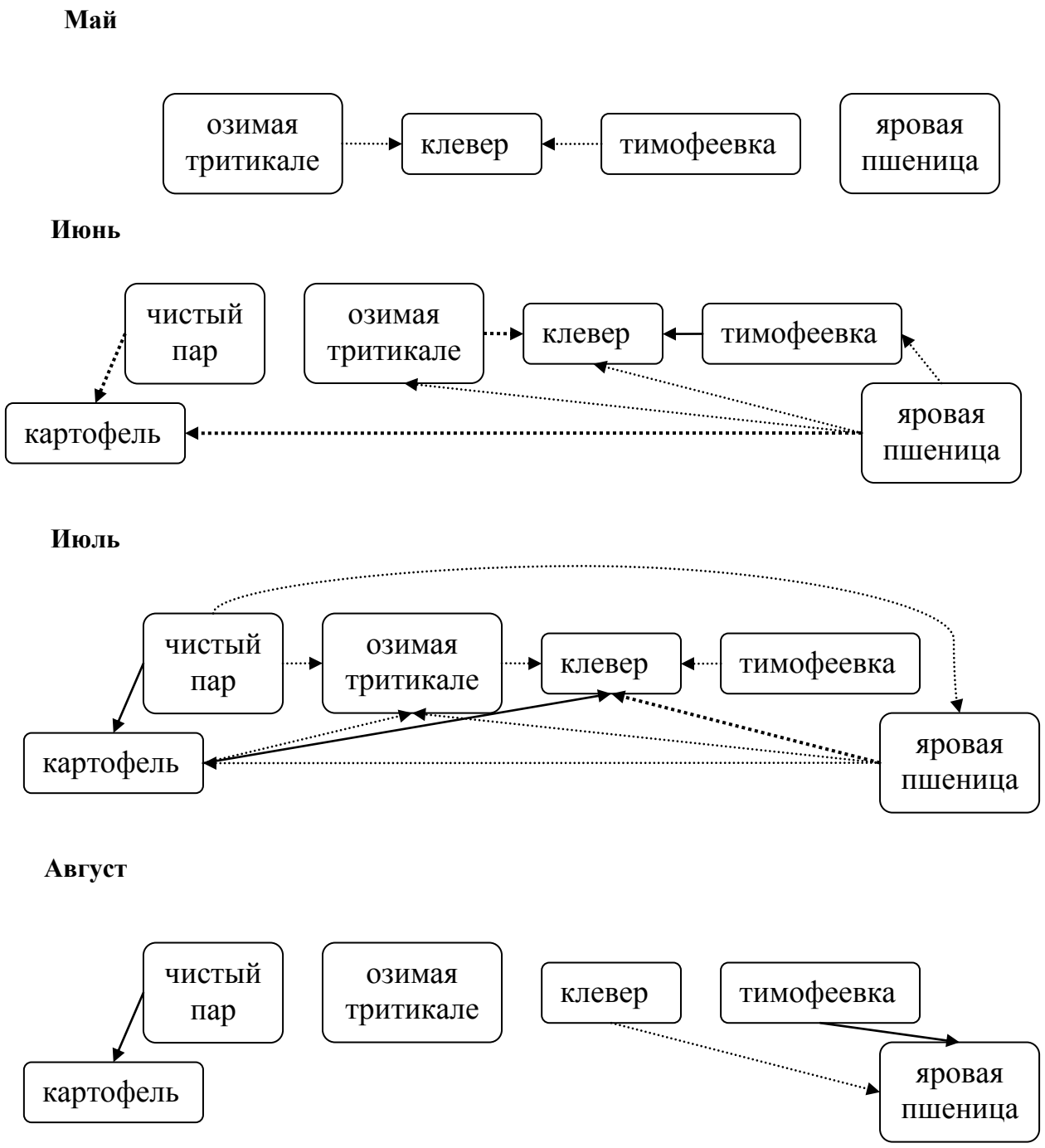

Рисунок 15. – Орграфы отношений «банальности» B_{75} (сплошные линии), B_{70} (пунктирные линии) и B_{60} (тонкие пунктирные линии) на множестве описаний комплекса стафилинид полевого севооборота.
Примечание. *Наибольшее число входящих стрелок соответствует наименее «банальному» описанию.*

На рисунках 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.

Анализ видового состава жужелиц отдельных полей показал, что в июне самым «банальным» (термин В.Л. Андреева, 1980), то есть бедным по видовому составу, являлось поле картофеля, а наименее «банальными» – поля клевера и озимой тритикале. К августу ситуация в севообороте меняется коренным образом и наименее «банальными» описаниями становятся списки видового состава жужелиц на полях картофеля и яровой пшеницы (рисунок 14).

Самым бедным по видовому составу стафилинов в течение всего сезона являлось поле чистого пара (Гусева, Коваль, 2011), а самым богатым по этому показателю в мае–июле – поле клевера, а в августе – поле яровой пшеницы (рисунок 15).

Таким образом, различные методы оценки видового разнообразия комплексов жужелиц и стафилинид на отдельных участках агроландшафта дают неоднозначную оценку. Однако особого внимания в агроландшафте, включающем полевой севооборот, заслуживают поля многолетних трав как источники обогащения комплексов жужелиц и стафилинид.

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

Условия, складывающиеся на отдельных участках агроландшафта, способствуют формированию специфических комплексов напочвенных хищных жуков, отличающихся по обилию и структуре доминирования.

По этим показателям можно судить о предпочтении отдельными видами хищных жуков участков с различными экологическими условиями (таблицы 9 и 10). Например, мезофильные жужелицы из рода *Bembidion* (*B. quadrimaculatum*, *B. properans*, *B. femoratum* и *B. lampros*) преобладали на поле чистого пара, а в первую половину сезона – и на полях яровой пшеницы

с подсевом тимофеевки, вико-овсяной смеси и картофеля (таблица 9 и рисунки 16, 18 и 19). Эти жужелицы (особенно *B. quadrimaculatum*, *B. properans* и *B. lampros*) предпочитают освещенные участки с редкой растительностью (Александрович, 1991; Lindroth, 1985, 1986). В июле, когда вегетативная масса растений на полях яровых зерновых и картофеля значительно увеличивается, наблюдается резкое снижение относительного обилия карабид из указанного рода. При этом на поле, занятом чистым паром, перечисленные выше жужелицы из рода *Bembidion* преобладали в течение всего сезона (рисунок 18). Их динамическая плотность на этом поле была самой высокой (таблица 9). В то же время на соседнем поле, занятом озимой тритикале, доля указанных жужелиц составила в мае 8 %, а затем встречались только отдельные их экземпляры (рисунок 19). Начиная с фазы колошения озимых, когда масса культурных растений достигла значительных показателей (по нашим подсчетам, более 1000 г на 1 м^2), увеличилась затененность, в результате чего жужелицы *B. quadrimaculatum* покинули данное поле и не фиксировались при сборах материала почвенными ловушками.

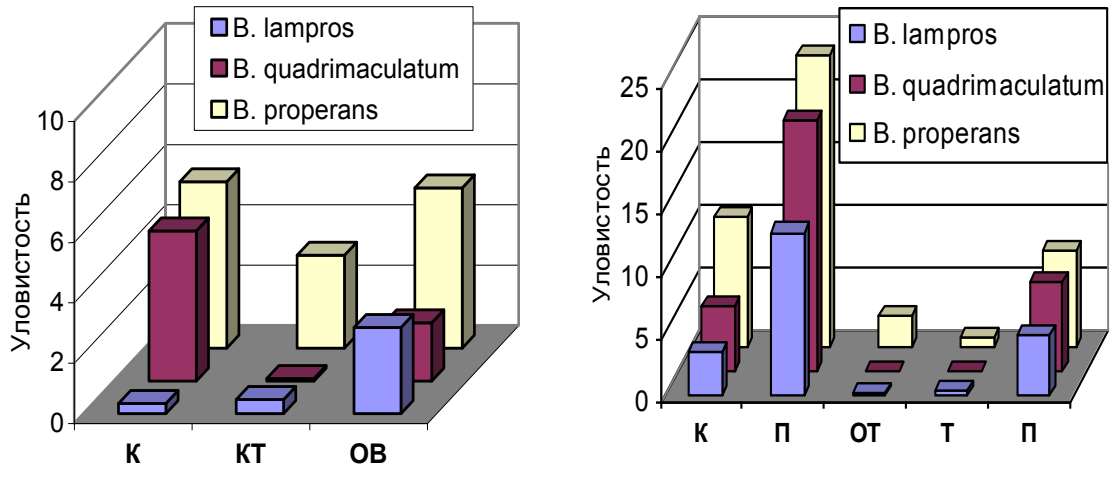

Рисунок 16. – Уловистость жужелиц из рода *Bembidion* на различных полях севооборота за период с 15 по 30 июня (Ленинградская область, Меньково, 2004–2005 гг.). *Примечания:* 2004: К – картофель; КТ – клевер с тимофеевкой и викой; ОВ – вико-овсяная смесь; 2005: К – картофель; П – чистый пар; ОТ – озимое тритикале; Т – тимофеевка с клевером; Пш – пшеница.

Для получения количественных характеристик этого явления на территории экспериментального севооборота было проведено сопоставление плотности отдельных видов напочвенных хищников с биомассой собранных на площадках растений (см. главу 2). На участках с разреженной растительностью и средней массой растений 45 г на 1 м^2 плотность жужелиц *B. quadrimaculatum* составила 1.9 особей на 1 м^2, *B. properans* – 2.9 особей на 1 м^2. На площадках с более высокими показателями массы растений численность этих видов уменьшалась (рисунок 17).

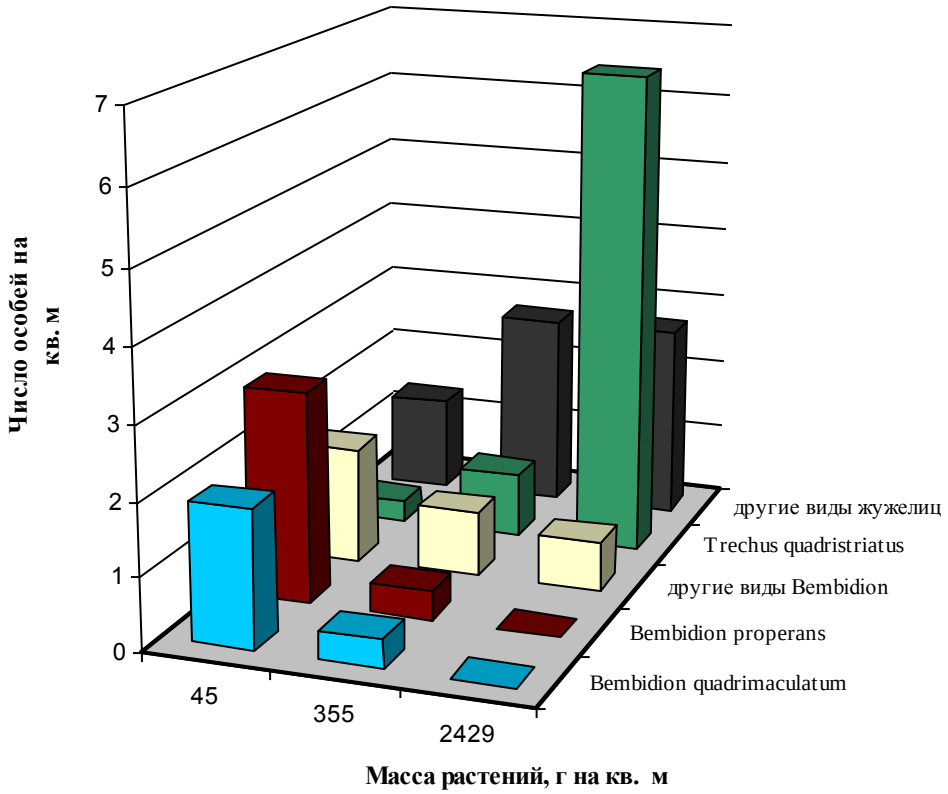

Рисунок 17. – Плотность жужелиц на участках с различной массой растений (Ленинградская обл., Меньково, 2009 г.).

На площадках, биомасса растений на которых превышала 2000 г на 1 м^2, что совпало с концом фазы колошения и началом цветения зерновых культур, не были отмечены представители видов *B. quadrimaculatum* и *B. properans*. В этот период данные виды встречались только на открытых освещенных участках. В то же время на участках с более высокими

показателями биомассы растений наблюдалась более высокая плотность *Trechus quadristriatus*, а также других видов жужелиц (рисунок 17).

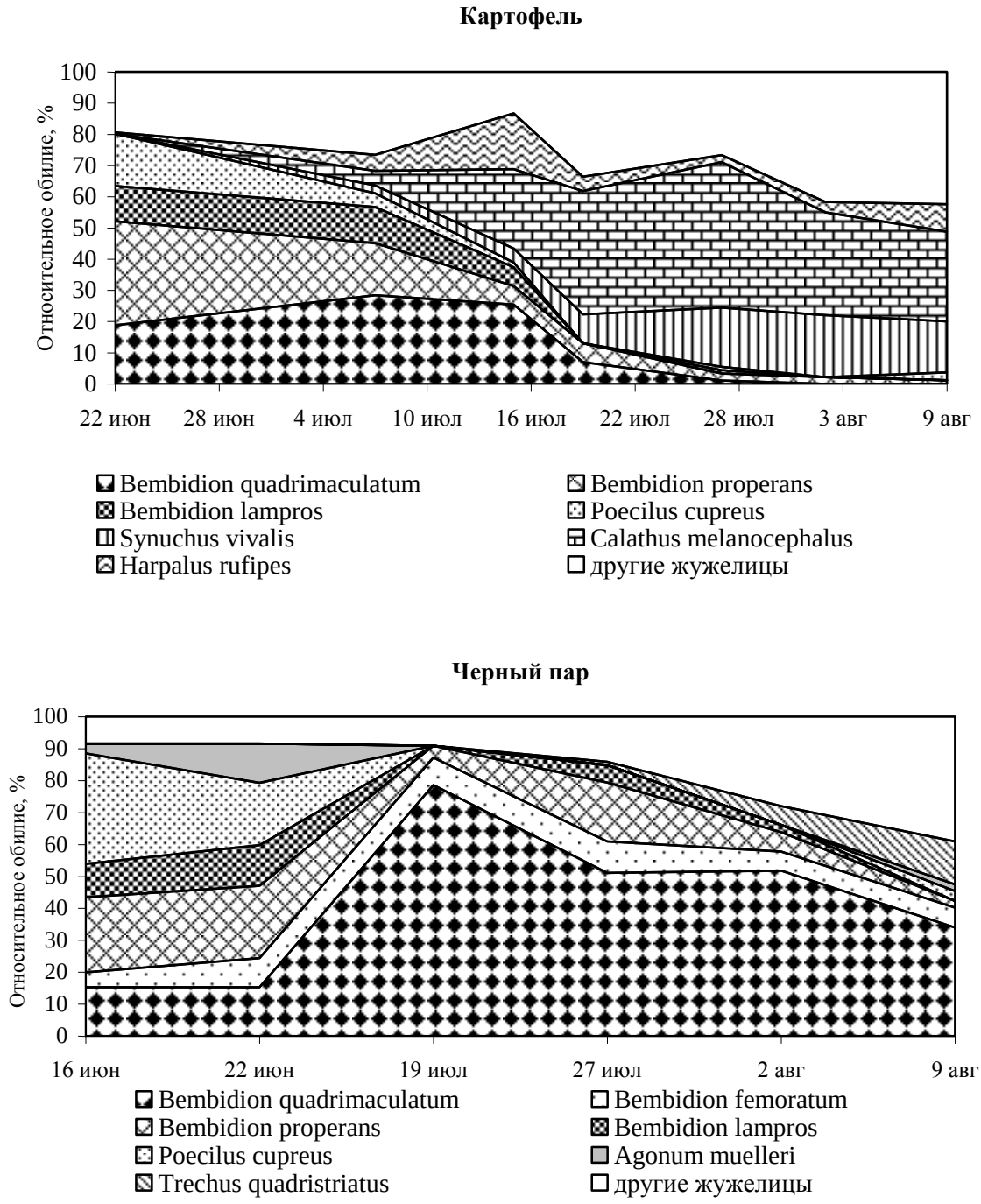

Рисунок 18. – Сезонная динамика спектров доминирующих видов жужелиц на соседних полях севооборота – картофеля и черного пара (Ленинградская область, Меньково, 2005).

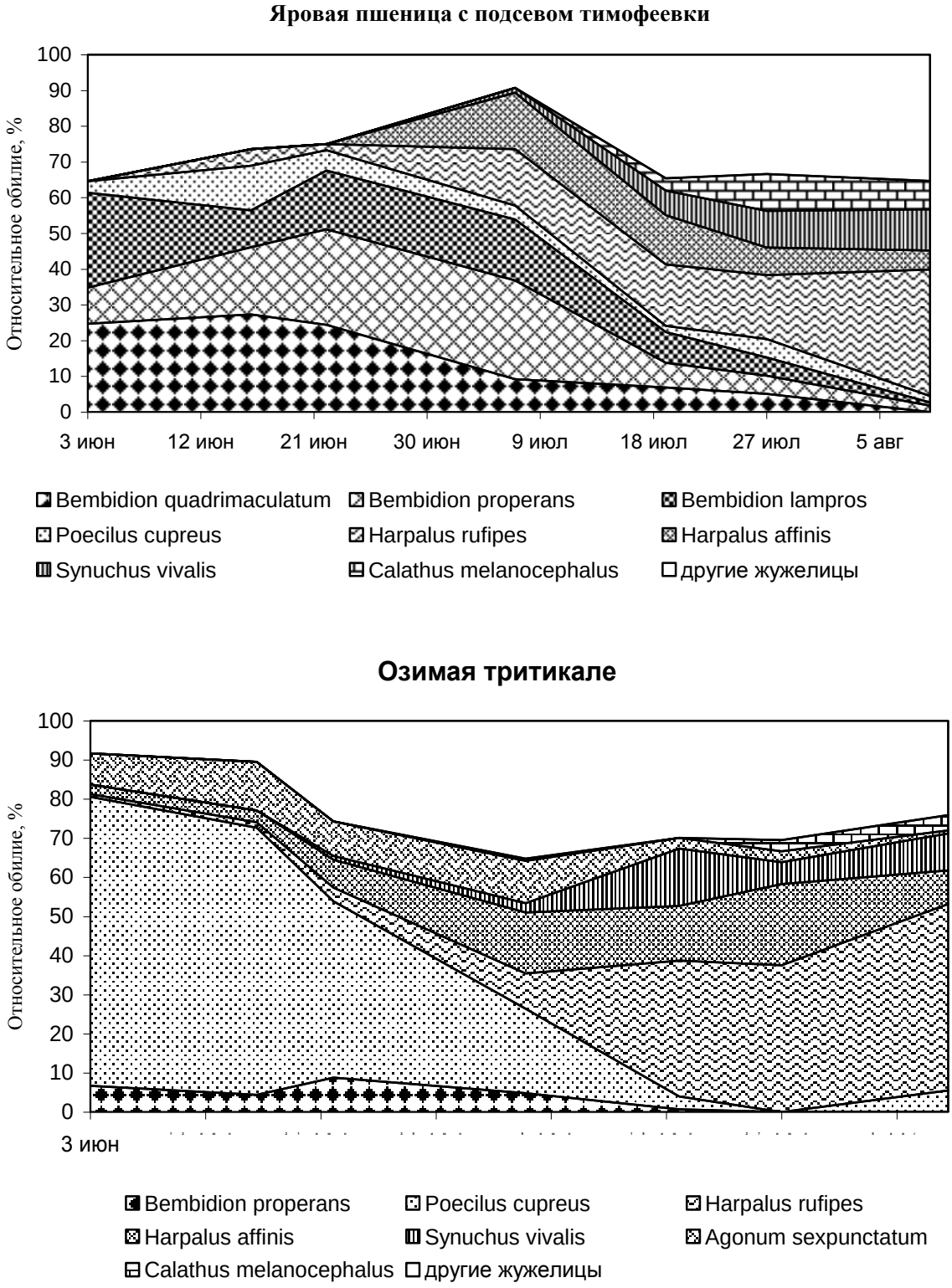

Рисунок 19. – Сезонная динамика спектров доминирующих видов жужелиц на полях зерновых культур (Ленинградская область, Меньково, 2005).

На пропашных культурах с обрабатываемыми междурядьями на полях всегда остаются открытые освещенные участки и мезофильные жужелицы из

рода *Bembidion* встречаются на полях в течение всего сезона, однако их относительное обилие уменьшается по мере развития вегетативной массы растений и уменьшения освещенности поверхности почвы (рисунок 18).

Такие виды жужелиц, как *Harpalus rufipes* и *Poecilus cupreus*, предпочитают поля, занятые озимыми зерновыми культурами и многолетними травами. Подобное влияние растительного покрова на пространственное размещение напочвенных членистоногих наблюдал в условиях Чехии А. Гонек (Honěk, 1997). Именно *H. rufipes* и *P. cupreus* определяют высокую динамическую плотность жужелиц на указанных полях (таблица 9). Так, на поле озимой тритикале 48.5 % особей карабид относились к виду *Poecilus cupreus*, средняя длина тела которого составляет 12,1 мм (рисунок 20). В то же время на соседнем поле, занятом чистым паром, наибольшая доля была отмечена для жужелиц *B. quadrimaculatum*, имеющих в среднем размер 3.2 мм (рисунок 20).

Размер жужелиц, доминирующих на поле, имеет значение в связи с тем, что в ряде случаев выбор жертвы определяется ее размерами и многие жужелицы из рода *Bembidion* поедают главным образом яйца и молодых личинок других насекомых, в том числе щелкунов и листоедов (Крыжановский, 1983). Поэтому изменение структуры доминирования и плотности жужелиц на отдельных полях приводит к изменению выживаемости вредителей в отдельные периоды их развития (Гусева и др., 2006). Например, известно, что жужелицы из рода *Bembidion* имеют большое значение как энтомофаги клубеньковых долгоносиков из рода *Sitona*, они уничтожают главным образом яйца, а также личинок этих вредителей (Андреянов, 1968). На полях многолетних трав с загущенным травостоем малочисленные представители рода *Bembidion* оказывают на популяции клубеньковых долгоносиков меньшее воздействие.

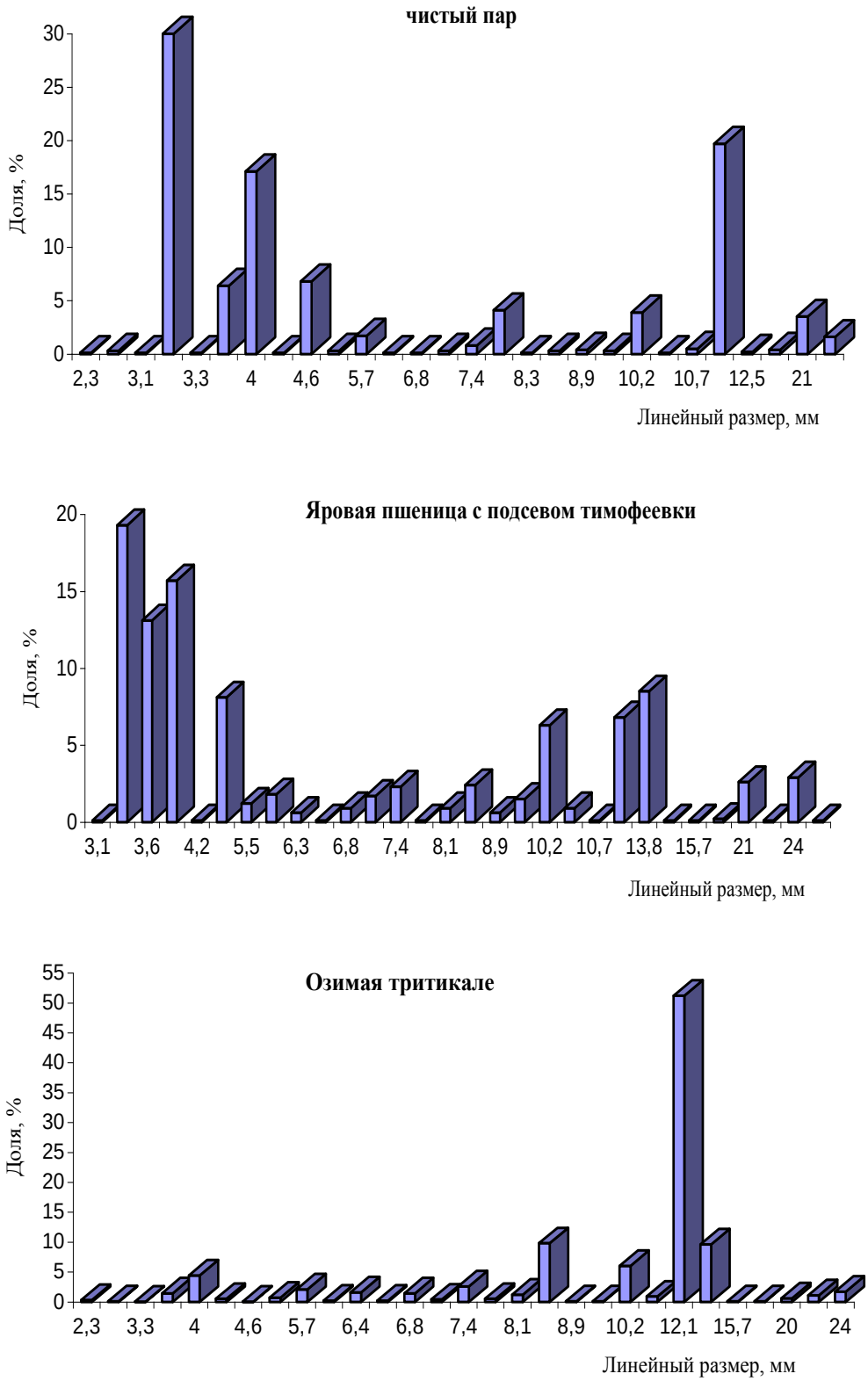

Рисунок 20. – Долевое распределение количества особей жужелиц с различными размерами тела на отдельных полях севооборота (Ленинградская обл., Меньково, 2005 г., по результатам учетов почвенными ловушками).

При этом на полях многолетних трав, как показали многолетние наблюдения, проведенные на агроэкологическом стационаре в Меньково,

наряду с низкими показателями удельного обилия жужелиц из рода *Bembidion*, наблюдается высокая доля удельного обилия более крупных жужелиц *H. rufipes* (Гусева и др., 2006; Гусева, Коваль, 2010б, 2011). Особи этого вида оказывают на популяции клубеньковых долгоносиков несколько иное воздействие – они питаются личинками, куколками и имаго этих вредителей (Лукина, 1976).

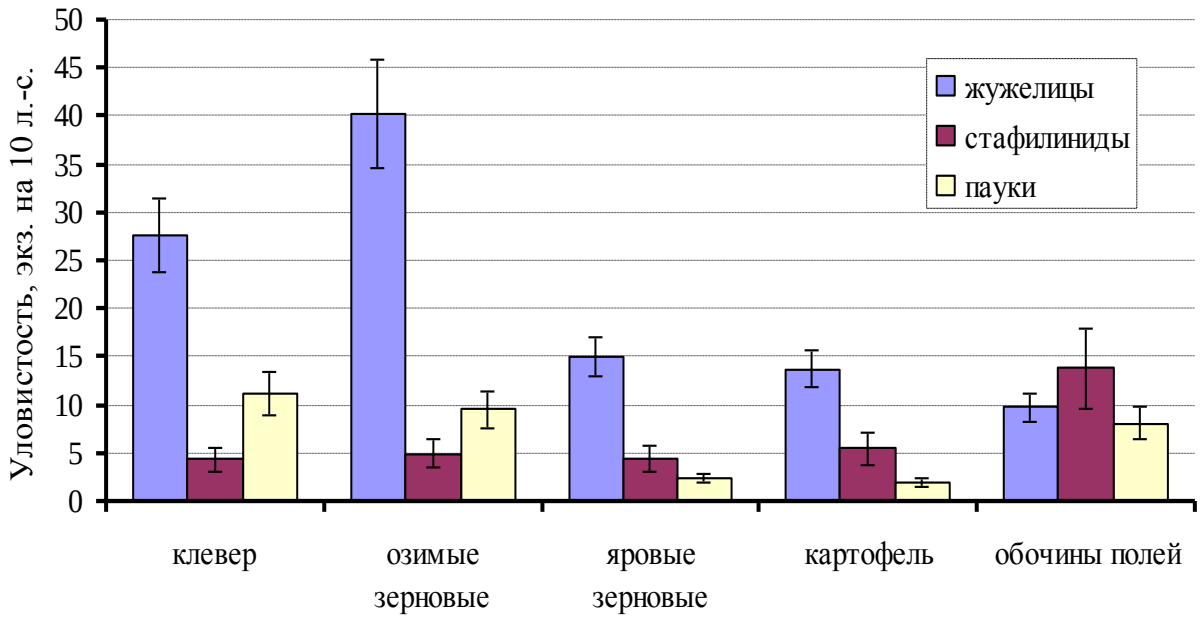

Рисунок 21. – Средняя динамическая плотность (уловистость) напочвенных хищников в агроландшафте МОС АФИ (Ленинградская обл., 2004–2008 гг.)

В целом для полей многолетних трав и озимых зерновых культур характерны наиболее высокие показатели динамической плотности жужелиц (рисунок 21 и таблица 9).

Для открытых участков с рыхлой почвой характерны высокие показатели относительного обилия мелких жуков – представителей подсемейства Aleocharinae, для которых большое значение имеет скважность почвы, – *Aloconota gregaria*, *Dinaraea angustula* и *Aleochara bipustulata* (таблица 10 и рисунок 22). Как следует из литературы (Andersen, 1999), в условиях Норвегии особи *A. gregaria* также предпочитают участки с рыхлой открытой почвой.

На полях, занятых вико-овсяной смесью и яровой пшеницей, *A. gregaria* преобладали в июне, а на поле, занятом чистым паром – в течение всего периода учетов (рисунки 22 и 23).

Анализ сезонной динамики спектров доминирующих видов стафилинов на соседних полях севооборота – озимой тритикале и яровой пшеницы (рисунок 23) выявил отличия относительного обилия крупных тенелюбивых стафилинов из рода *Philonthus*, обусловленные развитием культурных растений и изменением затененности. Так, на поле озимой тритикале высокая доля представителей рода *Philonthus* (более 40 %) наблюдалась уже в мае и начале июня, что совпало с фазами кущения и выхода в трубку озимой тритикале. В этот же период на соседнем поле яровой пшеницы, находящейся в фазе всходов, представители рода *Philonthus* не регистрировались, однако в третьей декаде июня, когда пшеница находилась в фазе кущения, доля этих стафилинид начала резко возрастать (рисунок 23). К августу, в период созревания озимой тритикале, доля представителей рода *Philonthus*, особенно *Ph. cognatus* на поле яровой пшеницы была значительно выше.

Анализ структуры доминирования стафилинов на различных полях севооборота показал, что наибольшая доля представителей рода *Philonthus* характерна для полей многолетних трав и однолетних кормовых смесей с густым травостоем. Так, самая высокая доля *Ph. cognatus* от общего количества собранных стафилинид отмечена на полях вико-овсяной смеси – 33.1 % и клевера с тимофеевкой и подсевом вики – 29.8 % (таблица 10). Значительную долю в структуре комплекса стафилинид на озимой тритикале составляли и другие представители рода *Philonthus* (*Ph. cognatus Ph. rotundicollis*). Очевидно, это связано с тем, что большинство крупных стафилинов с размерами тела более 9 мм оказывают безусловное предпочтение высокой влажности воздуха (Тихомирова, 1968, 1973).

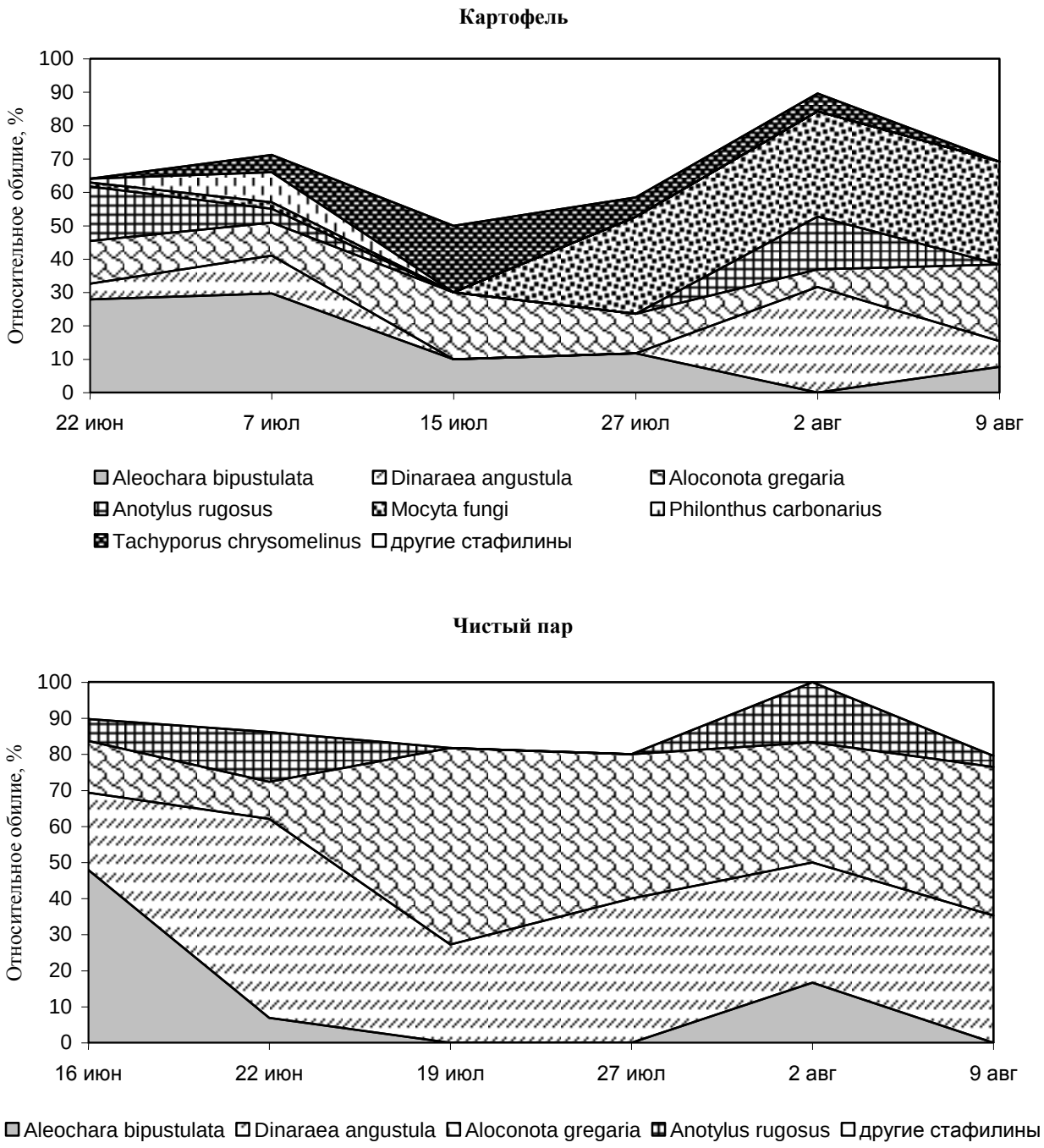

Рисунок 22. – Сезонная динамика спектров доминирующих видов стафилинов на соседних полях севооборота – картофеля и чистого пара (Ленинградская область, Меньково, 2005 г.).

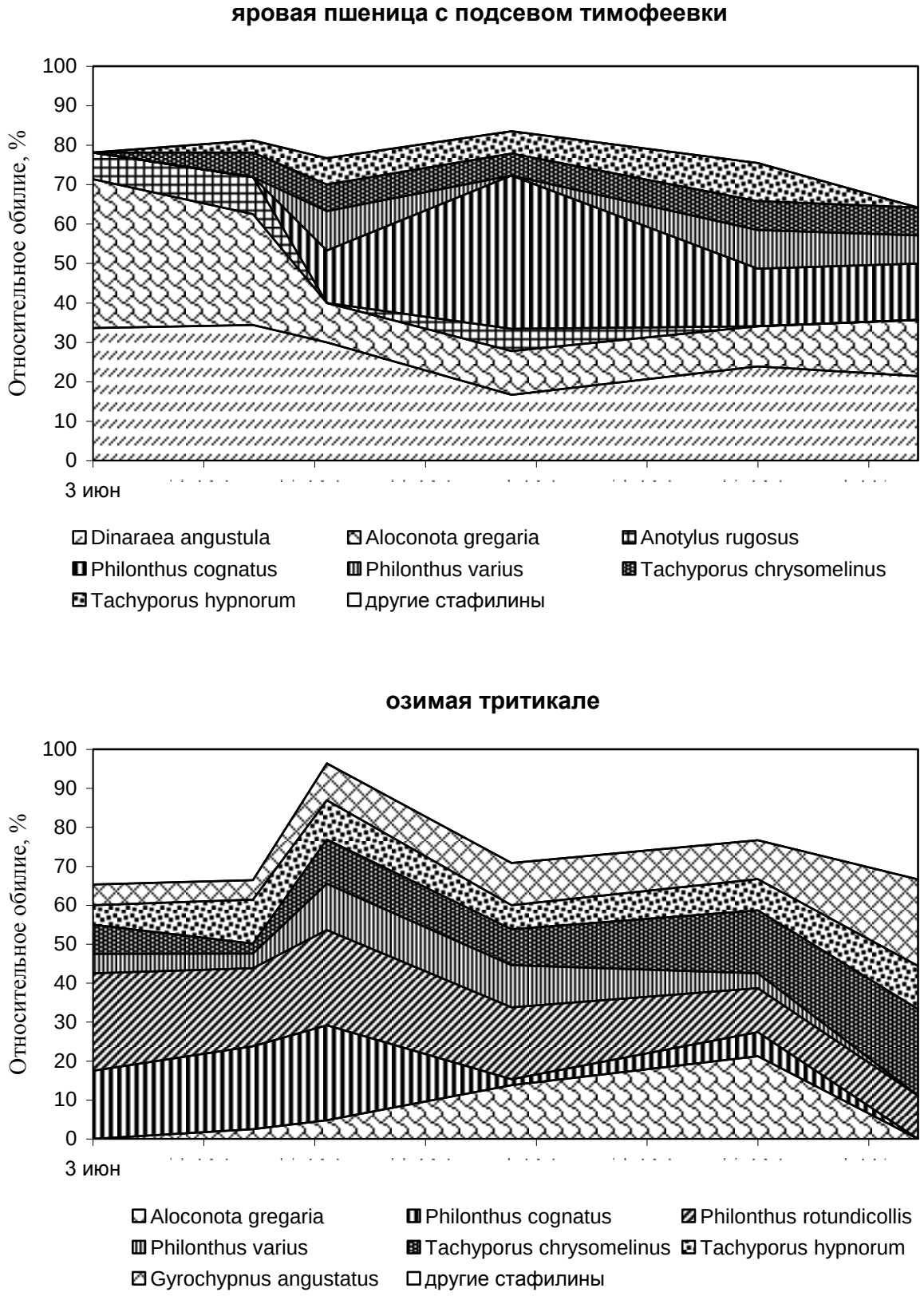

Рисунок 23. – Сезонная динамика спектров доминирующих видов стафилинов на полях зерновых культур (Ленинградская область, Меньково, 2005 г.).

Поэтому самая высокая плотность стафилинид из рода *Philonthus* на территории экспериментального севооборота наблюдалась на участках с более высокими показателями биомассы растений (рисунок 24).

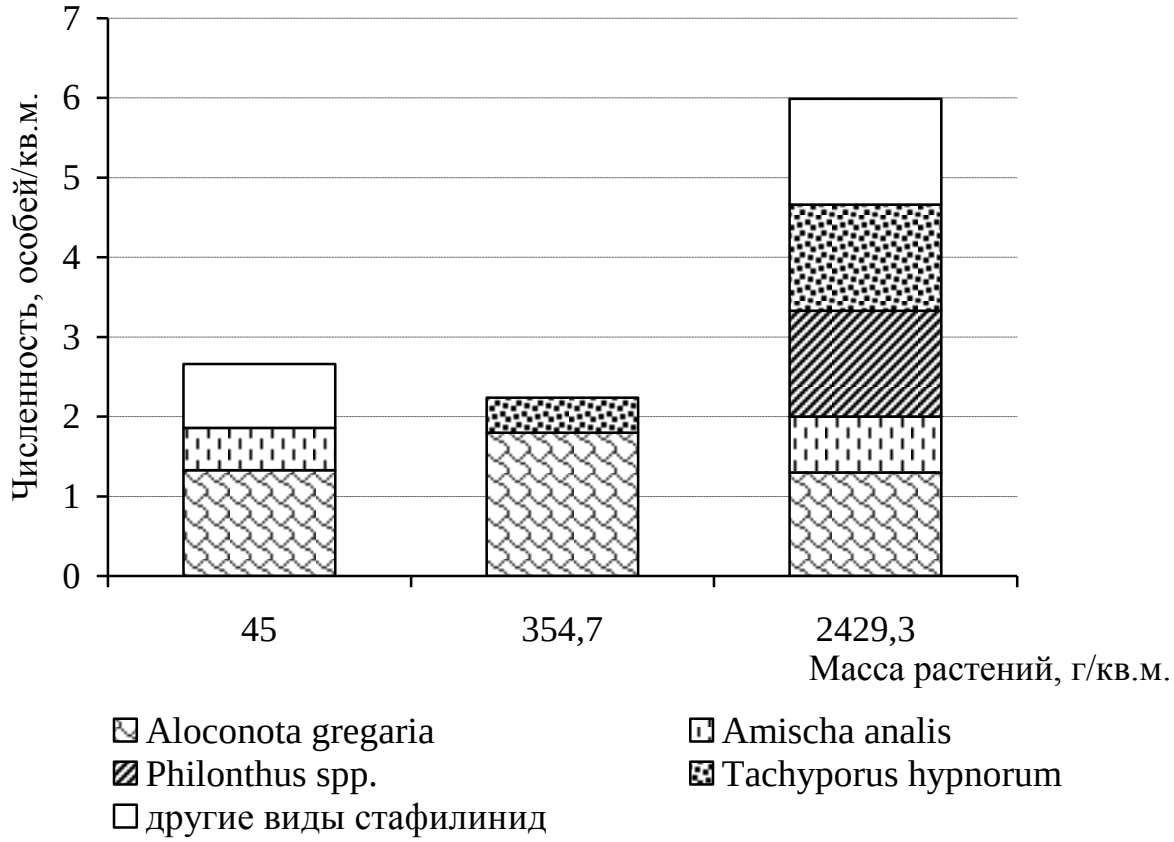

Рисунок 24. – Численность стафилинид на участках с различной массой растений (Ленинградская обл., Меньково, 2009 г.).

В полевом севообороте максимальные показатели динамической плотности стафилинид отмечены на поле клевера с тимофеевкой первого года пользования (таблица 10), однако наибольшим обилием этих жесткокрылых – 23.7 особей на 10 л.-с. в агроландшафте МОС АФИ характиризуются опушки лесов Вопрос о том, могут ли примыкающие к полям естественные биотопы способствовать увеличению численности стафилинид на полях, подробно рассматривается в разделе 4.3.

4.3. *Особенности комплексов жужелиц и стафилинид в окружающих поля биотопах*

Сравнение комплексов жужелиц и стафилинов на полях и на опушках окружающих поля 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). Это исследование необходимо для ответа на вопрос о том, являются ли примыкающие к полям биотопы источником увеличения численности жужелиц и стафилинид на посевах различных сельскохозяйственных культур.

В частности, известно, что обочины полей могут являться местами зимовки многих полевых видов жужелиц (Ткаченко и др., 1979; Desender, 1982; Комаров, Черезова, 1984; Sotherton, 1984; Wallin, 1985, 1987a, 1987b, 1988; Andersen, 1997; Тимохова, 2001; Influence ..., 2002; и др.), а также стафилинид (Andersen, 1997).

Для окружающих поля 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 жужелиц и более высокая динамическая плотность стафилинов (рис. 21 и 25) (Коваль, Гусева, 2009).

Указанная тенденция особенно рельефно проявилась на супесчаной почве, на стационаре МОС АФИ (д. Меньково). На обочинах и опушках лесов отмечена самая низкая динамическая плотность жужелиц и самые высокие в агроэкосистеме МОС АФИ показатели динамической плотности стафилинид (рисунки 21 и 25). Это объясняется тем, что для семейства стафилинид характерно наибольшее обилие в лесных стациях (Алейникова, 1964; Thayer, 2005) и высокая требовательность к влажности (Thayer, 2005).

Агробиологический стационар Тосненской лаборатории ВИЗР на суглинистой почве (пос. Ушаки) характеризуется условиями избыточного увлажнения почвы, что неблагопритно для стафилинид и способствует

снижению численности этих жесткокрылых как на полях, так и на территории примыкающих к ним естественных биотопов (рисунок 25).

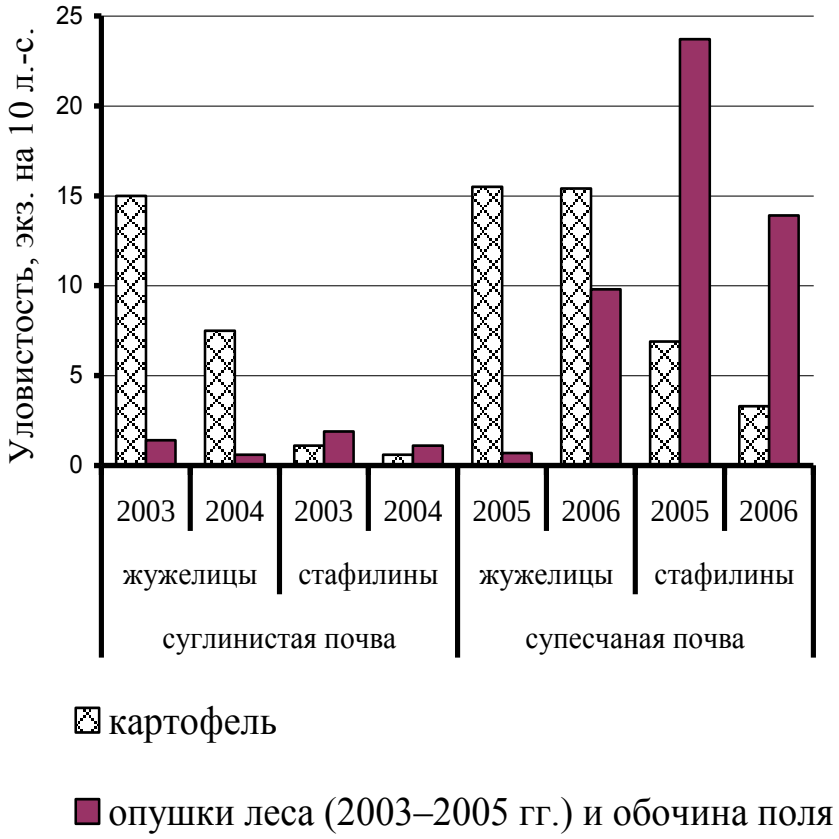

Рисунок 25. – Средняя динамическая плотность (уловистость) жужелиц и стафилинов на полях и в окружающих биотопах.

Необходимо отметить, что на полях по сравнению с обочинами происходит изменение не только структуры доминирования внутри отдельных групп, но и соотношения обилия различных групп членистоногих. На полях наблаюдаются максимальные показатели относительного обилия комплекса жужелиц, стафилинид и пауков по сравнению с другими мезогерпетобионтами (до 90 %). В агроландшафте МОС АФИ максимальная доля жужелиц, стафилинид и пауков от общего количества мезогерпетобионтов была отмечена на полях клевера, а минимальная доля этих напочвенных хищников от общего количества пойманных мезогерпетобионтов была отмечена на обочинах полей (рисунок 26). Это

связано с высоким обилием на обочинах муравьев, особенно представителей вида *Myrmica rubra* L., редко встречающихся на полях.

Исследования, проведенные в Оренбургской области (Григорьева, 1951а, 1951б), также показали, что на посевах удельный вес хищников чрезвычайно высок, а наименьший удельный вес группа хищников имеет в почве пырейной залежи, при этом пырейная залежь характеризовалась также обеднением видового разнообразия жужелиц.

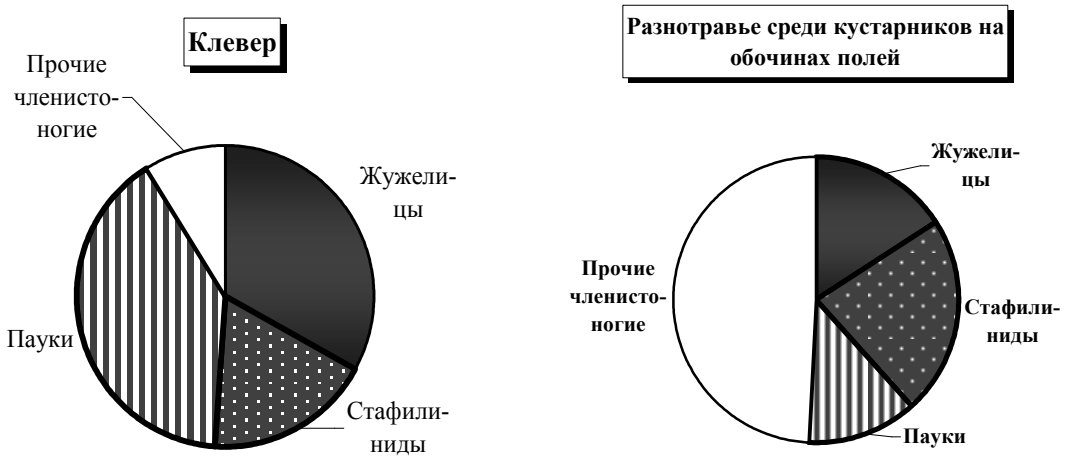

Рисунок 26. – Относительное обилие жужелиц, стафилинид и пауков на поле клевера и обочине поля.

Комплексы хищных жужелиц и стафилинид, обитающих на обочинах полей и опушках леса, обособлены от комплексов этих членистоногих, обитающих на полях (рисунки 27–43). Это объясняется присутствием на обочинах и опушках лесных видов, в частности, связанных с лесной подстилкой. Такие виды, никогда не встречающиеся на полях, регулярно регистрировались на заросших разнотравьем и кустарниками обочинах уже в 0.5 м от края обрабатываемого участка. Это – жужелицы *Carabus hortensis* L., *Badister lacertosus* Sturm, *Calathus micropterus* Duft., стафилины *Staphylinus erythropterus* L., *Oxypoda abdominalis* Mnnh., *Ocalea badia* Er. и др. В то же время на затененных обочинах с густым травостоем среди кустарников отсутствуют многие массовые виды жужелиц из рода *Bembidion*, предпочитающие открытые освещенные участки (*B. quardimaculatum*, *B.*

properans). Сходные результаты были получены в условиях Мордовии, где в лесных полосах число лесных видов жужелиц увеличивалось в 2 раза по сравнению с открытым полем, а число видов степной и лугово-степной групп уменьшалось в 3 раза (Чегодаева и др., 2005).

На рисунках 27–28 представлены дендрограммы сходства комплексов жужелиц различных полей и окружающих биотопов стационара Тосненской лаборатории ВИЗР. Комплексы жужелиц, 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. При кластеризации дистанционной матрицы различными методами наибольшее сходство отмечено между комплексами жужелиц, сформировавшимися на полях картофеля в 2004 и 2005 годах (U_pot_04 и U_pot_05).

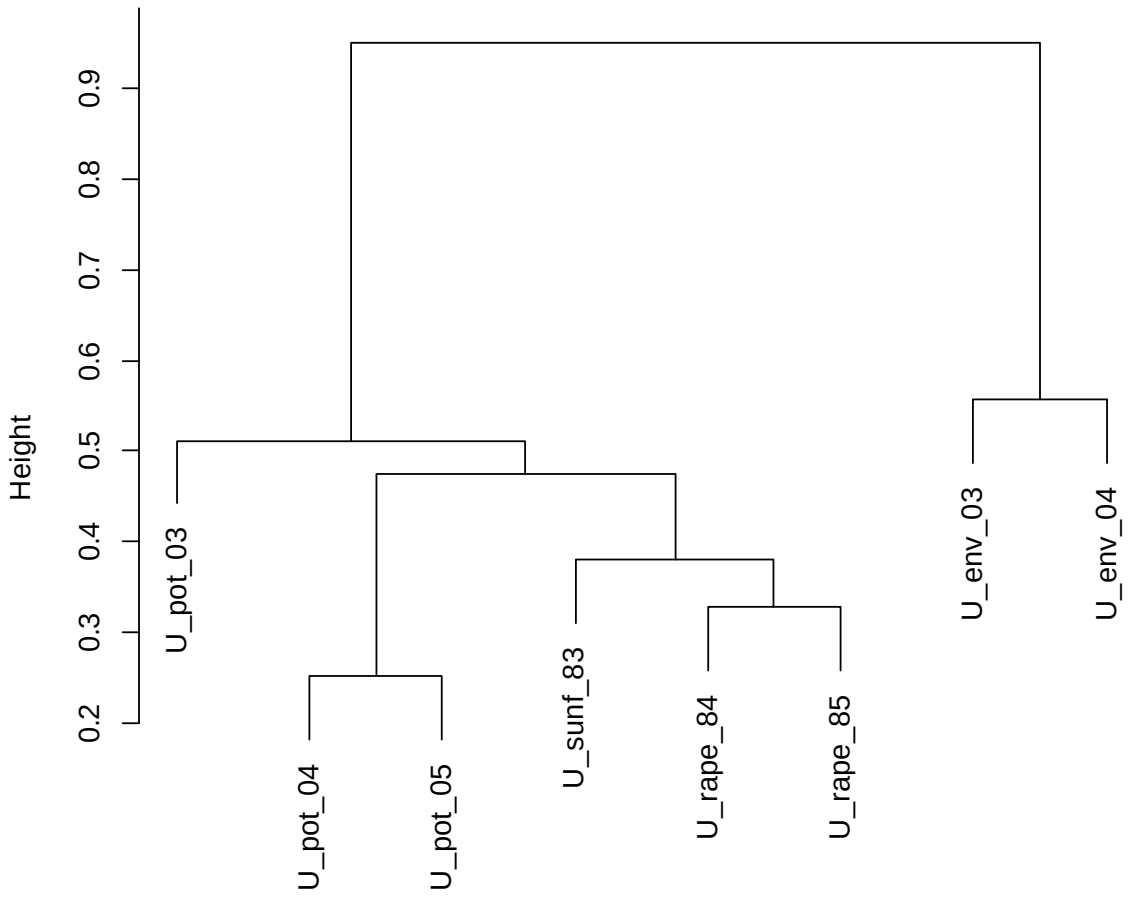

Рисунок 27. – Дендрограмма сходства комплексов жужелиц различных участков агроландшафта Тосненской лаборатории ВИЗР. Дистанционная матрица получена с помощью индекса Брея. Кластеризация проведена

методом complete. U_sunf_83 – поле подсолнечника; U_rape_84 и U_rape_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.

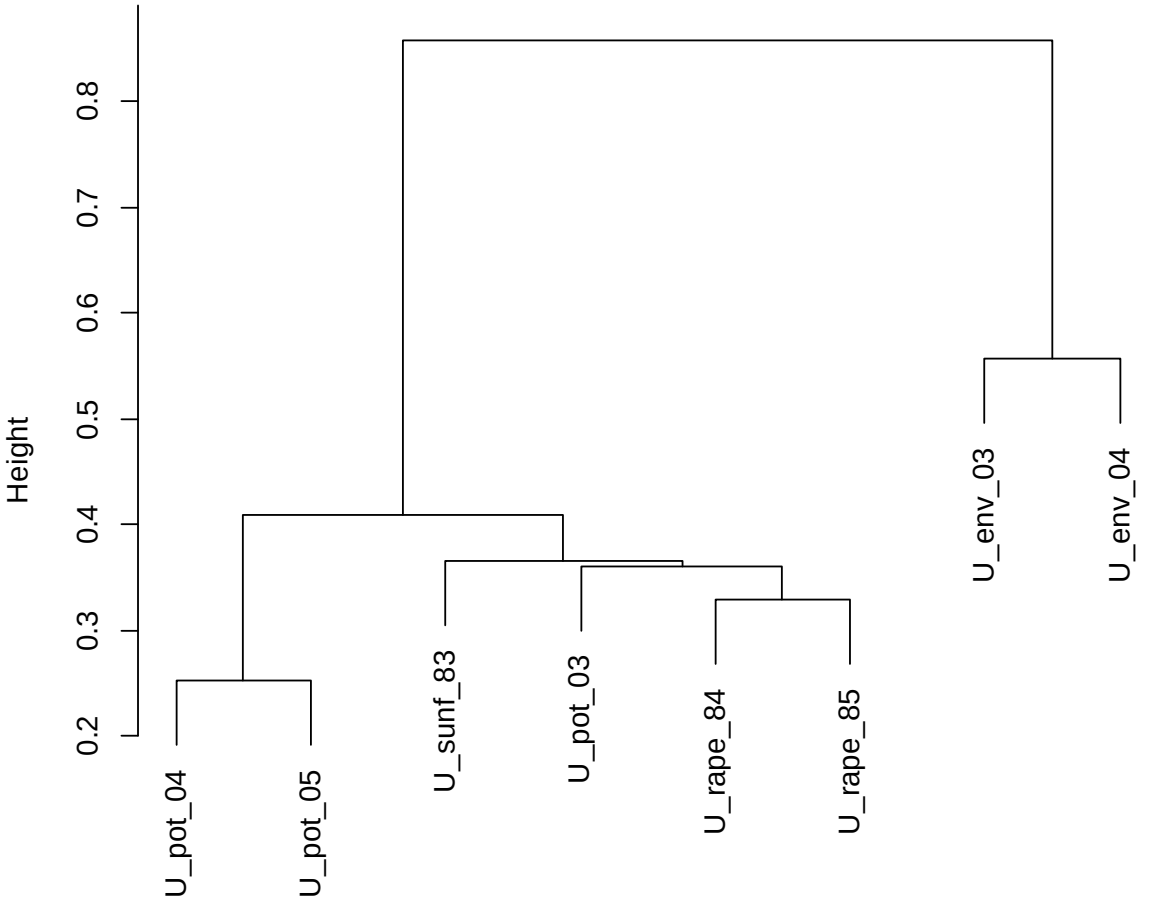

Рисунок 28. – Дендрограмма сходства комплексов жужелиц различных участков агроландшафта Тосненской лаборатории ВИЗР. Дистанционная матрица получена с помощью индекса Брея. Кластеризация проведена методом single. Обозначения см. на рисунке 27.

В пос. Ушаки на опушке леса наиболее массовым видом жужелиц был *Pterostichus niger* Schall. (42.4 % от общего количества собранных в 2003 г. особей карабид и 34.5 % – в 2004 г.) (таблица 11). Более низкие показатели относительного обилия получены для *Trechus secalis* Pk. (36.4 % в 2003 г. и 20.7 % в 2004 г.) и *Pterostichus melanarius* Ill. (15.2 % в 2003 г. и 24.1 % в 2004 г.). Все доминирующие на опушке леса виды жужелиц встречались и на полях, из них наиболее массовым там был отмечен *P. melanarius*.

Динамическая плотность особей *P. melanarius* была значительно выше на полях, чем на примыкающих к ним опушках соснового леса. В 2003 году

средняя динамическая плотность жужелиц этого вида на поле картофеля в 4.9 раза превышала плотность этого вида на опушке леса, а в 2004 году – в 2.4 раза (таблица 11).

Таблица 11. – Средняя динамическая плотность (особей на 10 л.-с.) и видовое разнообразие жужелиц за разные годы в агроландшафте Тосненской лаборатории ВИЗР

	Опушка леса, 2003	Опушка леса, 2004	Подсолнечник, 1983	Рапс		Картофель		
				1984	1985	2003	2004	2005
Carabus cancellatus	0	0.02	0.97	0.49	1.35	0.08	0.08	0.09
Clivina fossor	0	0	0.11	0.03	0.46	0.24	0.11	0.02
Trechus secalis	0.54	0.12	0.07	0.08	0	0	0	0.01
Bembidion lampros	0	0	0.76	0.06	0.13	0.09	0.11	0.02
B. properans	0	0	0.79	0.25	0.42	0.39	0.02	0.10
B. quadrimaculatum	0	0	1.46	0.16	0.19	0.20	0.94	0.61
Poecilus cupreus	0	0	2.94	3.22	2.92	4.17	4.00	3.22
P. versicolor	0	0.06	0.21	0	0.02	0.01	0.02	0.07
Pterostichus melanarius	0.23	0.14	0.18	0	0.10	1.12	0.33	0.22
P. niger	0.63	0.20	0.23	0.55	1.02	0.45	0.06	0.21
Harpalus affinis	0	0	0.19	0.37	0.48	0.56	0.36	0.13
H. rufipes	0	0	1.81	2.95	1.21	3.70	0.34	0.25
Другие виды	0.09	0.03	3.25	0.82	2.59	3.99	1.13	1.05
Суммарная уловистость	**1.49**	**0.57**	**12.97**	**8.98**	**10.89**	**15.00**	**7.50**	**6.00**
Всего видов	5	7	46	24	27	34	26	29
Видовое богатство, Dmg	1.14	1.78	6.11	3.62	4.15	4.54	4.05	4.27
Показатель разнообразия Шеннона, H	0.54	0.70	1.18	0.81	1.03	0.97	0.82	0.84
Показатель концентрации доминирования Симпсона, C	0.33	0.23	0.10	0.25	0.14	0.17	0.31	0.30
Индекс доминирования Бергера–Паркера, d	0.42	0.35	0.22	0.36	0.27	0.30	0.53	0.54

Другие виды жужелиц на примыкающей к полям опушке соснового леса в агроландшафте Тосненской лаборатории ВИЗР встречались редко. За два года наблюдений в этом биотопе не было отмечено ни одного экземпляра наиболее массовых на полях видов – *Harpalus rufipes* и *Poecilus cupreus* (Коваль, Гусева, 2009).

На рисунках 29 и 30 приведены результаты кластеризации дистанционной матрицы и бутстреп индексы, позволяющие оценить достоверность ветвлений дендрограммы.

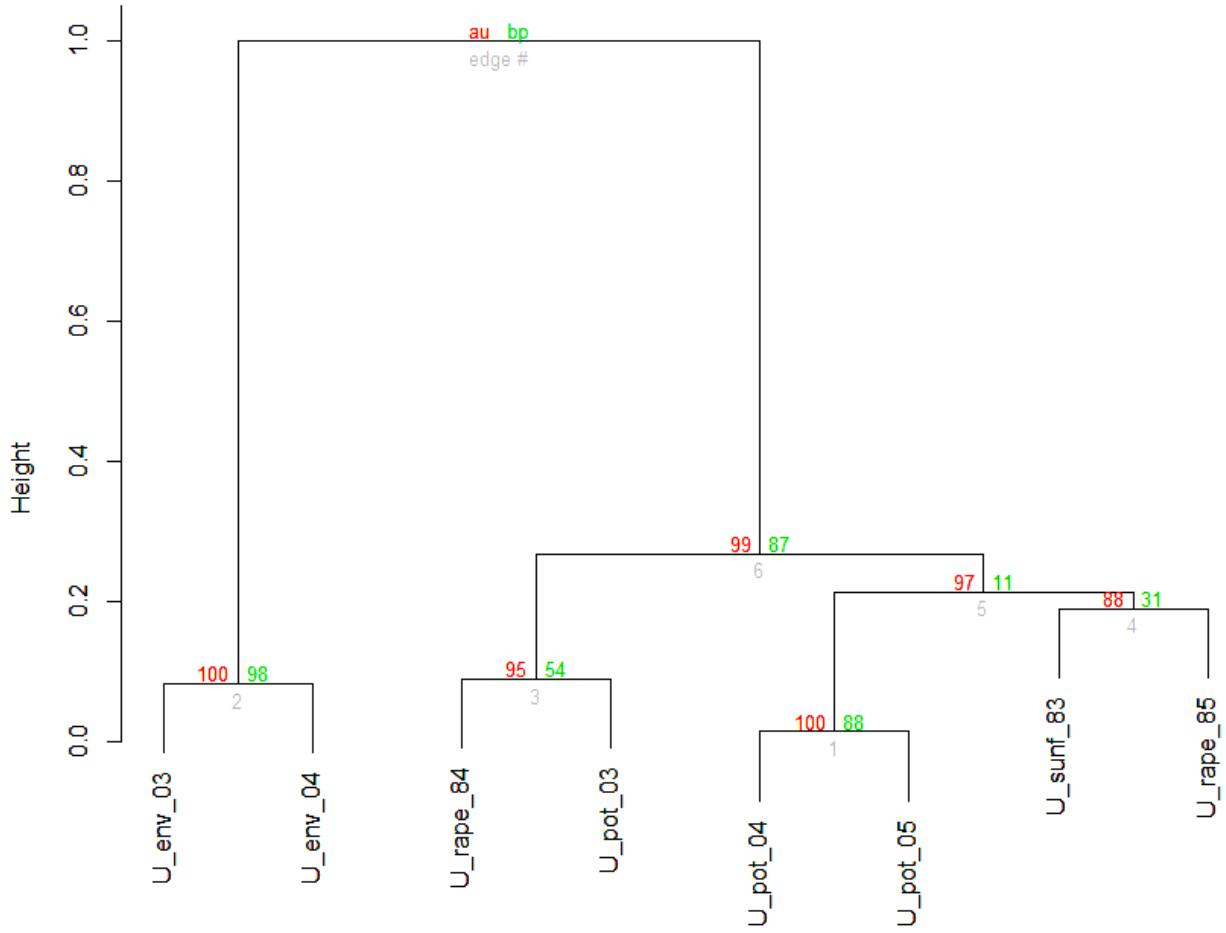

Рисунок 29. – Дендрограмма сходства комплексов жужелиц различных участков агроландшафта Тосненской лаборатории ВИЗР. Кластеризация проведена методом complete. Метод расчета дистанционной матрицы – correlation. U_sunf_83 – поле подсолнечника; U_rape_84 и U_rape_85 – поля рапса; U_pot_03, U_pot_04 и U_pot_05 – поля картофеля; U_env_03 и U_env_04 – опушки соснового леса.

На рисунках 29-30 **au** соответствует более точным (**A**pproximately **U**nbiased) значениям вероятности формирования кластеров. Очевидно, что эти значения индексов показывают очень высокую вероятность формирования кластеров, особенно кластера, в который входят комплексы жужелиц, 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 дистанционной матрицы различными методами (single, complete и average).

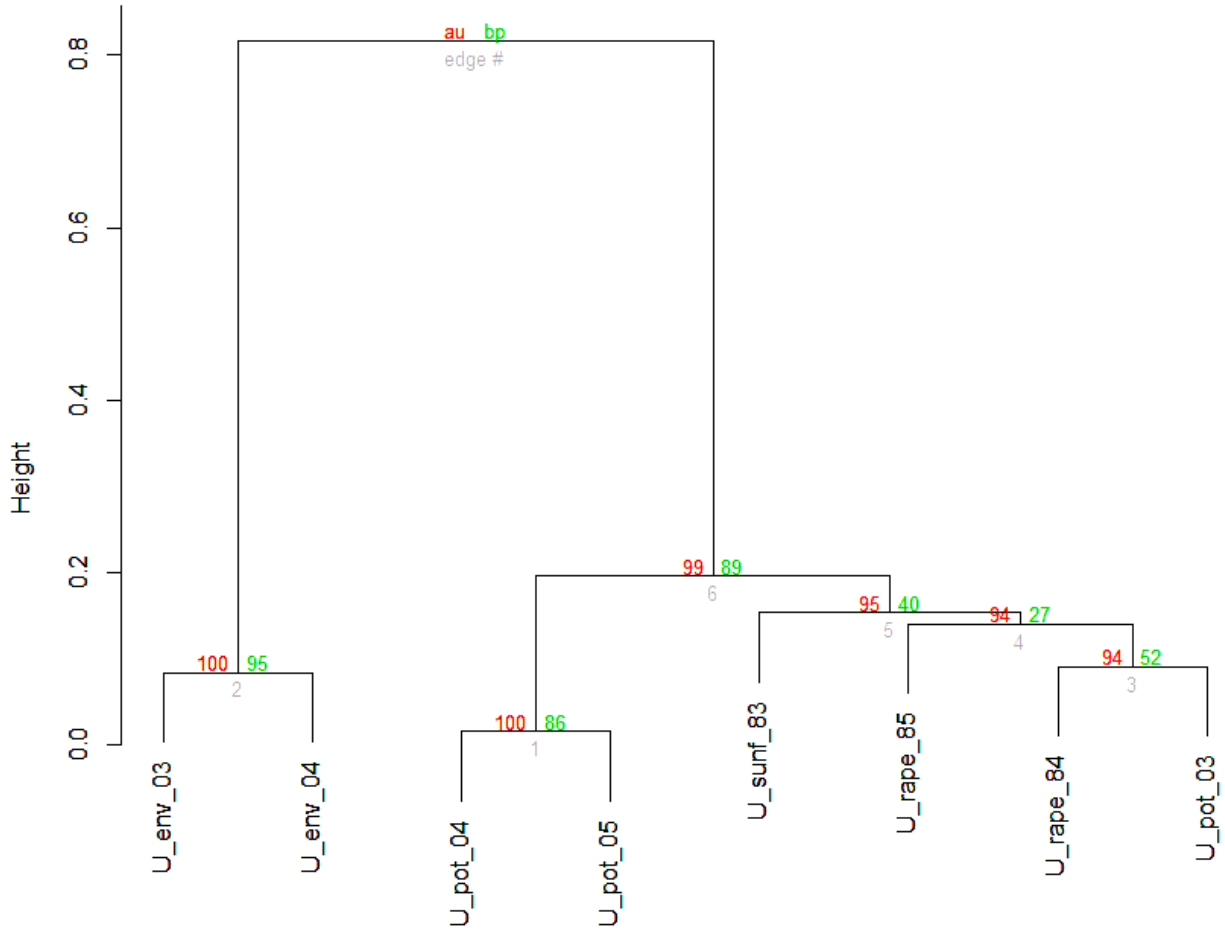

Рисунок 30. – Дендрограмма сходства комплексов жужелиц различных участков агроландшафта Тосненской лаборатории ВИЗР. Кластеризация проведена методом single. Метод расчета дистанционной матрицы – correlation. Обозначения – см. рисунок 29.

Таким образом, комплекс жужелиц, обитающих на примыкающих к полях Тосненской лаборатории ВИЗР опушкам соснового леса, значительно обособлен от формирующихся на полях комплексов этих жесткокрылых, отличается по видовому составу и структуре доминирования и не может являться источником увеличения численности этих энтомофагов на полях.

Сходные закономерности были отмечены в агроландшафте МОС АФИ. На рисунках 31 и 32 представлены полученные различными методами дендрограммы сходства комплексов жужелиц различных участков агроландшафта.

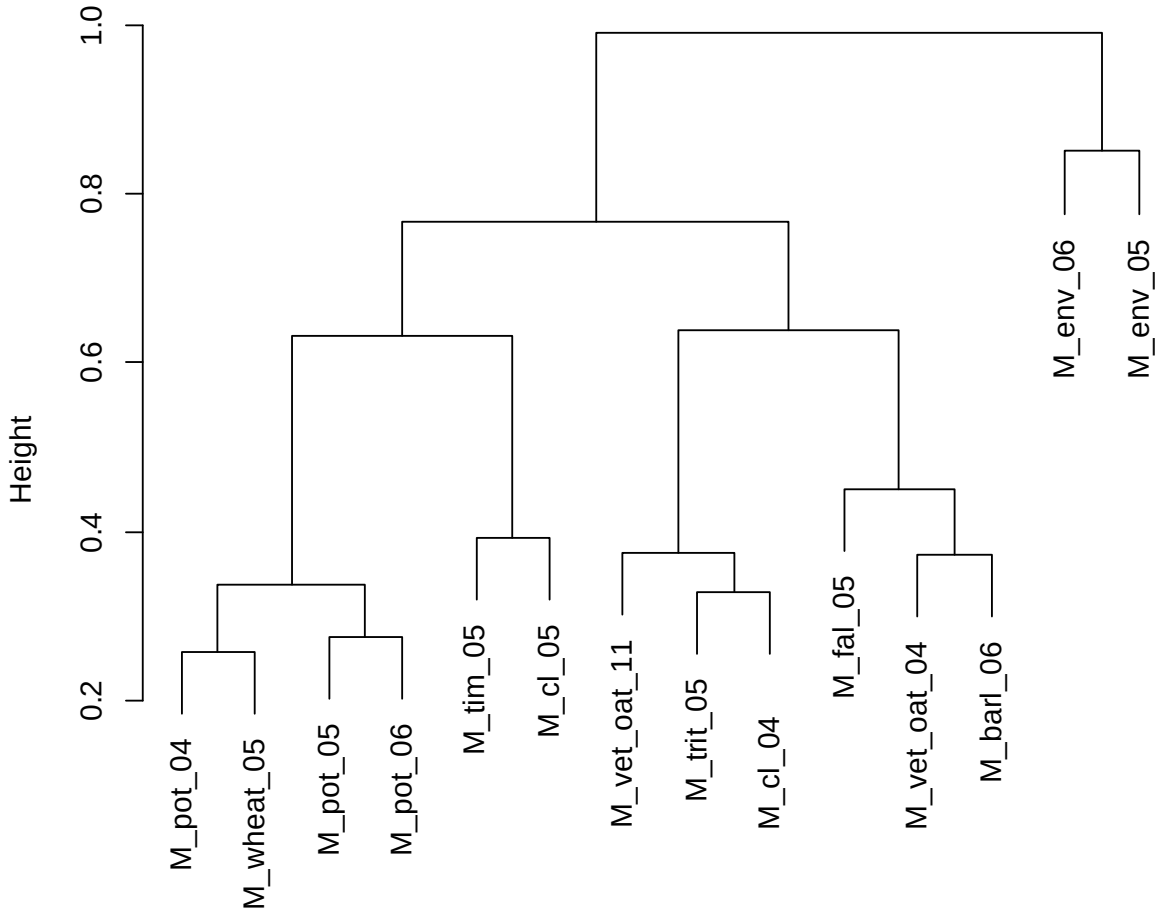

Рисунок 31. – Дендрограмма сходства комплексов жужелиц различных участков агроландшафта МОС АФИ. Дистанционная матрица получена с помощью индекса Брея. Кластеризация проведена методом complete. M_fal_05 – поле чистого пара; M_wheat_05 – поле пшеницы; M_pot_04, M_pot_05 и M_pot_06 – поля картофеля; M_barl_06 – поле ячменя; M_trit_05 – поле озимой тритикале; M_cl_04 – поле клевера с тимофеевкой и подсевом вики; M_cl_05 – поле клевера с тимофеевкой; M_tim_05 – поле тимофеевки;

M_vet_oat_04 и M_vet_oat_11 – поля вико-овсяной смеси, M_env_05 – опушка леса, M_env_06 – обочина поля.

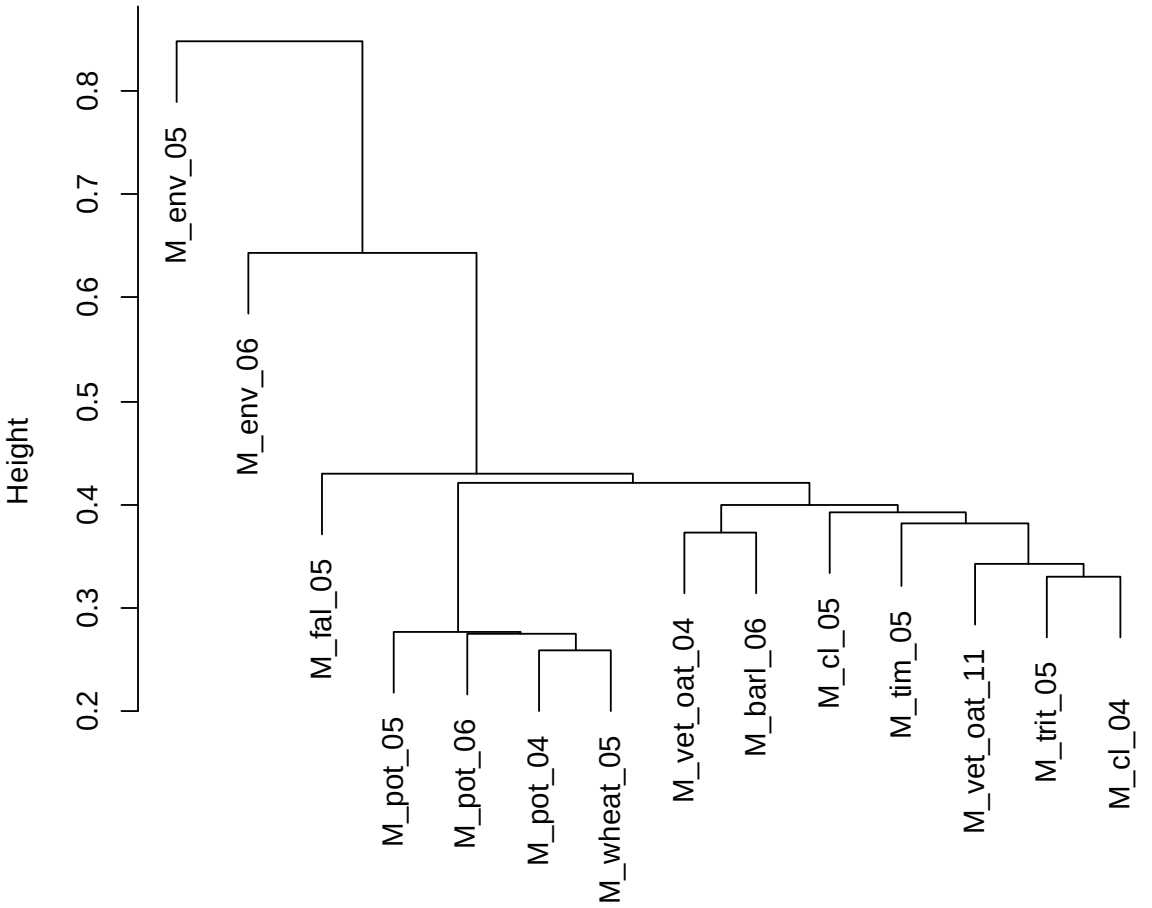

Рисунок 32. – Дендрограмма сходства комплексов жужелиц различных участков агроландшафта МОС АФИ. Дистанционная матрица получена с помощью индекса Брея. Кластеризация проведена методом single. Обозначения – см. рисунок 31.

В агроландшафте МОС АФИ на опушке леса доминировали жужелицы: *Trechus secalis* (38.2 %), *Synuchus vivalis* (25.7 %), *Pterostichus niger* (10.3 %), *P. oblongopunctatus* (7.4 %) и *Carabus glabratus* (5.1 %), а на обочинах полей – *Poecilus versicolor* (51.2 %), *P. cupreus* (11.6 %), *P. oblongopunctatus* (9.5 %), *Carabus cancellatus* (5.9 %) и *P. niger* (5.7 %). Сходные данные по отдельным видам были получены и в других регионах. Так, наиболее массовый на опушках лесов *Trechus secalis* в зоне смешанных лесов Подмосковья доминировал в различных типах леса, а отдельные представители этого вида встречались во всех обследованных биотопах, включая обрабатываемые

земли (Шарова, 1971). В условиях Швеции *T. secalis* также предпочитает леса (Wallin, 1987).

Доминирующие на опушках лесов и обочинах полей лесные виды – *Pterostichus niger* и *P. oblongopunctatus* в агроландшафте МОС АФИ изредка встречались на полях с густым травостоем. *Poecilus versicolor* на полях севооборота был немногочислен, за исключением полей многолетних трав. В других районах Ленинградской области этот вид доминирует на залежных землях и в садах. *Poecilus cupreus* является одним из наиболее массовых видов в агроландшафтах Северо-Запада России. На стационаре МОС АФИ средняя динамическая плотность жужелиц этого вида на полях севооборота в большинстве случаев намного выше, чем на обочинах полей (табл. 9).

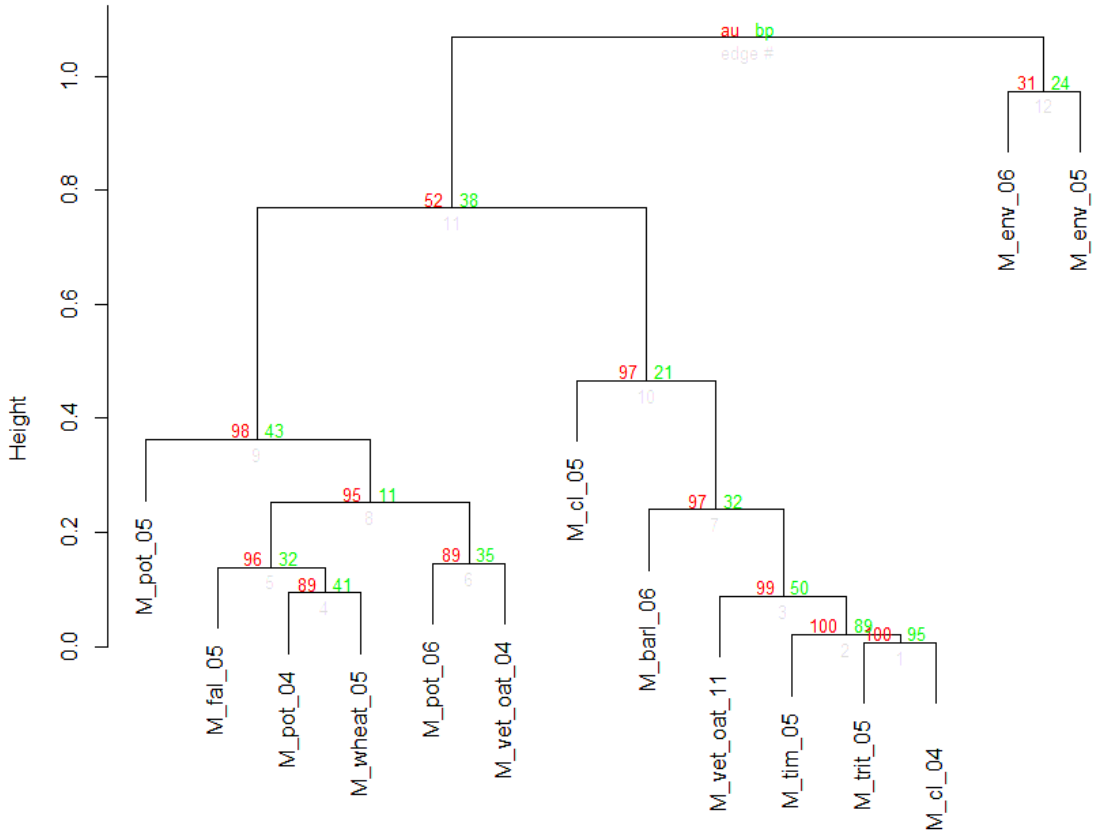

Рисунок 33. – Дендрограмма сходства комплексов жужелиц различных участков агроландшафта МОС АФИ. Кластеризация проведена методом complete. Метод расчета дистанционной матрицы – correlation. M_fal_05 – поле чистого пара; M_wheat_05 – поле пшеницы; M_pot_04, M_pot_05 и M_pot_06 – поля картофеля; M_barl_06 – поле ячменя; M_trit_05 – поле озимой тритикале; M_cl_04 – поле клевера с тимофеевкой и подсевом вики; M_cl_05 – поле клевера с тимофеевкой; M_tim_05 – поле тимофеевки;

M_vet_oat_04 и M_vet_oat_11 – поля вико-овсяной смеси, M_env_05 – опушка леса, M_env_06 – обочина поля.

Близкие результаты были получены и в Московской области, где в течение всего сезона жуки этого вида предпочитали поля их обочинам, преобладая при пике численности в центральной зоне полей (Сезонная динамика …, 2000).

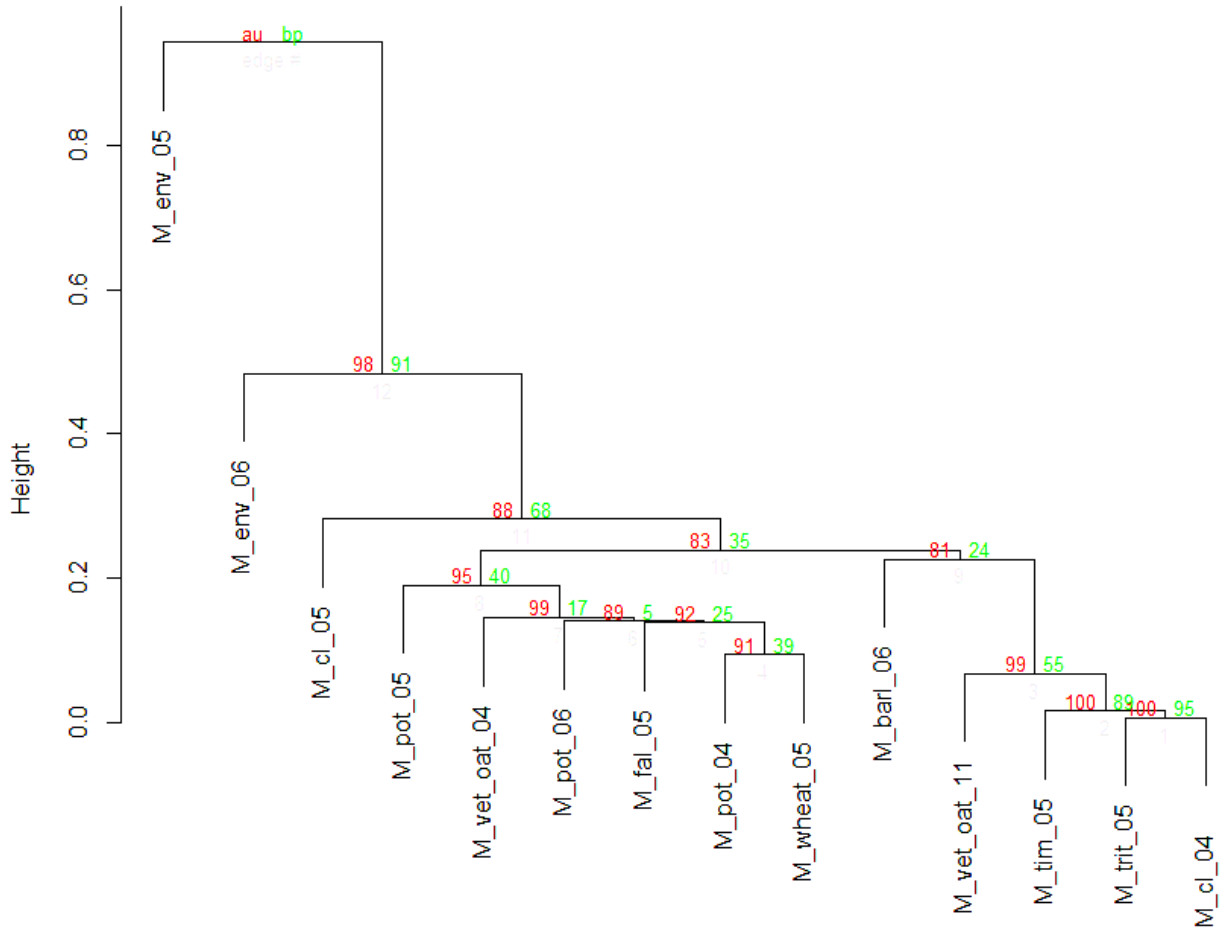

Рисунок 34. – Дендрограмма сходства комплексов жужелиц различных участков агроландшафта МОС АФИ. Кластеризация проведена методом single. Метод расчета дистанционной матрицы – correlation. Обозначения – см. рисунок 33.

На рисунках 33 и 34 приведены результаты кластеризации дистанционной матрицы и бутстреп индексы, позволяющие оценить достоверность ветвлений дендрограммы. Значения индексов **au** соответствует более точным (**A**pproximately **U**nbiased) значениям вероятности формирования кластеров. Бутстреп анализ при кластеризации дистанционной

матрицы методом complete показал невысокую вероятность формирования кластера, в которых входят комплексы жужелиц, формирующиеся в условиях агроландшафта МОС АФИ на опушке леса (M_env_05) и на обочине(M_env_06), непосредственно примыкающей к полю (**au** = 31).

Комплексы жужелиц, формирующиеся на обочинах, занимают промежуточное положение между комплексами этих жесткокрылых, складывающихся на опушках лесов и на полях, занятых различными сельскохозяйственными культурами, что наглядно проявилось при кластеризации дистанционной матрицы методами single и average (рисунки 34 и 35).

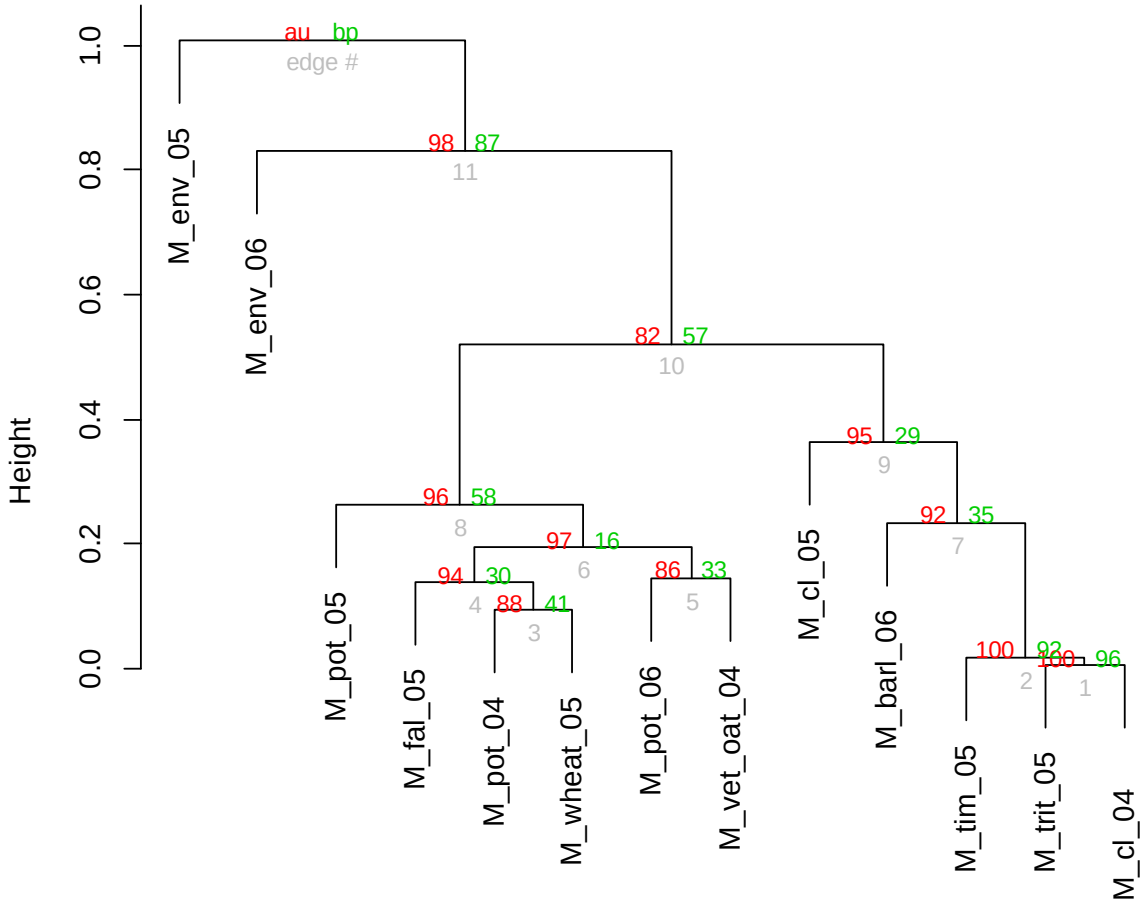

Рисунок 35. – Дендрограмма сходства комплексов жужелиц различных участков агроландшафта МОС АФИ. Кластеризация проведена методом average. Метод расчета дистанционной матрицы – correlation. Обозначения – см. рисунок 33.

Большие различия были выявлены при изучении комплексов стафилинов полей и окружающих их участков. Кластеризация дистанционной матрицы, проведенная различными методами (рисунки 36 и 37), показала сильную обособленность комплексов стафилинид, формирующихся на полях Тосненской лаборатории ВИЗР, и комплексов этих жуков на примыкающих к полям опушках лесов.

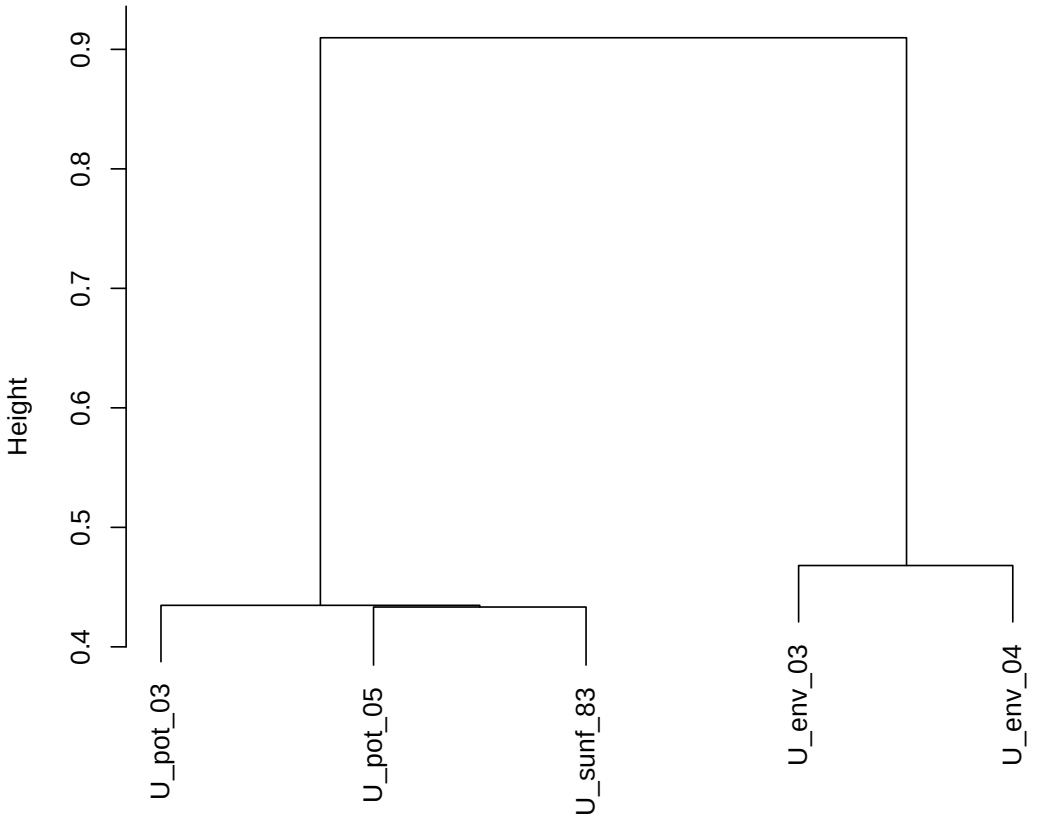

Рисунок 36. – Дендрограмма сходства комплексов стафилинид различных участков агроландшафта Тосненской лаборатории ВИЗР. Дистанционная матрица получена с помощью индекса Брея. Кластеризация проведена методом single. U_sunf_83 – поле подсолнечника; U_pot_03 и U_pot_05 – поля картофеля; U_env_03 и U_env_04 – опушки соснового леса.

В агроландшафте Тосненской лаборатории ВИЗР на опушке леса в 2003 году доминировали стафилины *Drusilla canaliculata* и *Eucnecosum brachypterum* (соответственно 43.9 и 9.8 % от общего количества собранных особей стафилинов), а в 2004 году – *D. canaliculata* (40.0 %), *Tachinus corticinus* (10.9 %), *Sepedophilus marschami* (10.9 %) и *Acrotona fungi* (7.3 %)

(таблица 12). При этом за все годы исследований в пос. Ушаки на полях не было отмечено ни одного экземпляра доминирующих на опушках леса *D. canaliculata, E. brachypterum* и *S. marschami*. В этих условиях на полях регистрировались только отдельные представители *A. fungi* и *T. corticinus*. Следует также заметить, что на опушках леса за весь период наблюдений не было отмечено ни одного экземпляра доминирующих на полях видов стафилинов, как то: *Tachyporus chrysomelinus, Philonthus atratus* и *Anotylus rugosus*.

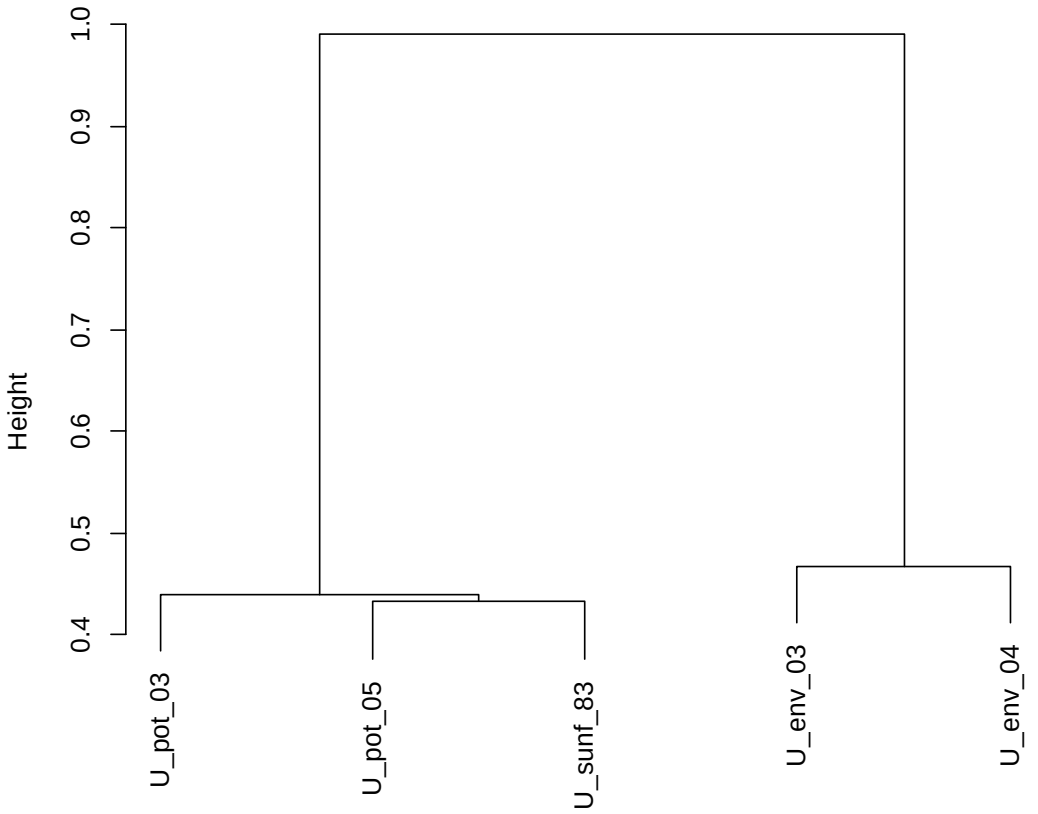

Рисунок 37. – Дендрограмма сходства комплексов стафилинид различных участков агроландшафта Тосненской лаборатории ВИЗР. Дистанционная матрица получена с помощью индекса Брея. Кластеризация проведена методом complete. Обозначения – см. рисунок 36.

Данные по средней динамической плотности стафилинид в агроландшафте Тосненской лаборатории ВИЗР представлены в таблице 12. В данных условиях в связи с чрезмерным переувлажнением почвы наблюдались невысокие показатели обилия этих жесткокрылых.

Таблица 12. – Средняя динамическая плотность (особей на 10 л.-с.) и видовое разнообразие стафилинид за разные годы в агроландшафте Тосненской лаборатории ВИЗР

	Опушка леса, 2003	Опушка леса, 2004	Подсол-нечник, 1983	Картофель	
				2003	2005
Eucnecosum brachypterum	0.18	0.04	0	0	0
Anotylus rugosus	0	0	0.27	0.07	0.14
Stenus biguttatus	0	0	0.02	0.02	0.06
Rugilus erichsoni	0.09	0.04	0	0	0
Philonthus atratus	0	0	0.12	0.10	0.10
Ph. carbonarius	0	0	0.10	0	0.06
Ischnosoma splendida	0.09	0.02	0.02	0.03	0
Sepedophilus immaculatus	0.09	0.04	0	0	0
Tachinus corticinus	0.09	0.12	0	0.01	0
Tachyporus chrysomelinus	0	0	0.08	0.12	0.20
Drusilla canaliculata	0.81	0.43	0	0	0
Aloconota gregaria	0	0	0	0.05	0.04
Acrotona fungi	0.04	0.08	0	0.04	0
Aleochara bipustulata	0	0	0.05	0.05	0.06
Другие виды	0.41	0.31	0.37	0.39	0.53
Суммарная уловистость	**1.80**	**1.08**	**1.03**	**0.88**	**1.19**
Всего видов	16	16	24	26	25
Видовое богатство, Dmg	3.71	3.74	4.97	5.58	5.02
Показатель разнообразия Шеннона, H	0.91	0.96	1.14	1.30	1.24
Показатель концентрации доминирования Симпсона, C	0.23	0.18	0.11	0.06	0.07
Индекс доминирования Бергера–Паркера, d	0.45	0.38	0.26	0.14	0.17

На рисунках 38 и 39 приведены результаты кластеризации дистанционной матрицы и бутстреп индексы, позволяющие оценить

достоверность ветвлений дендрограммы. Значения индексов **au** соответствует более точным (**A**pproximately **U**nbiased) значениям вероятности формирования кластеров. Бутстреп анализ при кластеризации методами complete, single и average показал очень высокую (**au** = 100) вероятность формирования кластера, включающего поля и кластера, включающего опушки леса.

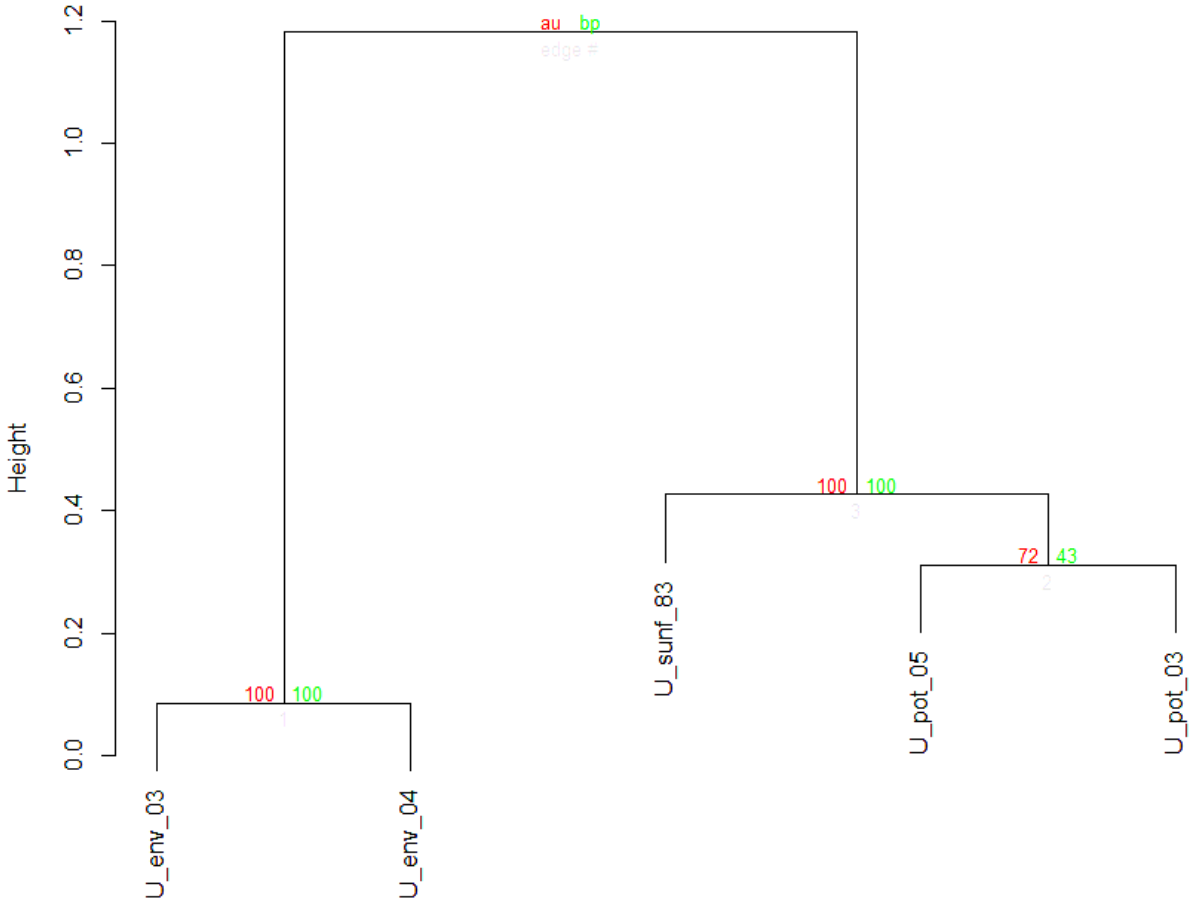

Рисунок 38. – Дендрограмма сходства комплексов стафилинид различных участков агроландшафта Тосненской лаборатории ВИЗР. Кластеризация проведена методом complete. Метод расчета дистанционной матрицы – correlation. U_sunf_83 – поле подсолнечника; U_pot_03 и U_pot_05 – поля картофеля; U_env_03 и U_env_04 – опушки соснового леса.

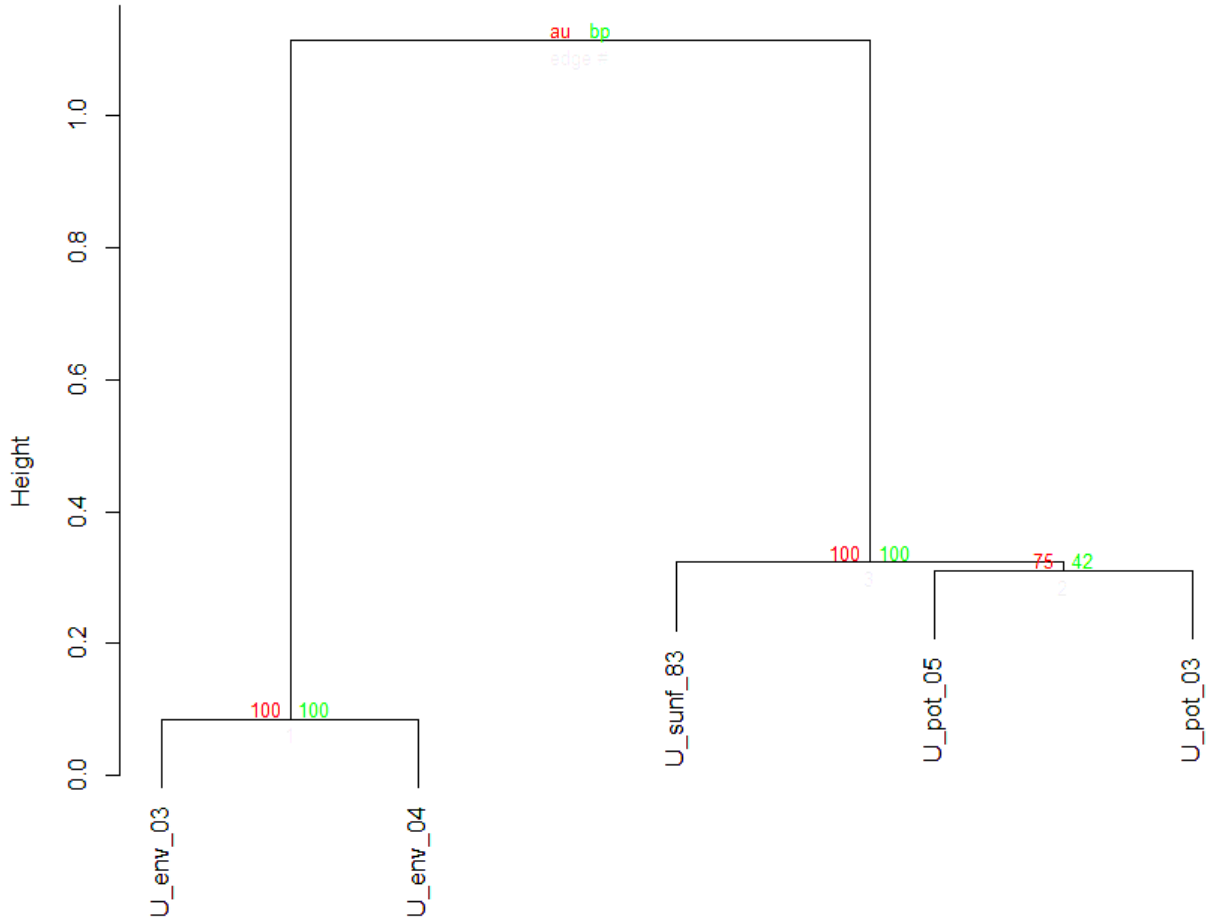

Рисунок 39. – Дендрограмма сходства комплексов стафилинид различных участков агроландшафта Тосненской лаборатории ВИЗР. Кластеризация проведена методом single. Метод расчета дистанционной матрицы – correlation. Обозначения – см. рисунок 38.

На супесчаной почве в д. Меньково на опушке леса в 2005 году доминирующими видами стафилинов были: *D. canaliculata* (39.7 %), *A. fungi* (8.8 %), *S. marschami* (10.9 %) и *Omalium caesum* Grav. (6.9 %), а на обочине в 2006 году – *D. canaliculata* (73.8 %) и *S. marschami* (7.8 %). Из отмеченных видов на полях картофеля встречался только стафилин *A. fungi* (7.6 % от общего количества зарегистрированных особей в 2005 г. и 4.4 % в 2006 г.). Наиболее массовый на полях картофеля в 2005 и 2006 гг. стафилин *Aleochara bipustulata* (относительное обилие указанного вида составило соответственно 25.6 и 39.3 %) также как и другой обычный для полей картофеля вид – *A. rugosus* не были отмечены на опушке леса и на обочине. При этом в

указанных окружающих биотопах встречались лишь отдельные экземпляры доминирующего на полях картофеля *Aloconota gregaria*.

Кластерный анализ, проведенный различными методами (рисунки 40 и 41), показал сильную обособленность комплексов стафилинид, формирующихся на опушках лесов и обочинах в агроландшафте МОС АФИ (M_env_05 и M_env_06).

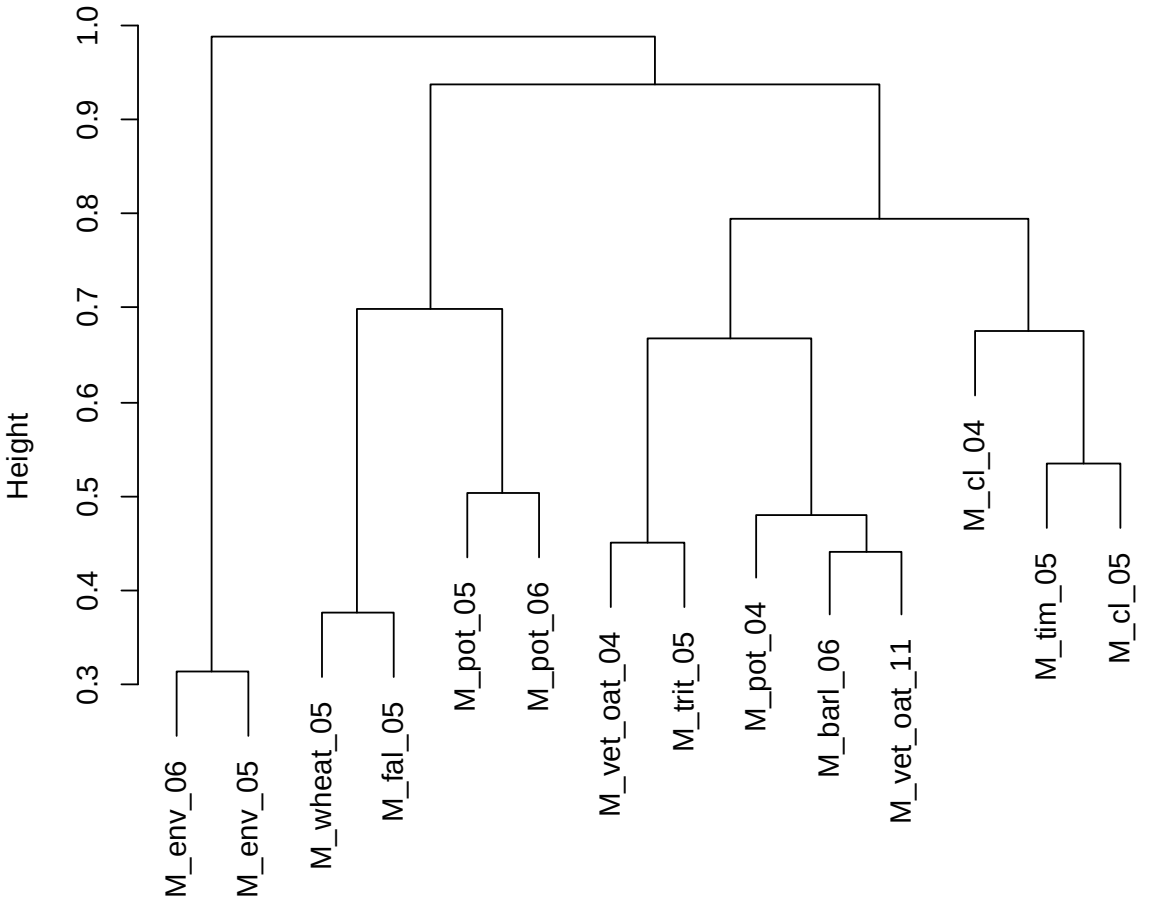

Рис. 40. – Дендрограмма сходства комплексов стафилинид различных участков агроландшафта МОС АФИ. Дистанционная матрица получена с помощью индекса Брея. Кластеризация проведена методом complete. M_fal_05 – поле чистого пара; M_wheat_05 – поле пшеницы; M_pot_04, M_pot_05 и M_pot_06 – поля картофеля; M_barl_06 – поле ячменя; M_trit_05 – поле озимой тритикале; M_cl_04 – поле клевера с тимофеевкой и подсевом вики; M_cl_05 – поле клевера с тимофеевкой; M_tim_05 – поле тимофеевки; M_vet_oat_04 и M_vet_oat_11 – поля вико-овсяной смеси, M_env_05 – опушка леса, M_env_06 – обочина поля.

Среди стафилинов, обитающих на обочинах, доминируют редкие для полей виды. Так, на стационаре МОС АФИ в 2006 году 73.8 % особей стафилинов, собранных на обочине поля, относилось к виду *Drusilla canaliculata*, а 7.8 % – к *Sepedophilus marschami* (остальные 37 видов не относилось к числу доминирующих). При этом на полях регистрировались только отдельные особи указанных видов. Исследования, проведенные в Московской области, также показали, что *D. canaliculata* является видом, всегда предпочитающим обочины полям и встречающимся только в краевой зоне последних (Сезонная динамика …, 2002). В Чехии представители этого вида стафилинов предпочитали затененные заросшие сорняками участки полей (Honěk, 1997).

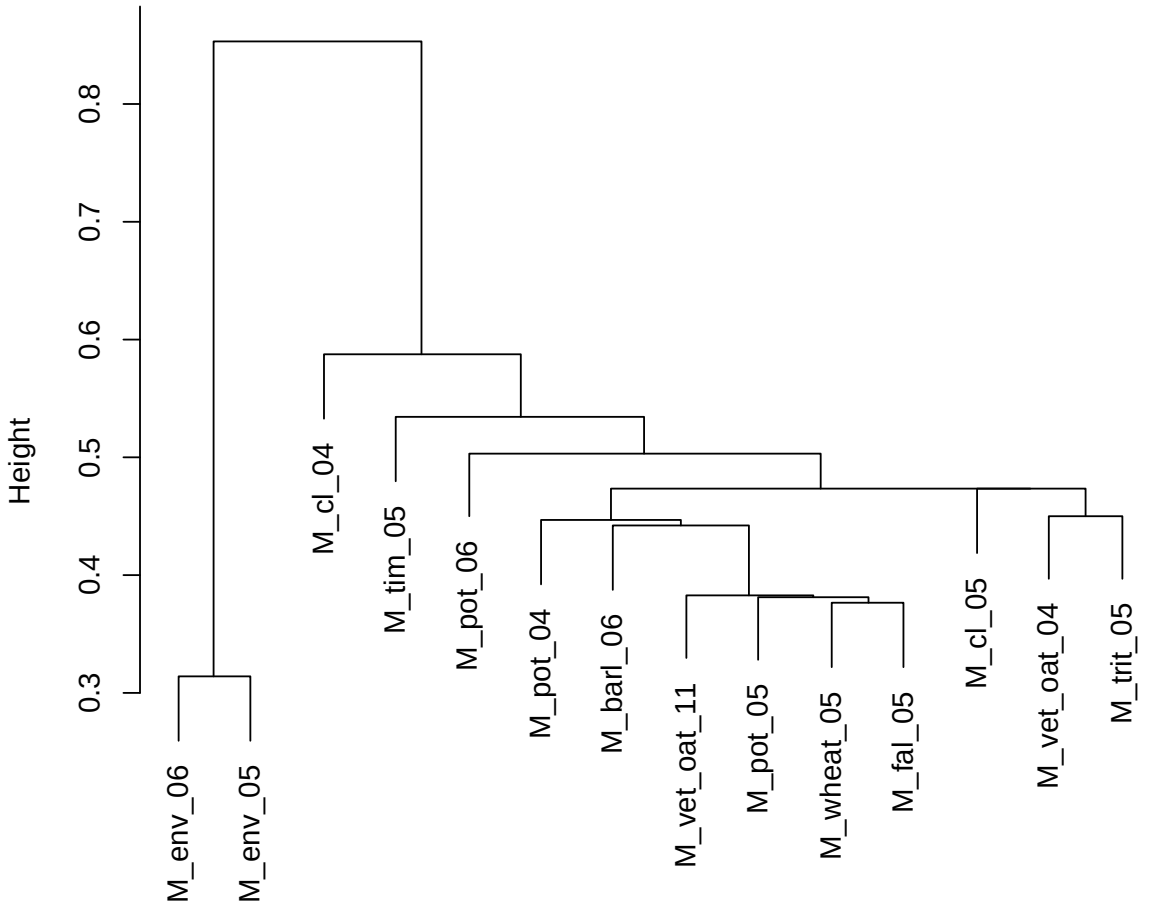

Рисунок 41. – Дендрограмма сходства комплексов стафилинид различных участков агроландшафта МОС АФИ. Дистанционная матрица получена с помощью индекса Брея. Кластеризация проведена методом single. Обозначения – см. рисунок 40.

На рисунках 42 и 43 приведены результаты кластеризации дистанционной матрицы и бутстреп индексы, позволяющие оценить достоверность ветвлений дендрограммы. Значения индексов **au** соответствует более точным (**A**pproximately **U**nbiased) значениям вероятности формирования кластеров. Бутстреп анализ показал самую высокую (**au** = 98 при кластеризации методами complete и average и **au** = 99 при кластеризации методом single) вероятность формирования кластера, включающего включающего опушки леса и обочины полей (M_env_05 и M_env_06).

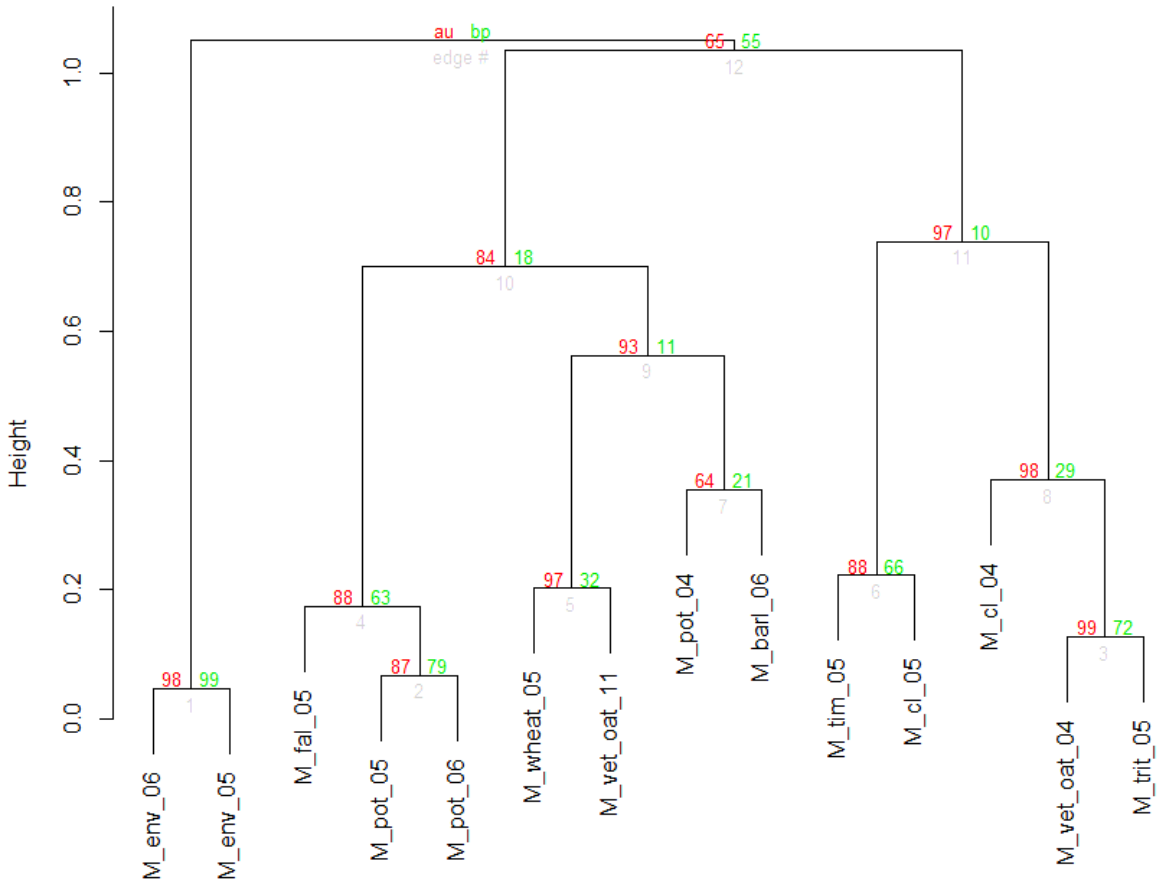

Рисунок 42. – Дендрограмма сходства комплексов стафилинид различных участков агроландшафта МОС АФИ. Кластеризация проведена методом complete. Метод расчета дистанционной матрицы – correlation. M_fal_05 – поле чистого пара; M_wheat_05 – поле пшеницы; M_pot_04, M_pot_05 и M_pot_06 – поля картофеля; M_barl_06 – поле ячменя; M_trit_05 – поле озимой тритикале; M_cl_04 – поле клевера с тимофеевкой и подсевом вики; M_cl_05 – поле клевера с тимофеевкой; M_tim_05 – поле тимофеевки; M_vet_oat_04 и M_vet_oat_11 – поля вико-овсяной смеси, M_env_05 – опушка леса, M_env_06 – обочина поля.

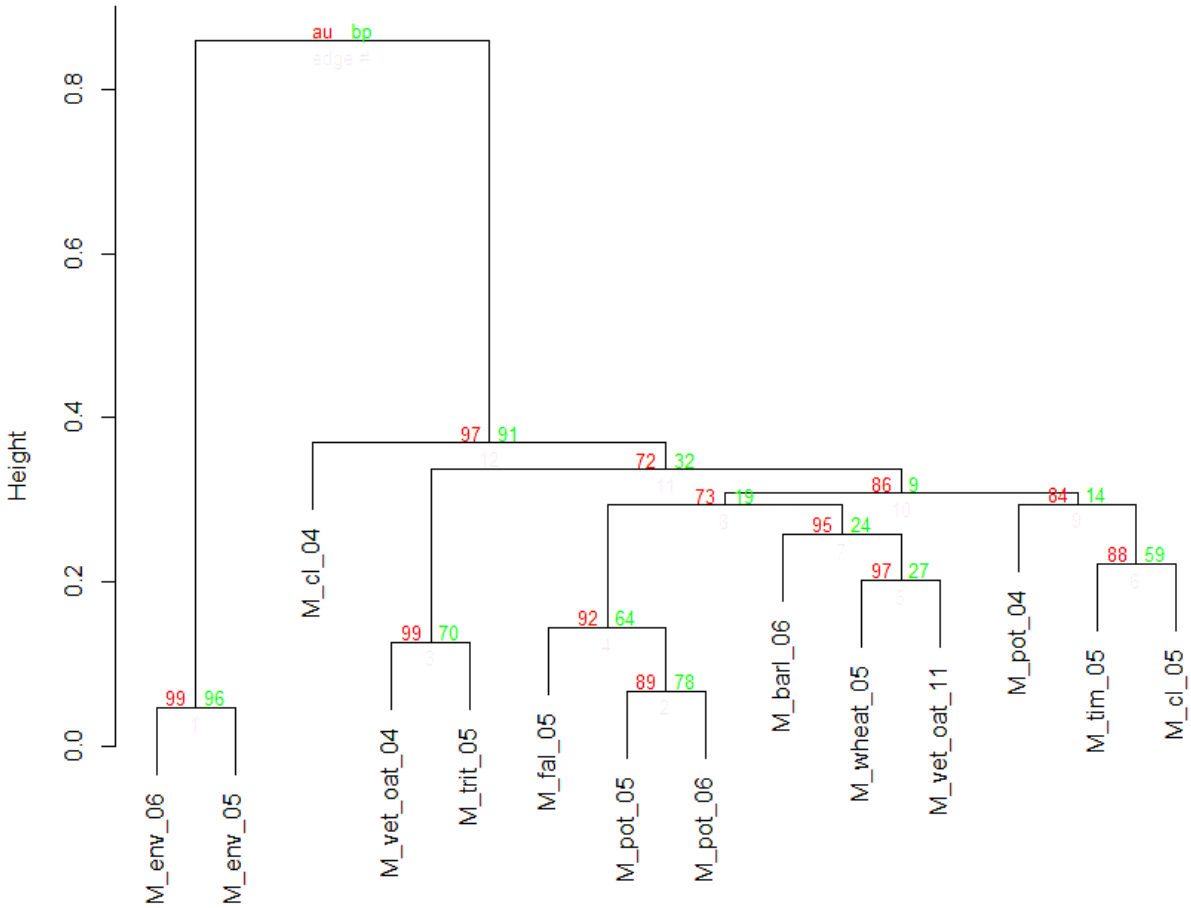

Рисунок 43. – Дендрограмма сходства комплексов стафилинид различных участков агроландшафта МОС АФИ. Кластеризация проведена методом single. Метод расчета дистанционной матрицы – correlation. Обозначения – см. рисунок 42.

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

Важной задачей является оценка биоразнообразия комплексов жужелиц и стафилинид на участках агроландшафта, непосредственно примыкающих к полям. Это необходимо для ответа на вопрос о том, могут ли эти участки способствовать увеличению биоразнообразия напочвенных хищников всего агроландшафта в целом и отдельных полей в частности. Существует мнение о том, что «обочины это основной элемент агроэкосистемы, способствующий ее устойчивости», в связи с тем, что на

обочине видов хищников больше, чем в поле (Чернышев, 2001). Для сравнительной оценки биоразнообразия жужелиц и стафилинид на полях и примыкающих к ним биотопах был проведен подсчет различных показателей (видового богатства Маргалефа Dmg, показателя разнообразия Шеннона H, показателя концентрации доминирования Симпсона C и индекса доминирования Бергера – Паркера d) для двух агробиологических стационаров – Тосненской лаборатории ВИЗР и МОС АФИ (таблицы 9–12). Была также проведена оценка биоразнообразия сообществ жужелиц и стафилинид на полях и примыкающих к ним биотопах с помощью кривых разрежения (рисунки 10–13 и 44, 45).

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 (таблицы 11 и 12). Анализ кривых разрежения также показал, что видовое богатство сообществ жужелиц и стафилинид на полях Тосненской лаборатории ВИЗР значительно выше, чем в окружающих природных биотопах (рисунки 44 и 45).

В агроландшафте МОС АФИ на обочине поля были отмечены максимальные показатели видового богатства Маргалефа для жужелиц, однако по показателю Шеннона наибольшим видовым разнообразием характеризовались поля многолетних трав (таблицы 9 и 10). Вывод о высоком видовом разнообразии комплексов жужелиц и стафилинид на полях многолетних трав подтверждается также при анализе кривых разрежения (рисунки 10-13). Это особенно характерно для комплексов стафилинид. Анализ кривых разрежения, а также их доверительных интервалов для комплексов жужелиц, складывающихся на различных участках агроландшафта МОС АФИ (рисунок 12), показал отсутствие существенных различий между кривыми разрежения, описывающими видовое богатство сообществ жужелиц на полях многолетних трав и обочинах полей.

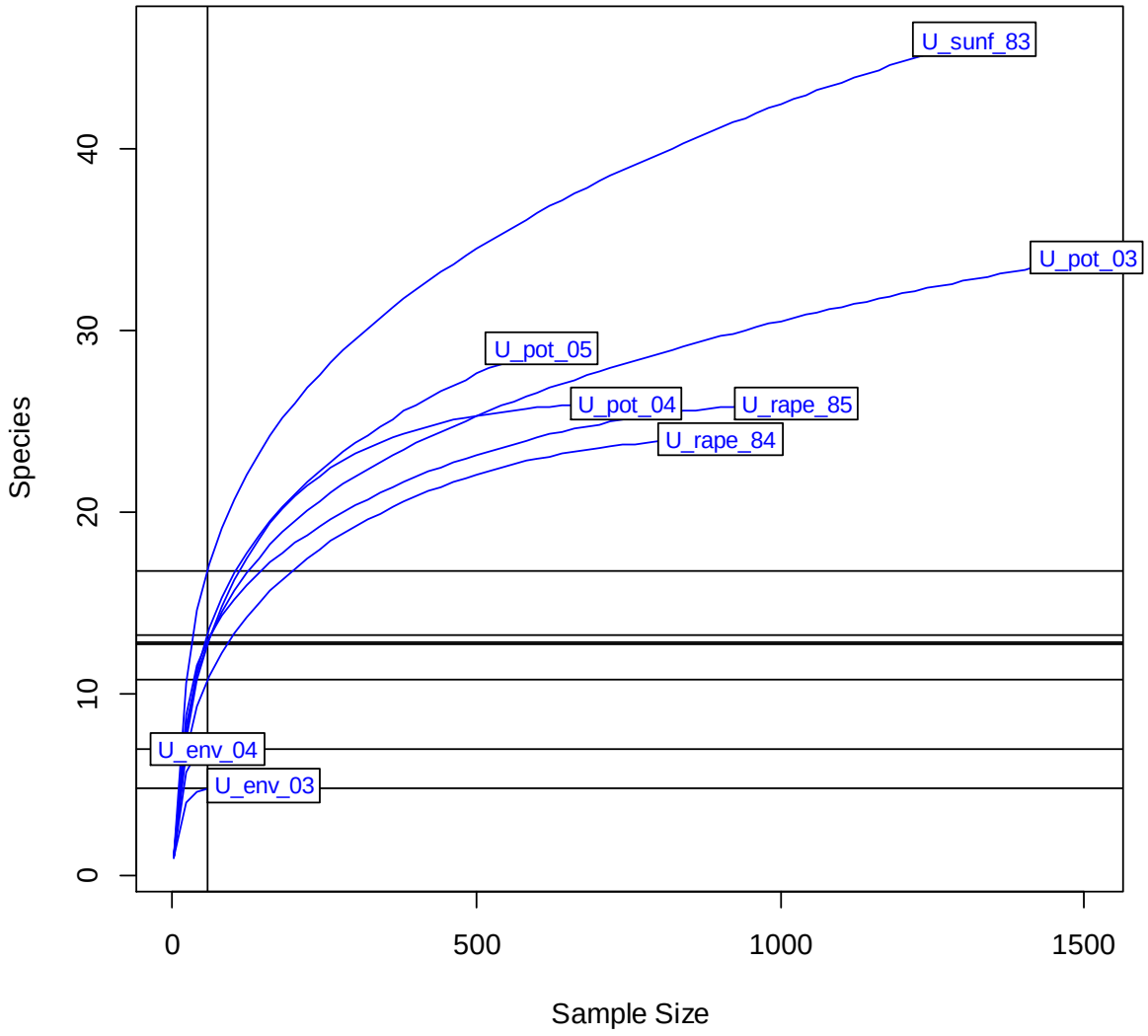

Рисунок 44. – Кривые разрежения для комплексов жужелиц различных участков агроландшафта Тосненской лаборатории ВИЗР. Species – количество видов жужелиц; Sample Size – объем выборки, экз.; U_sunf_83 – Ушаки, поле подсолнечника; U_rape_84 и U_rape_85 – поля рапса; U_pot_03, U_pot_04 и U_pot_05 – поля картофеля; U_env_03 и U_env_04 – опушки соснового леса.

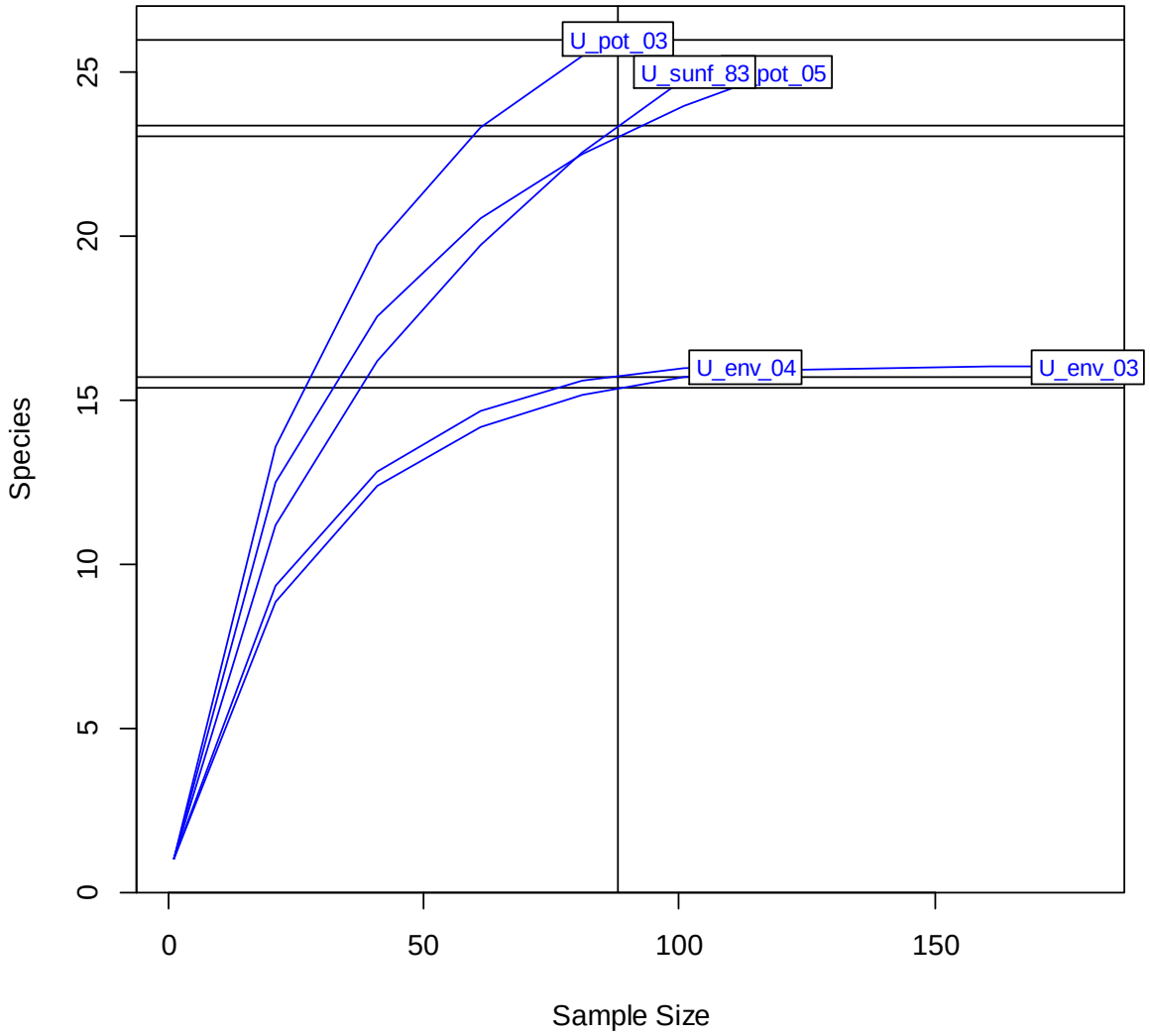

Рисунок 45. – Кривые разрежения для комплексов стафилинид различных участков агроландшафта Тосненской лаборатории ВИЗР. Species – количество видов жужелиц; Sample Size – объем выборки, экз.; U_sunf_83 – Ушаки, поле подсолнечника; U_pot_03и U_pot_05 – поля картофеля; U_env_03 и U_env_04 – опушки соснового леса.

Таким образом, исследования, проведенные в агроландшафтах двух агробиологических стационаров – Тосненской лаборатории ВИЗР и МОС АФИ, показали, что поля и примыкающие к ним обочины и опушки лесов значительно отличаются по особенностям структуры комплексов напочвенных хищных жуков. Для природных и близких к ним биотопов характерна более низкая по сравнению с полями уловистость жужелиц и в большинстве случаев – более высокая уловистость стафилинов, а также преобладание видов, редких или отсутствующих на полях. Комплексы

жужелиц и стафилинид, формирующиеся на обочинах полей и особенно на опушках лесов в условиях Северо-Запада России, не всегда характеризуются высокими показателями биоразнообразия и значительно обособлены от комплексов этих жесткокрылых, формирующихся на полях различных сельскохозяйственных культур.

Исследования, проведенные в агроценозах полупустынной зоны Нижнего Поволжья (Шарова и др., 2009), также показали, что прилегающие к полям различные биотопы характеризуются более низкой по сравнению с обрабатываемыми землями численностью жужелиц. Учитывая малую по сравнению с пашней площадь этих биотопов, «нельзя считать возможной миграцию из них значительного числа особей жужелиц» (Шарова и др., 2009). В полупустынной зоне Нижнего Поволжья, как и в районе проведения наших исследований, на прилегающих к полям биотопах массовыми являются виды, практически не встречающиеся на полях (Шарова и др., 2009).

Обилие и структура доминирования жужелиц и стафилинов, а также биоразнообразие комплексов этих жесткокрылых на полях являются следствием хозяйственной деятельности человека. Эти показатели в большинстве случаев мало связаны с обилием этих жесткокрылых в смежных с полями природных биотопах.

4.4. *Видовой состав и обилие пауков на отдельных участках агроландшафта*

Пауки (Arachnida, Aranei) являются наименее изученным компонентом комплекса напочвенных хищников. Однако для этих членистоногих характерны большое видовое разнообразие и значительная численность в агроценозах (Łuczak, 1974, 1979; Nyffeler, Benz, 1987, 1988; Nyffeler et al., 1994; Spiders as predators …, 1994; Nyffeler, 1999; Сейфулина, Чернышев, 2001; Сейфулина, 2002, 2003, 2005; Голубев, 2006а, 2006б, 2007; Гусева, Коваль, 2006, 2007; и др.). Характерно, что хортобионтные пауки в связи с их

низкой плоностью играют в агроценозах менее важную роль, чем герпетобионтные (Сейфулина, 2005).

Работы по изучению комплексов пауков на различных полях в условиях Северо-Запада России проводились преимущественно в экспериментальном севообороте МОС АФИ (Гусева, Коваль, 2006, 2010в), где на поверхности почвы отмечен 41 вид этих членистоногих, относящихся к 8 семействам. Первое место по числу видов пауков – обитателей напочвенного яруса занимают пауки-волки (Lycosidae), второе – пауки-пигмеи (Linyphiidae) (таблица 13).

Таблица 13. – Распределение пауков из различных таксонов по полям севооборота (Ленинградская обл., Меньково)

Семейство	Картофель		Чистый пар		Клевер с тимофеевкой		Тимофеевка		Клевер с викой		Озимая тритикале		Овес с викой	
	В	О	В	О	В	О	В	О	В	О	В	О	В	О
Linyphiidae	7	63.0	2	71.2	4	27.9	4	10.7	5	16.9	5	33.4	5	46.6
Theridiidae	1	4.0	0	0	0	0	1	0.3	0	0	1	1.4	0	1.4
Tetragnathidae	0	0	1	1.9	1	6.7	1	2.8	1	3.5	1	4.1	1	1.4
Lycosidae	4	30.0	3	26.9	10	64.1	9	84.5	9	74.6	10	59.1	8	47.8
Liocranidae	1	1.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gnaphosidae	1	1.0	0	0	1	0.9	1	0.3	1	1.6	1	1.0	2	1.4
Philodromidae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.3	0	0	0	0
Thomisidae	1	1.0	0	0	3	1.0	2	1.4	5	3.1	4	1.0	3	1.4
Всего	15	100	6	100	19	100	18	100	22	100	22	100	17	100

Примечание: В – число видов; О – относительное обилие (в % от общего количества пойманных на данных полях особей пауков).

Доли пауков, принадлежащих к различным семействам, значительно меняются на отдельных участках агроэкосистемы (таблица 13). Так, наибольшая доля пауков-пигмеев наблюдалась на полях картофеля и чистого

пара. Это может быть связано с тем, что пауки-пигмеи являются хорошими аэронавтами и первыми колонизируют новые биотопы, образующиеся в результате деятельности человека (Halley, Jepson, 1996; Сейфулина, 2005). Наименьшая доля пауков-пигмеев наблюдалась на поле тимофеевки второго года пользования – 10.7 %. На этом же поле отмечена максимальная доля пауков-волков от общего количества пойманных пауков – 84.5 % (таблица 13).

Благодаря особенностям агротехники возделывания различных культур на отдельных полях севооборота складываются условия, в различной степени благоприятные для обитания пауков (Гусева, Коваль, 2007б). Анализ видовых списков пауков различных полей севооборота как семейств множеств (по методу В.Л. Андреева, 1980) позволил выявить пути взаимного обогащения комплексов этих членистоногих (рисунок 46). На рисунке сплошными линиями соединены поля, для которых списки пауков включаются одни в другие не менее чем на 75 %, пунктирными линиями – поля, для которых списки включаются одни в другие не менее чем на 60 %, а стрелки направлены в сторону больших списков. Анализ видового состава пауков отдельных полей показал, что самым «банальным» (термин В.Л. Андреева, 1980), то есть бедным по видовому составу являлось поле чистого пара, а наименее «банальными» – поля клевера и озимой тритикале, являющиеся источниками обогащения комплексов пауков других полей севооборота. Исследования, проведенные в Молдавии (Адашкавич, 1983), также показали, что поля многолетних трав (люцерны) являются источником обогащения близлежащих биотопов, включая поля капусты, полезными видами пауков.

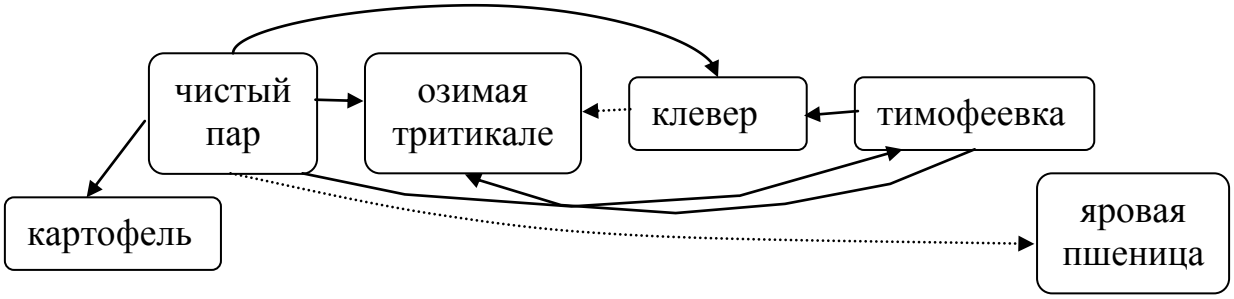

Рисунок 46. – Орграфы отношений «банальности» B_{75} (сплошные линии) и B_{60} (тонкие пунктирные линии) на множестве описаний комплекса пауков полевого севооборота.
Примечание. *Наибольшее число входящих стрелок соответствует наименее «банальному» описанию.*

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 (таблица 14). Наименьшее число видов и минимальные показатели разнообразия отмечены на поле чистого пара. Самые высокие показатели концентрации доминирования Симпсона C, а также индекса доминирования Бергера–Паркера d отмечены на поле чистого пара. Значения этих индексов для полей картофеля значительно превышают соответствующие показатели, полученные для полей многолетних трав и зерновых культур. Самый низкий показатель индекса доминирования Бергера–Паркера d отмечен для поля многолетних трав второго года пользования – тимофеевки (таблица 14).

Исследование биоразнообразия пауков на обочинах полей и в естественных биотопах нами не проводилось. Однако по литературным данным (Сейфулина, 2005) уровень видового разнообразия пауков максимален на обочинах полей и снижается к центру поля, а видовое разнообразие на краях полей и в соседних с ними естественных биотопах примерно равно. В условиях Московской области относительно высокая степень разнообразия пауков на обочинах полей обусловлена высоким

видовым богатством линифиид, среди которых много единичных и малочисленных видов (Сейфулина, 2005).

Таблица 14. – Средняя динамическая плотность (особей на 10 л.-с.) за разные годы и биоразнообразие пауков в полевом севообороте (Ленинградская обл., Меньково)

Вид	Поля севооборота							
	клевер с тимофеевкой и викой 2004	ти-мофеевка, 2005	клевер с тимофеевкой, 2005	озимая тритикале, 2005	ячмень 2006	чистый пар, 2005	картофель	
							2004	2005
Erigone dentipalpis Wid.	0.14	0.37	1.12	1.07	1.20	0.16	0.07	0.07
Oedothorax apicatus Blackw.	0.92	0.95	2.56	2.03	2.40	1.25	0.79	1.02
Pachygnatha degeeri Sund.	0.23	0.39	1.01	0.39	0.36	0.03	0.02	0
Pardosa agrestis West.	0.88	3.40	1.33	2.90	1.57	0.39	0.45	0.47
Pardosa fulvipes Col.	1.09	2.43	4.06	0.34	0.88	0	0	0.02
Pardosa palustris L.	2.14	2.40	1.47	0.98	0.03	0	0.07	0
Pardosa prativaga C.Koch	0.08	1.86	1.40	0.61	0	0	0	0
Pardosa pullata Clerck	0.84	1.50	0.63	0.47	0.02	0.06	0.02	0.02
Drassylus lutetianus L.Koch	0.11	0.02	0.14	0.10	0.05	0	0	0.02
Другие виды	0.72	0.60	1.99	0.73	0.65	0.06	0.15	0.35
Суммарная уловистость	**7.15**	**13.92**	**15.17**	**9.62**	**7.16**	**1.95**	**1.57**	**1.97**
Всего видов	22	18	19	22	17	6	11	14
Видовое богатство, Dmg	3.54	2.55	2.65	3.21	2.61	1.22	2.29	2.80
Показатель разнообразия Шеннона, H	0.90	0.86	0.90	0.88	0.80	0.48	0.63	0.65
Показатель концентрации доминирования Симпсона, C	0.18	0.16	0.16	0.18	0.21	0.46	0.34	0.35
Индекс доминирования Бергера–Паркера, d	0.31	0.25	0.29	0.31	0.34	0.64	0.50	0.54

Таксономическое разнообразие пауков на различных полях севооборота можно сравнить по характеру кривых разрежения, которые являются функцией потерь числа видов при уменьшении количества проб (рисунок 47). Анализ кривых разрежения подтвердил, что самыми высокими показателями видового разнообразия сообществ пауков характеризуются поля многолетних трав первого года пользования и озимых зерновых культур, а самыми низкими – поле чистого пара.

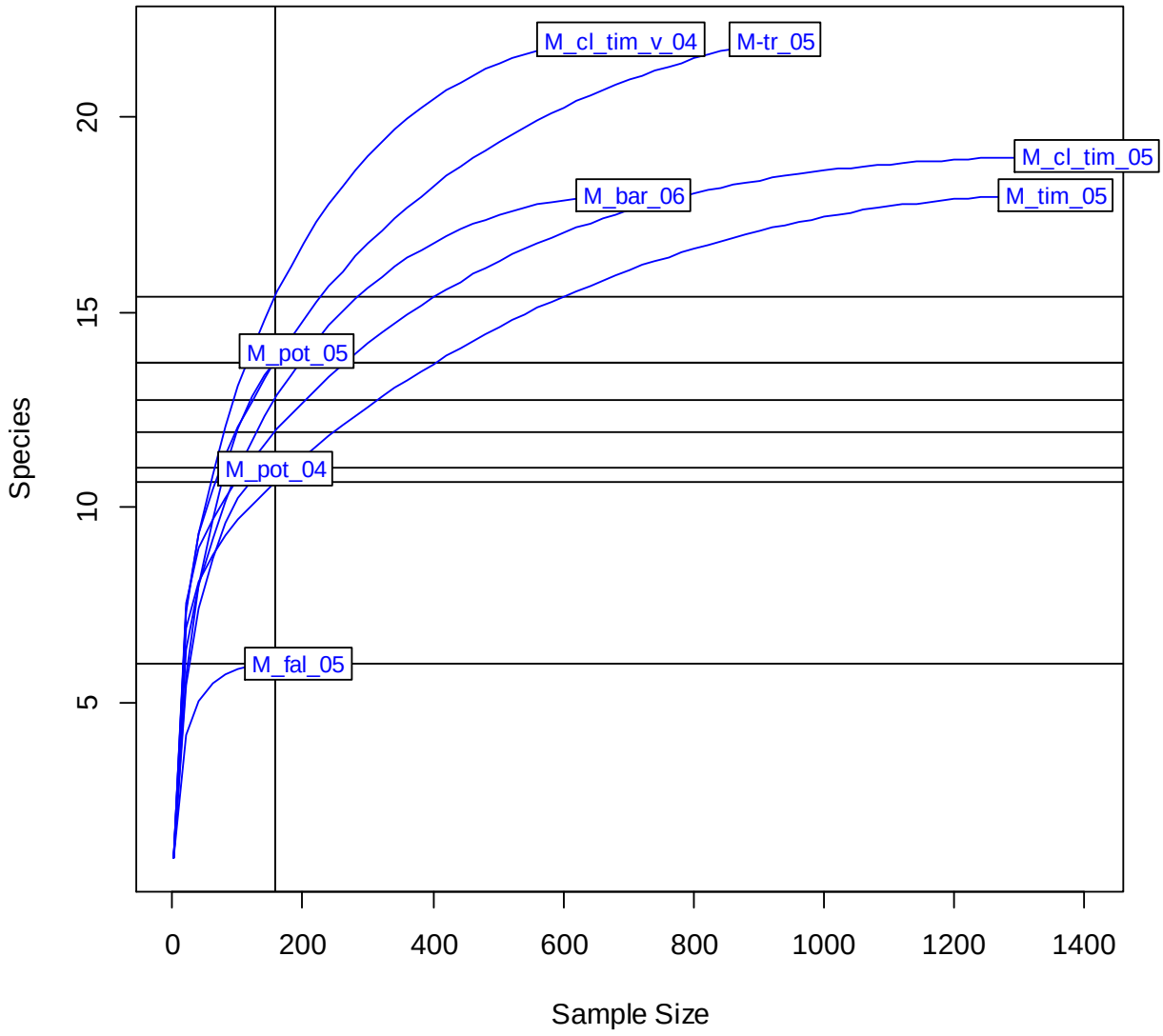

Рисунок 47. – Кривые разрежения для различных полей севооборота. Species – количество видов пауков, Sample Size – объем выборки, экз. M_fal_05 – поле чистого пара; M_pot_04 и M_pot_05 – поля картофеля; M_bar_06 – поле ячменя; M_tr_05 – поле озимой тритикале; M_cl_tim_v_04 – поле клевера с тимофеевкой и подсевом вики; M_cl_tim_05 – поле клевера с тимофеевкой; M_tim_05 – поле тимофеевки.

В экспериментальном севообороте наиболее высокая уловистость пауков наблюдалась на поле, занятом клевером с тимофеевкой первого года пользования (таблица 14). Близкие значения были получены для поля тимофеевки второго года пользования. Более низкая динамическая плотность пауков на поле клевера с викой объясняется более ранним по сравнению с другими полями многолетних трав укосом.

Среди пауков-пигмеев самым массовым видом на полях экспериментального севооборота является *Oedothorax apicatus*. Представители этого вида встречаются на всех полях севооборота. Динамическая плотность этого вида колебалась от 0.94 особей на 10 л.-с. на поле вико-овсяной смеси до 2.56 на поле клевера с тимофеевкой.

Среди пауков-волков наиболее часто встречались представители рода *Pardosa*. Из представителей этого рода наиболее широкий спектр требований к условиям окружающей среды имеет вид *P. agrestis*, встречающийся на всех полях севооборота, особенно часто на озимых зерновых и многолетних травах. *P. fulvipes* встречается на всех полях севооборота, кроме чистого пара, однако наиболее часто – на полях многолетних трав. *P. palustris* и *P. prativaga* не встречаются на полях с регулярными обработками почвы, а наиболее высокие показатели динамической плотности этих видов были отмечены на поле тимофеевки второго года пользования (таблица 14).

Кластерный анализ, проведенный различными методами, показал наибольшую обособленность комплексов пауков, обитающих на полях картофеля и чистого пара (рисунки 48 и 49). Выделяются также комплексы пауков полей многолетних трав и зерновых культур.

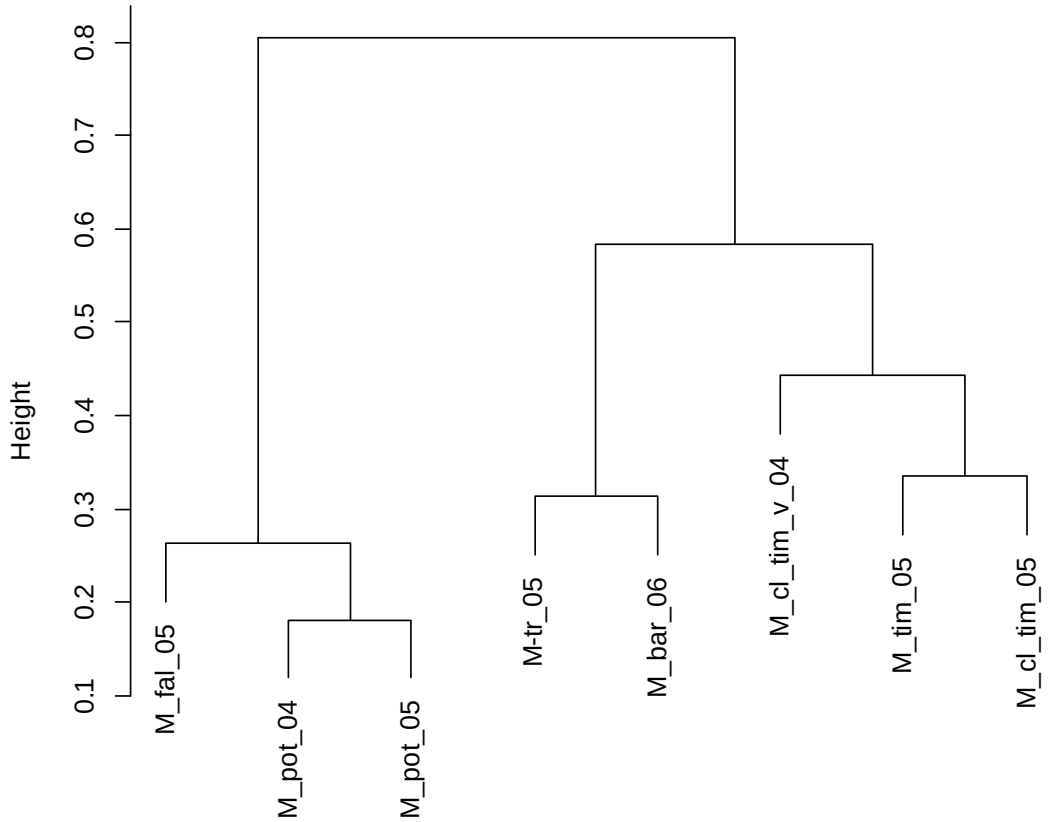

Рисунок 48. – Дендрограмма сходства комплексов пауков различных полей севооборота. Дистанционная матрица получена с помощью индекса Брея. Кластеризация проведена методом complete. M_fal_05 – поле чистого пара; M_pot_04 и M_pot_05 – поля картофеля; M_bar_06 – поле ячменя; M_tr_05 – поле озимой тритикале; 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.

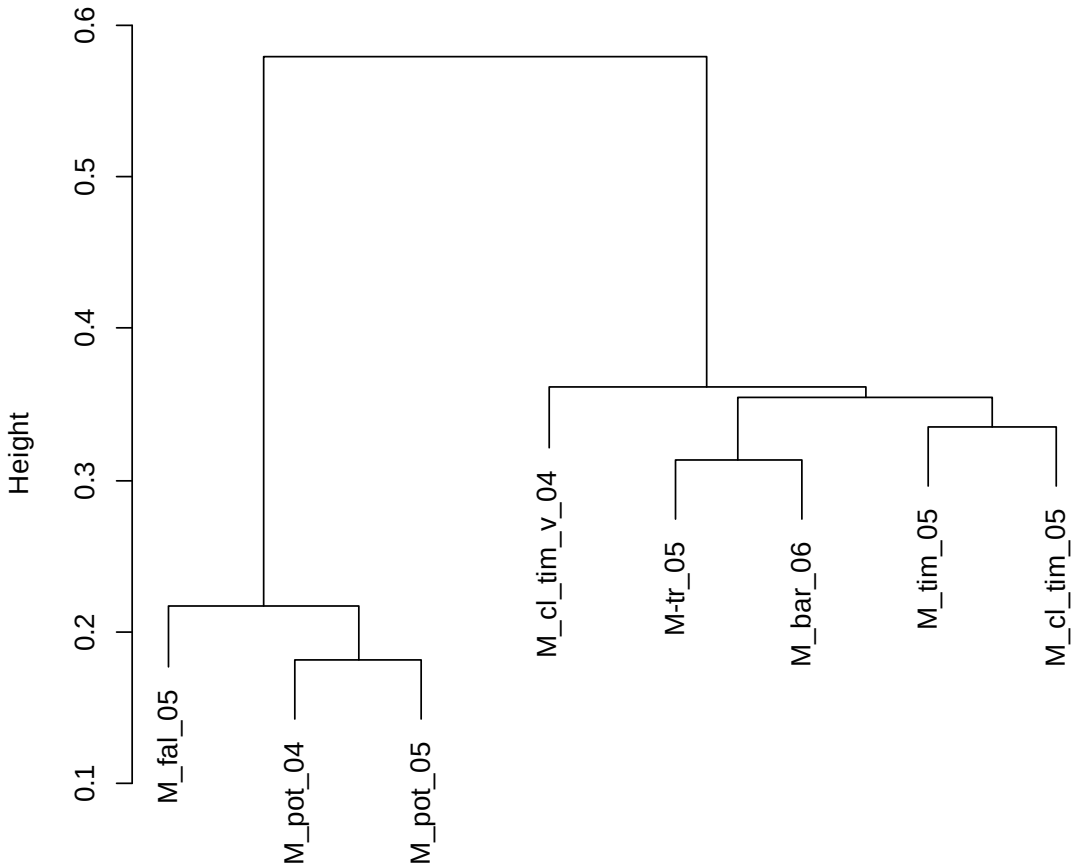

Рисунок 49. – Дендрограмма сходства комплексов пауков различных полей севооборота. Дистанционная матрица получена с помощью индекса Брея. Кластеризация проведена методом single. Обозначения – см. рисунок 48.

На рисунке 50 приведены результаты кластеризации и бутстреп индексы при кластеризации методом complete, позволяющие оценить достоверность ветвлений дендрограммы. На рисунке **au** соответствует более точным (**A**pproximately **U**nbiased) значениям вероятности **p,** чем более простой и менее точный при больших значениях коэффициентов корреляции индекс **bp** (**B**ootstrap **P**robability). Очевидно, что несмещенные варианты бутстреп индексов показывают очень высокую вероятность формирования большинства кластеров, особенно кластера, в который входят комплексы пауков, формирующиеся на полях с систематическими обработками почвы – картофеля и чистого пара (**au** = 99). Такие же значения будстреп индекса **au** для этой группы комплексов были получены и при кластеризации другими методами (average, ward и single).

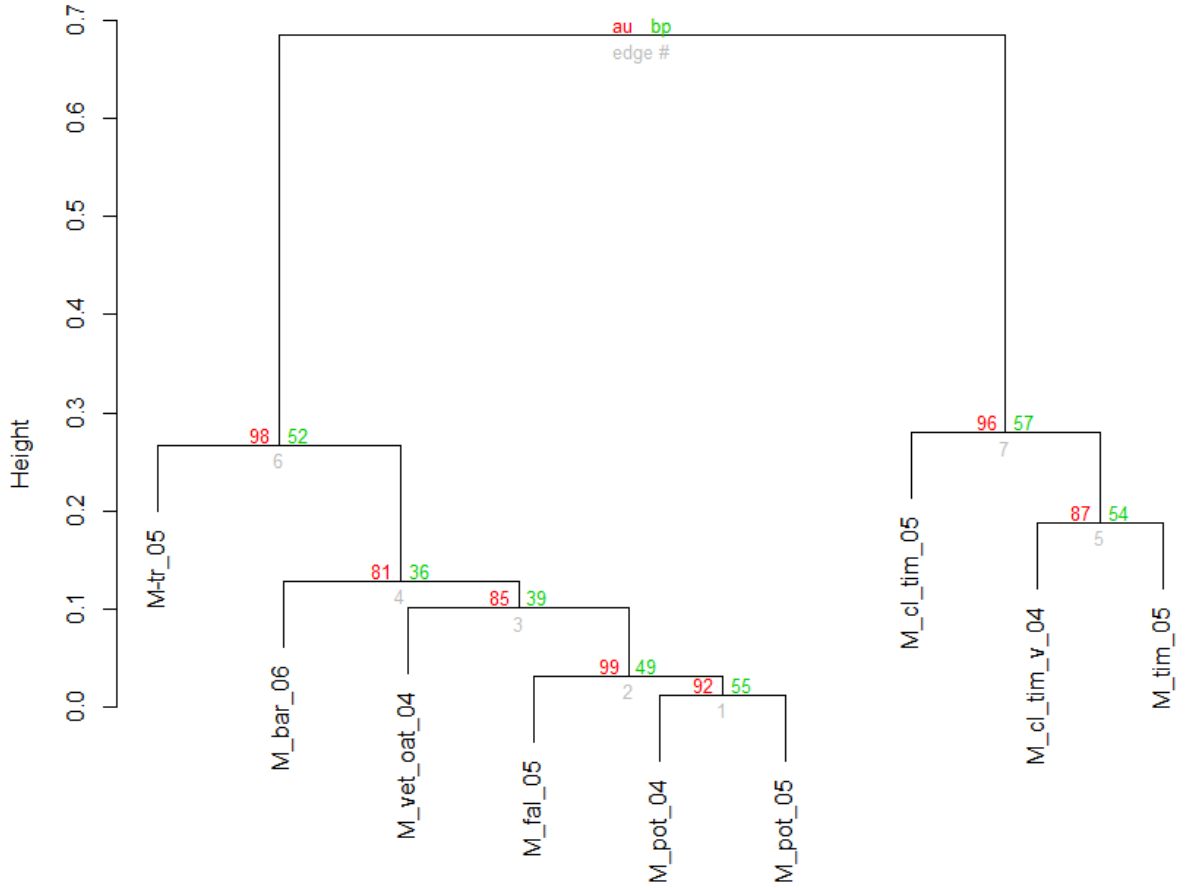

Рисунок 50. – Дендрограмма сходства комплексов пауков различных полей севооборота. Кластеризация проведена методом complete. Метод расчета дистанционной матрицы – correlation. Обозначения – см. рисунок 49.

Таким образом, значительно отличаются комплексы пауков, складывающиеся на полях с различной степенью антропогенного воздействия. На поле чистого пара с регулярными обработками почвы отмечены самые низкие показатели видового разнообразия и динамической плотности пауков. Комплексы видов пауков на полях многолетних трав характеризуются наибольшим видовым разнообразием и их максимальной динамической плотностью.

4.5. *Распределение личинок напочвенных хищников в агроландшафте*

В связи с большой трудоемкостью сбора личинок жужелиц, стафилинид и пауков и большой сложностью определения их видовой

принадлежности вопрос о распределении личинок различных видов этих хищников в агроландшафте остается наименее изученным. Возможность полной реализации жизненных циклов многоядных напочвенных хищников на возделываемых землях является принципиальным вопросом, связанным с поиском путей увеличения численности напочвенных хищников в агроландшафтах. Поэтому вопрос о том, нуждаются ли доминирующие в агроценозах виды в окружающих биотопах для нормальной реализации их жизненных циклов, является дискуссионным (Боховко, 2006, Маталин, 2011).

Биотопы, в которых обнаружены яйца, личинки или куколки вида, признаются «жилыми» (Макаров, Маталин, 2009). Поэтому нахождение личинок свидетельствует о возможности реализации жизненного цикла вида в изучаемом биотопе.

Сбор личинок жужелиц, стафилинид и пауков в агроландшафте Ленинградской области проводился на полях различных сельскохозяйственных культур, а также на обочинах полей. Однако в связи с таксономической сложностью была определена только видовая принадлежность личинок жужелиц, результаты представлены в таблице 15.

Самый высокий показатель обилия личинок жужелиц отмечен на полях озимых зерновых культур (озимой тритикале и озимой ржи) и многолетних трав (клевера и тимофеевки), а самый низкий – на обочинах полей (таблица 15).

Наибольшее количество видов личинок жужелиц в условиях Северо-Запада России зарегистрировано на полях картофеля (таблица 15). Возможно, рыхлая почва и гребни на полях картофеля являются благоприятным местом для откладки яиц. Так, имаго жужелиц *Carabus nemoralis* O.F. Müll. регистрировались на полях картофеля не каждый год, а личинки этого вида – ежегодно, при этом доля личинок указанного вида составила 28.6 % от общего количества собранных на этих полях личинок жужелиц.

Таблица 15. – Распределение личинок жужелиц и их уловистость (особей на 10 л.-с.) в агроландшафте Ленинградской области (Меньково, 2004–2011 гг.)

Вид	Поля севооборота и окружающие их биотопы						
	Яровые зерновые	Озимые зерновые	Многолетние травы	Однолетние травы (вика с овсом)	Чистый пар	Картофель	Обочины полей
Carabus cancellatus	0.10	0.52	0.13			0.01	
C. granulatus		0.31	0.03				
C. nemoralis		0.16	0.01	0.02		0.08	
Loricera pilicornis			0.17			0.01	
Broscus cephalotes				0.12	0.03	0.06	0.04
Bembidion femoratum	0.03		0.01			0.01	
Bembidion sp.						0.01	
Poecilus cupreus	0.02			0.02		0.02	
P. versicolor		0.06				0.01	
Anchomenus dorsalis		0.02		0.05		0.01	
Agonum muelleri	0.08	0.27	0.14				
A. sexpunctatum	0.02	0.06	0.03				
Synuchus vivalis						0.01	
Calathus erratus				0.02			
C. melanocephalus			0.01				
Amara aulica			0.04	0.02			
A. majuscula				0.02		0.01	
Amara sp.		0.03	0.06				0.01
Anisodactylus binotatus					0.03		
Harpalus affinis			0.03			0.01	
H. latus						0.01	
H. rufipes	0.02		0.06	0.03	0.03	0.02	0.01
Ophonus rufibarbis							0.01
Суммарная уловистость	**0.27**	**1.43**	**0.72**	**0.30**	**0.10**	**0.28**	**0.07**

Примечание. Яровые зерновые представлены двумя культурами – пшеницей и ячменем, озимые зерновые – озимой тритикале и озимой рожью, многолетние травы – клевером и тимофеевкой.

На различных полях и примыкающих к ним обочинах были отмечены личинки 23 видов карабид. Из них только у одного вида – *Ophonus rufibarbis* F. на обрабатываемых землях не было зарегистрировано имаго. Личинка этого вида также была обнаружена только на обочине поля. Среди видов, личинки которых отмечены на возделываемых землях, также наиболее часто встречаются в агроландшафтах и имаго. Исключением являются представители рода *Bembidion*, личинки которых не могут быть эффективно собраны с помощью почвенных ловушек.

Среди жужелиц, личинки которых были обнаружены на возделываемых землях Меньковской опытной станции, 10 видов относятся к комплексу видов, постоянно обитающих и в агроценозах Московской области (Солдатова, 1989). Это – *Carabus nemoralis*, *Loricera pilicornis*, *Poecilus cupreus*, *P. versicolor*, *Anchomenus dorsalis*, *Agonum muelleri*, *Calathus erratus*, *C. melanocephalus*, *Harpalus affinis* и *H. rufipes*.

Исследования, проведенные в условиях Швеции, показали, что размножение и развитие личинок *Poecilus cupreus* (вида, занимающего первое место по частоте встречаемости в агроландшафтах Северо-Запада России, см. рисунок 9) происходит главным образом в центральной части полей (Wallin, 1988). Размножение и развитие личинок *Harpalus rufipes* (вида, занимающего второе место по частоте встречаемости в агроландшафтах Северо-Запада России, см. рисунок 9) в условиях Швеции происходит как на полях, так и на обочинах (Wallin, 1988).

Исследования, проведенные в агроценозах различных регионов нашей страны, также показали, что преимагинальные стадии жужелиц встречаются на всех полях, а на многолетних травах (клевере, люцерне и др.) и различных 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 в агроландшафте МОС АФИ Ленинградской области 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. Известно, что большинство стафилинид размножается на полях весной и развитие их личинок заканчивается до уборки урожая (Krooss, Schaefer, 1998).

Таким образом, личинки напочвенных хищников встречаются на всех участках агроландшафта, однако поля многолетних трав и озимых зерновых культур особенно благоприятны для развития личинок жужелиц и стафилинид.

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 агроэкосистемах, типичных для изучаемого региона. Основное внимание уделялось полям зерновых культур (яровых и озимых), картофеля, овощей (капусты и моркови), многолетних и однолетних кормовых культур.

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). В Центральном Нечерноземье (Московская область) по посевам зерновых выявлено 42 вида жужелиц (Душенков, 1986). В Южном Нечерноземье (Мордовия) в агроценозах зерновых культур зарегистрировано 82 вида жужелиц (Тимралеев, Бардин, 2004), в том числе на посевах озимой пшеницы – 60, озимой ржи – 57, яровой пшеницы – 44, ячменя – 47 и овса – 41 вид.

Среди жужелиц на полях зерновых культур Северо-Запада России наибольшее число видов относится к родам *Amara* (11 видов) и *Bembidion* (6), среди стафилинов – к родам *Philonthus* (5), *Tachyporus* (5) и *Stenus* (5 видов).

Исследование фауны пауков на полях зерновых культур на территории Северо-Запада России проводилось исключительно на территории Меньковской опытной станции АФИ, где на озимых и яровых зерновых было обнаружено 40 видов пауков, в том числе на поверхности почвы – 36 видов. Наибольшее число видов относится к семейству Lycosidae – 14 и Linyphiidae – 10 (Гусева, Коваль, 2007б).

Всего на полях зерновых культур Ленинградской области обитает 65 видов членистоногих (Arthropoda), отмеченных как энтомофаги злаковых тлей (Гусева, 2011). Среди них – представители класса насекомых (Insecta) – семейства Nabidae, Anthocoridae, Chrysopidae, Carabidae, Staphylinidae,

Coccinellidae, Cantharidae и Syrphidae и паукообразных (Arachnida) – семейства Lyniphiidae, Tetragnathidae, Lycosidae и Thomisidae. Среди членистоногих, поедающих злаковых тлей, по числу видов преобладают многоядные хищники, особенно жужелицы, обитающие на поверхности почвы.

Многоядные напочвенные хищники активно поедают злаковых тлей (Chiverton, 1987; Helenius, 1991; Andersen, 1992, и др.) и в то же время являются более стабильным компонентом агроэкосистемы по сравнению со специализированными хищниками-афидофагами. Это связано с тем, что в своем развитии они связаны с почвой, являющейся более стабильной средой обитания по сравнению с растительным ярусом и служащей укрытием от обработок инсектицидами. Кроме того, многоядные хищники, способные переключаться на питание массовым кормом, мало зависят от наличия или отсутствия того или иного вида жертвы.

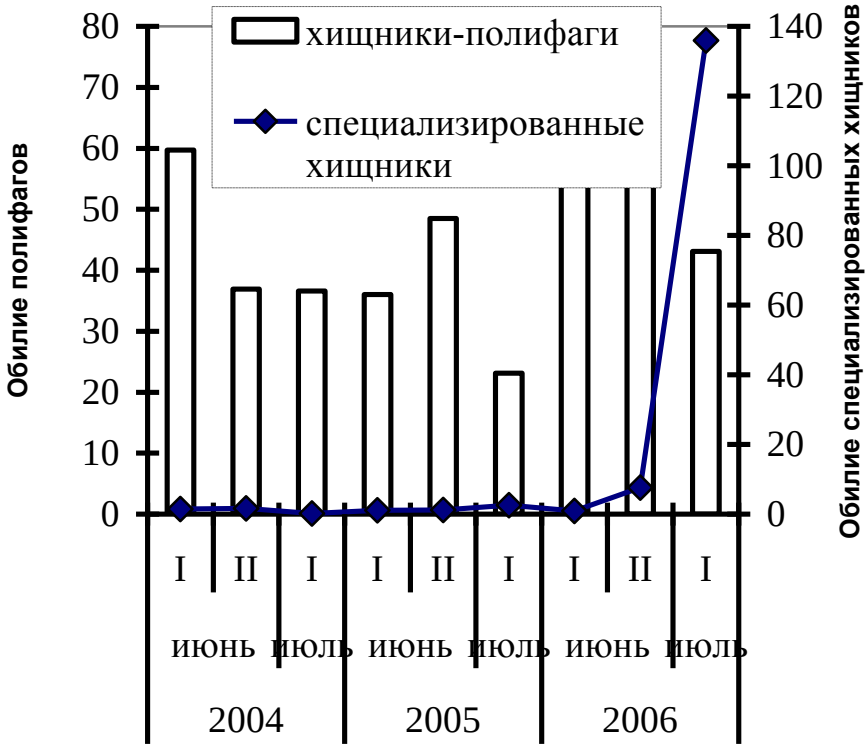

Рисунок 51. – Обилие (особей на 10 л.-с.) хищников-полифагов и специализированных афидофагов на полях яровых зерновых культур экспериментального полевого севооборота (Ленинградская обл., Меньково, 2004–2006 гг.).

Исследование многолетней динамики обилия многоядных хищников и специализированных хищников-афидофагов показало, что суммарные показатели для многоядных энтомофагов из года в год меняются в разы, а для кокцинеллид – в десятки и сотни раз (рисунок 51).

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 колебалась 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.

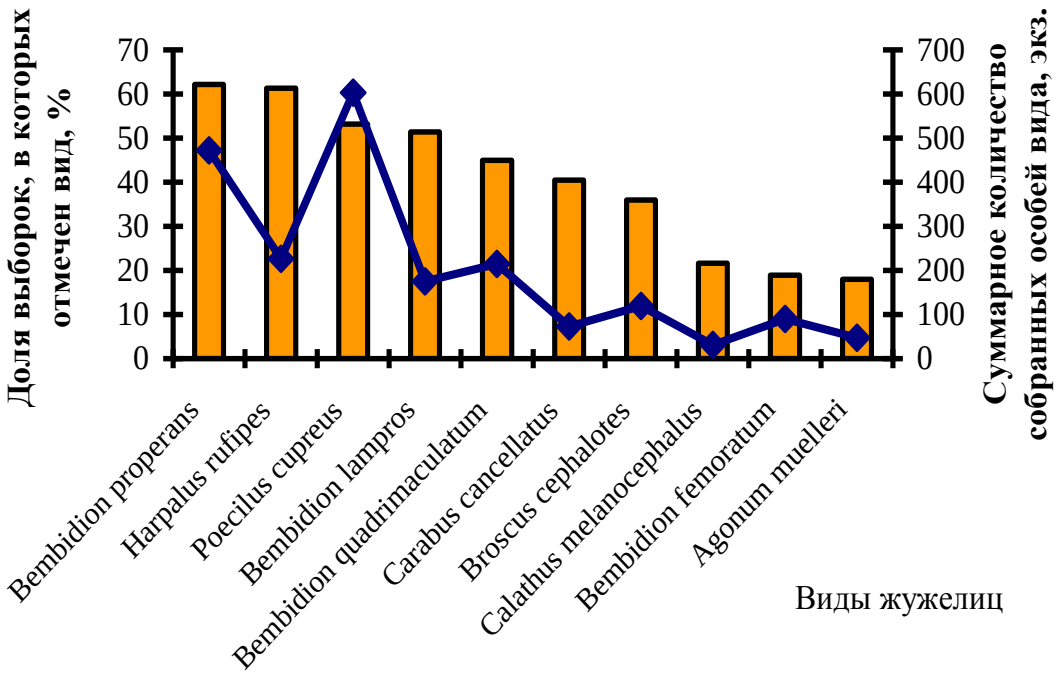

Рисунок 52. – Частота встречаемости массовых видов жужелиц на полях яровых зерновых культур (Меньково Ленинградской обл., поля пшеницы и ячменя, сборы почвенными ловушками, 2005–2006 гг.).

Структура комплексов жужелиц и стафилинов на полях озимых и яровых зерновых культур имеет существенные особенности. Так, многие мезофильные жужелицы из рода *Bembidion* (особенно *B. quadrimaculatum* L., *B. properans* Steph.), предпочитающие незащищенные от солнца участки с редкой растительностью, относятся к числу наиболее массовых только на полях яровых зерновых культур, особенно в первый период их вегетации. В

агроландшафте МОС АФИ наибольшая доля особей *B. quadrimaculatum* была отмечена в 2005 г. на поле яровой пшеницы – 19.3 %, наибольшая доля *B. properans* – в 2006 г. на поле ячменя – 20.4 %. По частоте встречаемости на полях этих культур выделялся *B. properans* (рисунок 52).

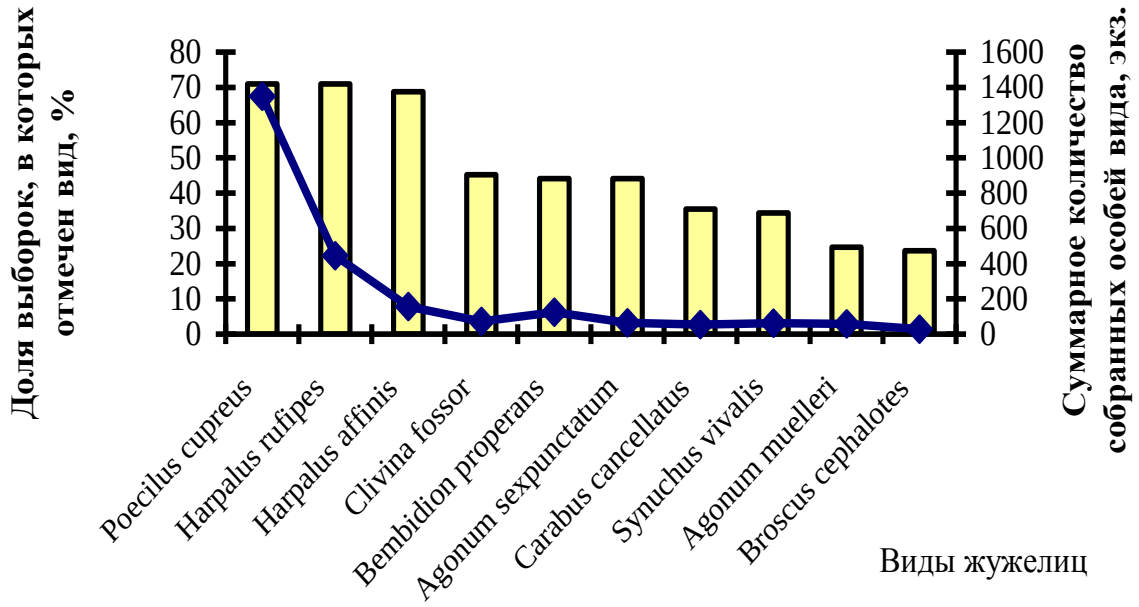

Рисунок 53. – Частота встречаемости массовых видов жужелиц на полях озимых зерновых культур (Меньково Ленинградской обл., поля озимой тритикале и ржи, сборы почвенными ловушками, 2005–2006 гг.).

Наиболее массовым видом жужелиц на полях озимых зерновых культур на супесчаной почве являлся *Poecilus cupreus* L. (рис. 52). Далее по частоте встречаемости на указанных полях идет *Harpalus rufipes* DeGeer. Наибольшие доли особей *P. cupreus* и *H. rufipes* зарегистрированы в 2005 г. на поле озимой тритикале (соответственно 48.5 и 9.6 % от общего количества собранных жужелиц). Эти два вида – *P. cupreus* и *H. rufipes* – были отмечены как доминирующие виды и на полях зерновых культур в Мордовии (Тимралеев, Бардин, 2004).

В Ленинградской области на полях озимых зерновых культур на суглинистой почве (окр. г. Пушкин) состав доминирующих видов жужелиц несколько отличался: *Pterostichus melanarius* Ill. – 19.2 % от общего количества отмеченных жужелиц, *Carabus granulatus* L. – 11.4 %,

C. cancellatus Ill. – 10.5 %, *P. cupreus* – 12.0 %, *H. rufipes* – 9.4 %, *Bembidion gilvipes* Sturm – 7.6 % и *P. niger* Schall. – 5.9 %.

Для полей яровых зерновых культур по сравнению с полями озимых зерновых характерны более высокие показатели относительного обилия мелких стафилинов из подсемейства Aleocharinae – *Aloconota gregaria* Er. и *Dinaraea angustula* Gyll. Наиболее высокие показатели относительного обилия указанных видов были отмечены в агроландшафте МОС АФИ в 2005 году на поле яровой пшеницы (соответственно 29.0 и 31.0 % от общего количества стафилинов). Следует также отметить, что для полей, занятых озимыми зерновыми, характерно преобладание крупных стафилинов из рода *Philonthus*.

Отличительной особенностью пауков на озимых зерновых культурах является более высокая динамическая плотность всех представителей рода *Pardosa* (таблица 14).

В период интенсивного заселения яровых зерновых культур злаковыми тлями (в первой половине июня, в фазу кущения 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 численности злаковых тлей и увеличения вегетативной массы растений, возрастает обилие гигрофильных видов стафилинид и пауков (рисунок 54). В первой половине июля среди напочвенных хищников на полях яровых зерновых культур преобладали стафилиниды (главным образом представители родов *Philonthus* и *Tachyporus*).

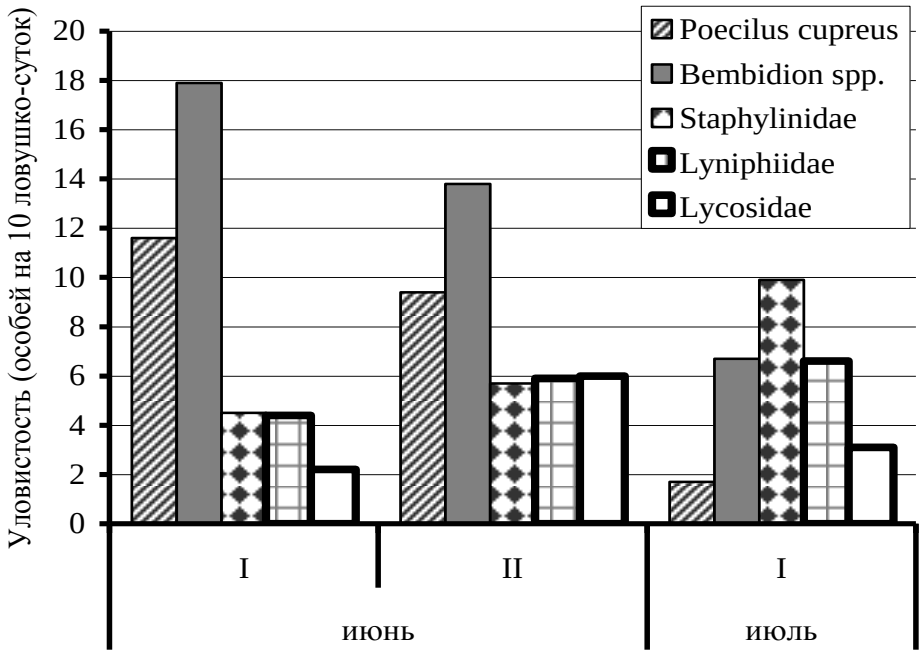

Рисунок 54. – Динамическая плотность напочвенных хищников на полях яровых зерновых культур в период развития злаковых тлей (Ленинградская обл., Меньково, 2004–2006 гг.).

Таким образом, на полях яровых зерновых по сравнению с полями озимых зерновых наблюдаются более высокие показатели относительного обилия мелких хищных жуков, приспособленных к обитанию в условиях большой освещенности и более низкие показатели динамической плотности пауков.

5.2. *Кормовые травы*

За весь период исследований на полях многолетних трав (клевера, тимофеевки и козлятника) было отмечено 63 вида жужелиц (Coleoptera, Carabidae) и 46 видов стафилинов (Coleoptera, Staphylinidae) (Гусева, Коваль, 2010б). Среди жужелиц наибольшее число видов относится к родам *Amara* (13 видов) и *Bembidion* (6), среди стафилинов – к родам *Philonthus* (5), *Tachyporus* (5) и *Stenus* (5 видов).

На полях многолетних трав в Гатчинском и Тосненском районах Ленинградской области было отмечено 45 видов пауков (Гусева, Коваль,

2007б), в том числе на поверхности почвы – 38 видов. Из них наибольшее число видов (15) относится к семейству Lycosidae.

По частоте встречаемости на полях этих культур первое место занимал *Harpalus rufipes*, а по обилию – *Poecilus cupreus* (рисунок 31). Наибольшая доли особей *P. cupreus* зарегистрирована в 2004 г. на поле клевера с тимофеевкой на супесчаной почве – 59.3 % от общего количества жужелиц, собранных с помощью почвенных ловушек.

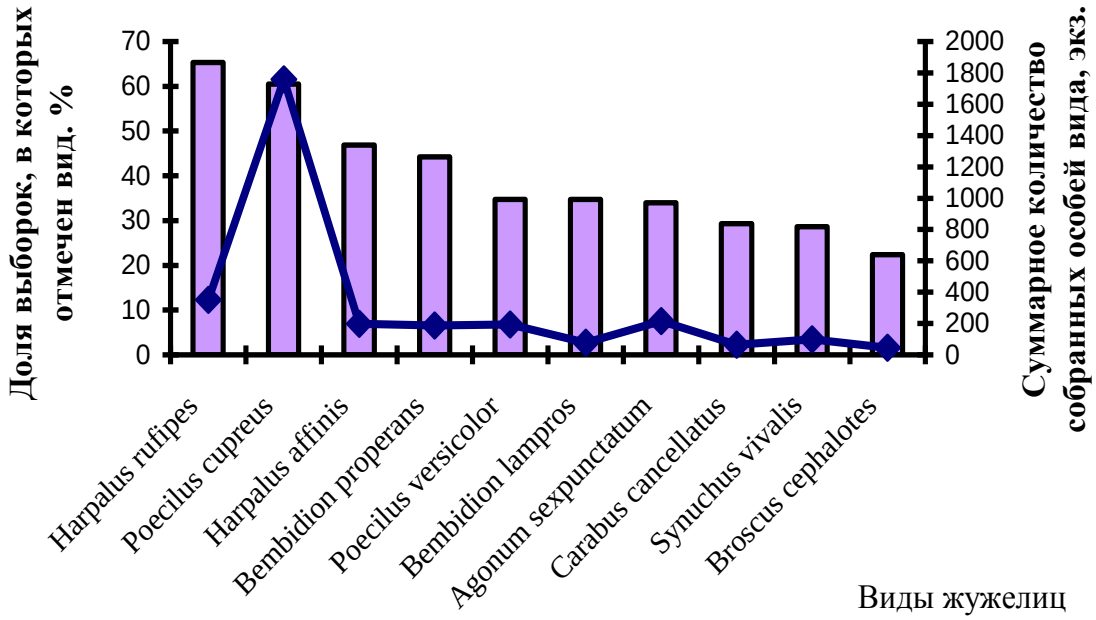

Рисунок 55. – Частота встречаемости массовых видов жужелиц на полях многолетних трав (Меньково Ленинградской обл., поля клевера и тимофеевки, сборы почвенными ловушками, 2004–2006 гг.).

В Ленинградской области на полях клевера с тимофеевкой на суглинистой почве (окр. г. Пушкин) состав доминирующих видов жужелиц несколько отличался: *Pterostichus melanarius* Ill. – 27.0 % от общего количества отмеченных жужелиц, *Trechus secalis* Pk. – 16.4 %, *Loricera pilicornis* F. – 9.0 %, *H. rufipes* – 8.2 % и *Clivina fossor* L. – 7.4 %.

Средняя динамическая плотность жужелиц на полях многолетних трав варьировала в широких пределах – от 13.4 до 41.9 особей на 10 л.-с. Это

связано главным образом со спецификой культур, в течение периода вегетации которых в различные периоды проводят укосы, коренным образом изменяющие условия обитания хищных жесткокрылых и пауков. Это приводит к снижению динамической плотности и численности напочвенных хищников, особенно пауков и жужелиц (рисунок 56).

Средняя динамическая плотность стафилинов на полях многолетних трав колебалась за сезон от 2.1 до 6.7 особей на 10 л.-с., а пауков – от 7.2 до 15.2 особей на 10 л.-с.

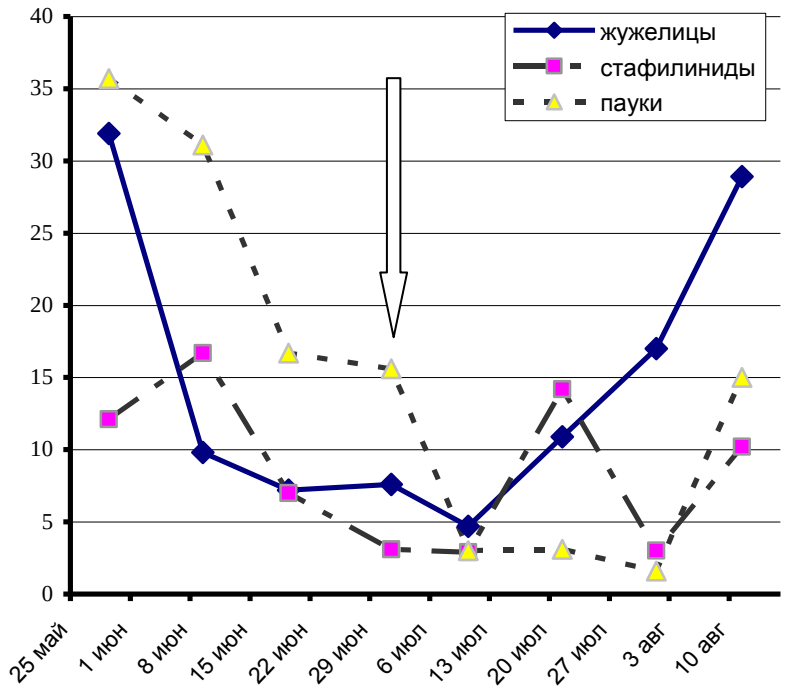

Рисунок 56. – Сезонные изменения динамической плотности жужелиц, стафилинид и пауков (особей на 10 л.-с.) на поле клевера с тимофеевкой (Ленинградская обл., окр. г. Пушкин, 1982 г.). *Стрелкой обозначена дата проведения укоса*.

Характерной особенностью комплекса жужелиц полей многолетних трав является низкая динамическая плотность представителей рода *Bembidion*, предпочитающих открытые освещенные участки. Это подтверждается исследованиями, проведенными в других странах (Lövei, Sunderland, 1996).

Посевы многолетних трав являются эффективными источниками миграций жужелиц на поля других сельскохозяйственных культур (Замотайлов, 1989;Карпова, 2001; Шарова и др., 2009). На полях, граничащих с люцерной, козлятником и клевером, значительно увеличивается относительная численность этих энтомофагов (Комаров, 1989). В условиях Северо-Запада России в полевом совообороте в мае и июне поля многолетних трав наиболее богаты по видовому составу жужелиц (см. главу 4) и характеризуются высокими показателями обилия этих жесткокрылых.

Изучение особенностей структуры населения жужелиц на возделываемых землях Подмосковья показало, что в ряду «многолетние травы – озимые зерновые – пропашные» видовое разнообразие жужелиц закономерно падает (Душенков, 1984).

Исследования, проведенные в Среднем Поволжье на полях, занятых различными культурами, показали, что самая высокая численность стафилинид создается на полях многолетних бобовых трав – клевера и люцерны (2.7–3.3 особей на 1 $м^2$ почвы), что объясняется более благоприятным микроклиматом и обильной кормовой базой (Утробина, Тихомирова, 1968).

Для комплекса стафилинид полей многолетних трав на Северо-Западе России характерно преобладание стафилинов из рода *Philonthus* (*Ph. carbonarius* Grav. и *Ph. cognatus* Steph.).

В условиях Северо-Запада России высокая динамическая плотность пауков на полях многолетних трав складывается главным образом за счет *Pardosa palustris, P. fulvipes* и *P. prativaga* – представителей семейства Lycosidae. Поля многолетних трав в период между укосами являются самыми благоприятными участками для обитания этих членистоногих. Исследования, проведенные в Московской области, также показали, что поля многолетних трав являются резерватами пауков в агроландшафте, а максимальная суммарная динамическая плотность герпетобионтных пауков отмечена на краю поля клевера второго года пользования (Сейфулина, 2005).

Комплексы напочвенных хищных членистоногих на полях однолетних кормовых культур (вико-овсяная смесь, рапс, подсолнечник) несколько отличаются от соответствующих комплексов на полях многолетних трав. Так, на полях, занятых вико-овсяной смесью, по сравнению с соседними полями клевера с тимофеевкой наблюдалась более высокая частота встречаемости особей светолюбивой жужелицы *Bembidion quadrimaculatum* L. (рисунки 55 и 57).

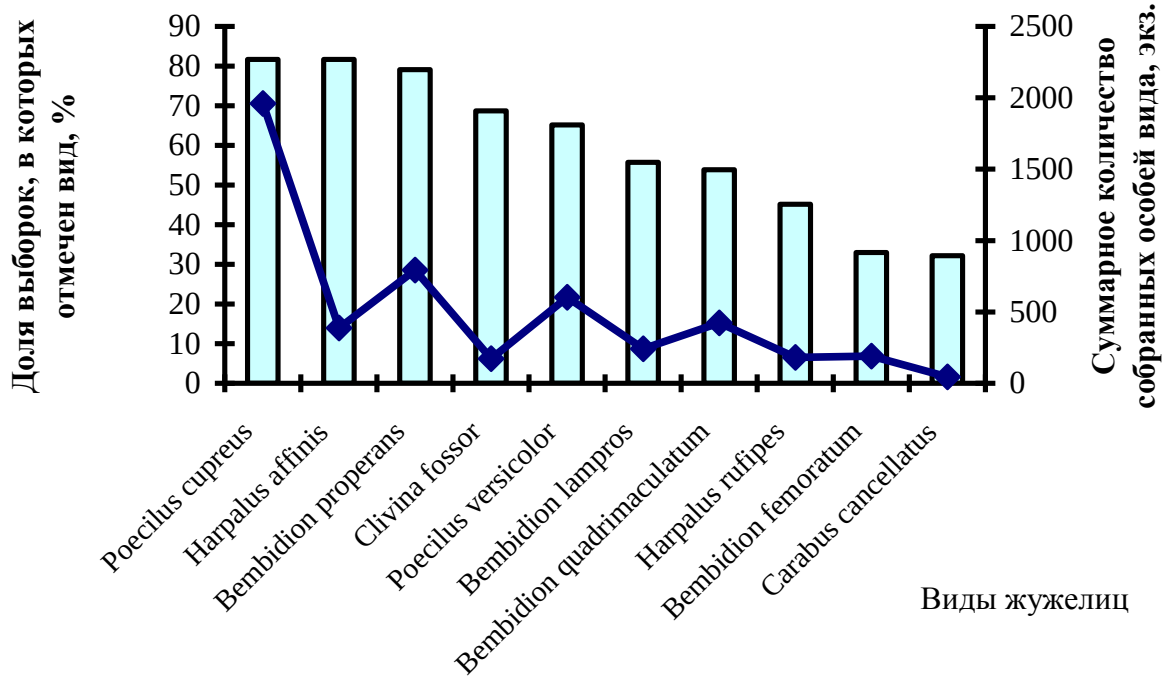

Рисунок 57. – Частота встречаемости массовых видов жужелиц на полях однолетних трав (Меньково Ленинградской обл., поля вики с овсом, сборы почвенными ловушками, 2004–2011 гг.).

По частоте встречаемости на полях вико-овсяной смеси наиболее массовым видом является *P. cupreus* (рисунок 57), особи этого жужелицы составили в среднем 37.1 % от общего количества собранных карабид.

Наиболее многочисленными видами стафилинид на полях вико-овсяной смеси в Меньково являлись *Aloconota gregaria* Er., *Dinaraea angustula* Gyll. и *Philonthus cognatus* Steph. (Гусева, Коваль, 2013б).

На полях подсолнечника на силос (пос. Ушаки, 1983 г.) вид *P. cupreus* также являлся самым массовым, доля особей этой жужелицы составила

22.5 % от общего количества карабид. Другими доминантами являлись *H. rufipes* – 13.9 %, *B. quadrimaculatum* – 11.2 %, *Carabus cancellatus* – 7.4 % и *B. properans* – 5.8 %. Среди стафилинид на полях подсолнечника самым массовым видом был *Anotylus rugosus* F. – 10.2 % от общего количества собранных стафилинид.

На полях рапса наиболее массовые виды жужелиц – *P. cupreus* и *H. rufipes* (Гусева, 1988а). Среди стафилинид на полях рапса наиболее многочисленным видом являлся *Aleochara bilineata* Gyll. (46.7–78.7 % от общего числа собранных стафилинид в окр. г. Любань и 60.0–77.5 % – в пос. Ушаки, 1984 г.).

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.

Таким образом, основной отличительной особенностью комплекса напочвенных хищных жуков полей однолетних кормовых культур по сравнению с многолетними является увеличение встречаемости и обилия видов, характерных для участков с оголенной и рыхлой почвой – жужелиц *B. quadrimaculatum* и стафилинов *A. gregaria* и *D. angustula*.

5.3. *Картофель и овощные культуры*

Особенности комплекса хищных напочвенных членистоногих на полях картофеля и овощных культур связаны с систематическими обработками междурядий, которые изменяют структуру почвы, освещенность и микроклимат.

На полях картофеля и овощных культур в условиях Ленинградской области отмечено 60 видов жужелиц, 55 видов стафилинид (Коваль, Гусева, 2005, 2006, 2008а, 2009; Коваль, 2009), а также 32 вида пауков (Гусева, Коваль, 2007б).

На отдельных полях овощных культур в условиях Северо-Запада России видовой состав напочвенных хищников крайне беден. Значительное

уменьшение видового разнообразия отмечалось на повторных посевах овощных культур и на полях капусты поздних сроков высадки. В таких случаях сроки высадки совпадали с окончанием периода активности весенних видов жужелиц (Larsson, 1939). Смещение сроков вегетации с.-х. культуры от весны к осени приводит к замене весенних жужелиц с большим видовым разнообразием осенними (Белоусов, 1987). Исследования, проведенные в лесостепной зоне Тамбовской области, также выявили обеднение видового состава жужелиц и сокращение их численности на пропашных культурах по сравнению с непропашными (Попова, 1985, 1986).

В Ленинградской области первый пик активности жужелиц отмечается в конце мая – начале июня и обуславливается главным образом представителями родов *Bembidion* (Гусева, 1988а). Наиболее массовым видом жужелиц на полях капусты в окр. г. Пушкин во второй половине мая и первой половине июня являлся *B. quadrimaculatum* L. (рисунки 58 и 59).

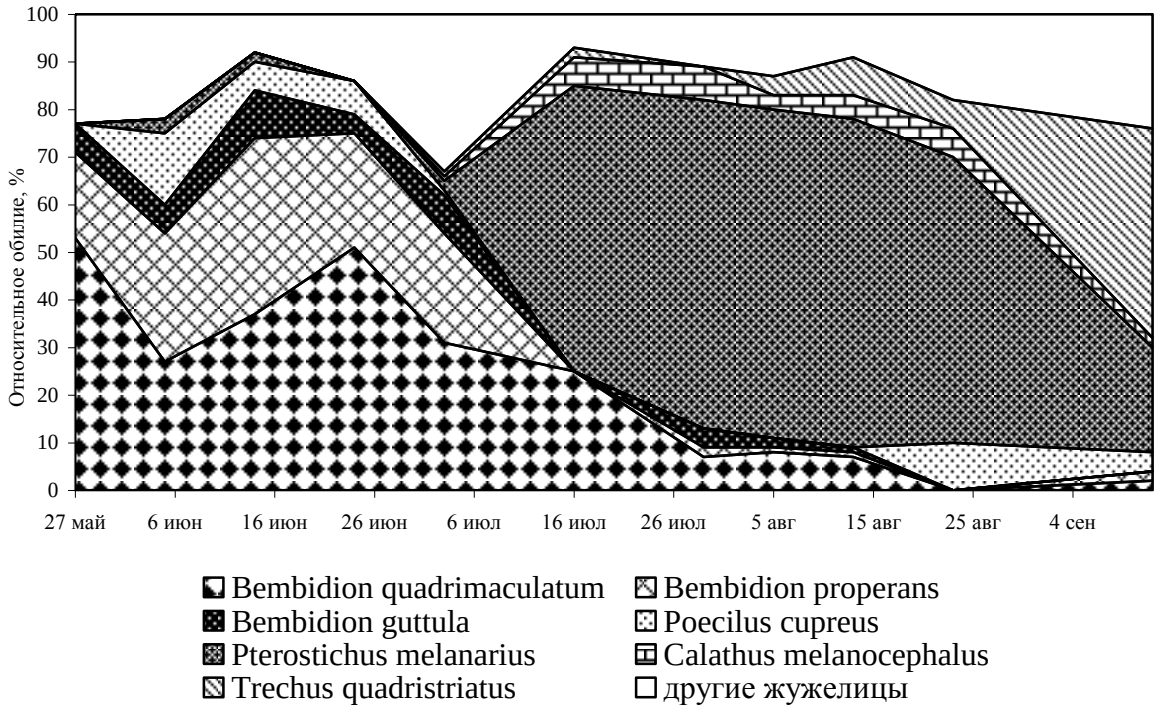

Рисунок 58. – Сезонная динамика спектра доминирующих видов жужелиц на модельном поле капусты, по результатам учетов с помощью почвенных ловушек (Ленинградская обл., окр. г. Пушкин, 1985 г.).

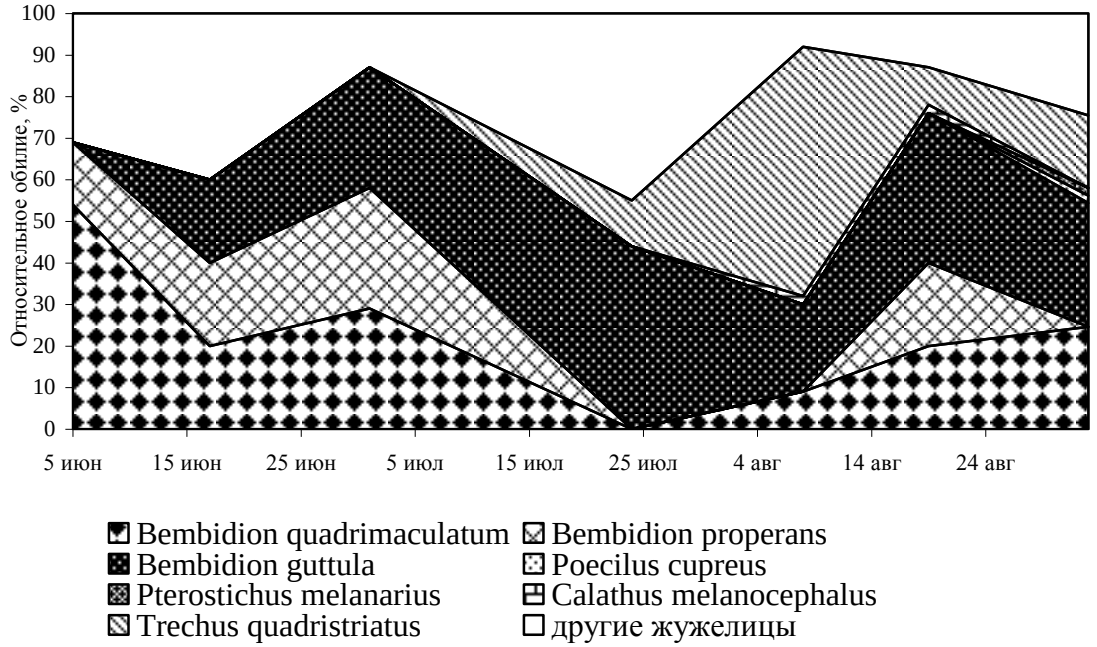

Рисунок 59. – Сезонная динамика спектра доминирующих видов жужелиц на модельном поле капусты, по результатам разбора почвенных проб (Ленинградская обл., окр. г. Пушкин, 1986 г.).

На полях пропашных культур с обрабатываемыми междурядьями (картофеля, капусты, моркови) к числу доминирующих видов на супесчаных почвах обычно относятся жужелицы *Bembidion properans* Steph., *B. quadrimaculatum* L**.** и стафилин *Aloconota gregaria* Er. На полях капусты, брюквы и моркови к числу доминирующих видов относится также стафилин *Aleochara bilineata* Gyll. На суглинистых почвах на полях пропашных культур часто встречается также жужелица *Pterostichus melanarius* Ill.

На полях картофеля Меньковской опытной станции АФИ первое место по частоте встречаемости и обилию на полях картофеля занимали особи жужелицы *Bembidion properans* (рисунок 60). Средняя за сезон динамическая плотность комплекса жужелиц изменялась от 4.4 до 10.1 особи на 10 л.-с. Аналогичный показатель для комплекса стафилинид варьировала от 2.3 до 7.6 особей на 10 л.-с.

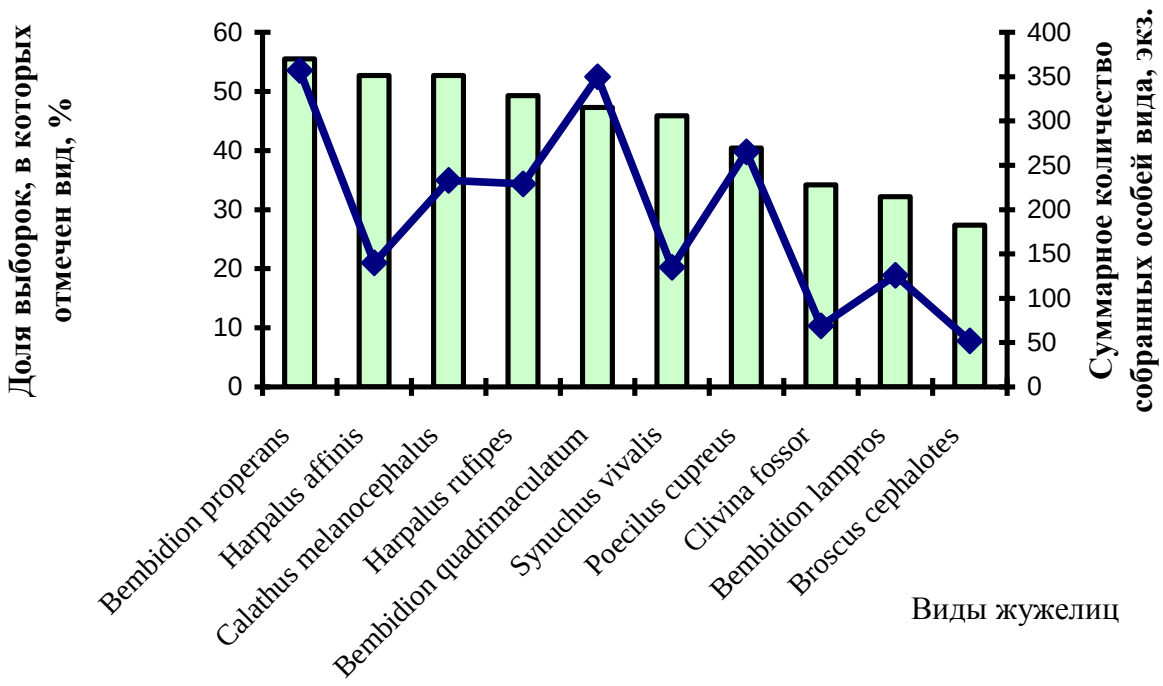

Рисунок 60. – Частота встречаемости массовых видов жужелиц на полях картофеля (Меньково Ленинградской обл., сборы почвенными ловушками, 2004–2006 гг.).

Для пауков средняя за сезон динамическая плотность изменялась от 0.7 до 2.0 особей на 10 л.-с. Такие низкие показатели объясняются преобладанием малоподвижных представителей семейства Linyphiidae, плетущих маленькие ловчие сети между комочками почвы и питающимися главным образом коллемболами (Exposure …, 1991).

Однако при низких показателях динамической плотности пауков на полях овощных культур абсолютные значения их численности могут достигать значительных величин. Например, на модельном поле капусты, характеризовавшимся минимальными значениями динамической плотности пауков – 0.7 особей на 10 л.-с. проводились регулярные почвенные раскопки в течение всего периода наблюдений. Результаты учетов численности пауков

представлены на рисунке 61. Во второй половине сезона,

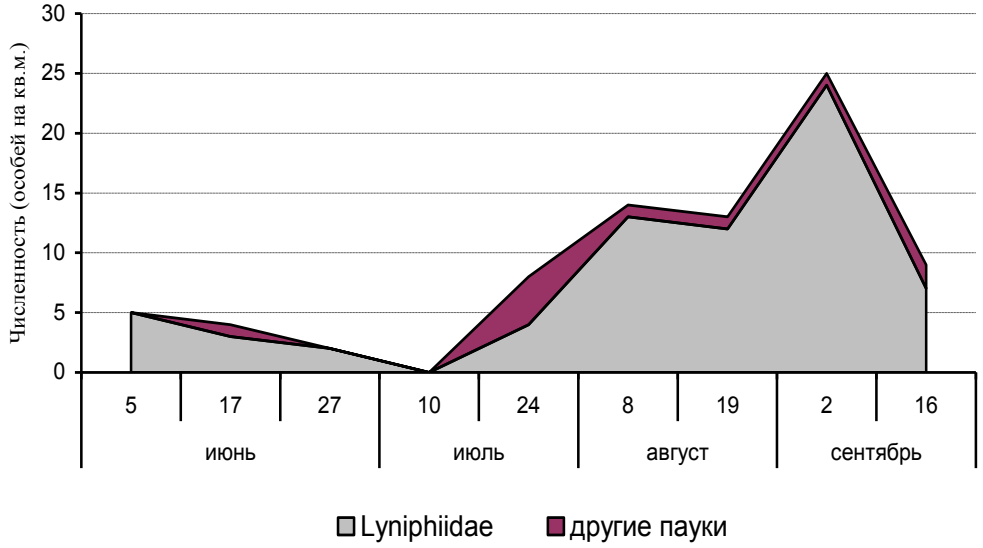

Рисунок 61. – Сезонная динамика численности пауков на поле капусты сорта Слава 1305 (окр. г. Пушкин, 1985 г.).

как и в другие годы, наблюдалось значительное увеличение численности пауков, особенно представителей семейства Linyphiidae. Максимальное значение численности пауков наблюдалось в первой декаде сентября и составило 25 особей на 1 м^2 , из них плотность представителей семейства Lycosidae (*Pardosa* sp.) – только 1 особь на 1 м^2.

Среди пауков – представителей семейства Linyphiidae на полях пропашных культур преобладает *Oedothorax apicatus* (Blackw.), а среди представителей семейства Lycosidae – *Pardosa agrestis* (West.).

Другой отличительной особенностью комплексов напочвенных хищных членистоногих на полях пропашных культур является относительно высокое видовое богатство стафилинид (таблица 10), а в некоторых случаях и высокая плотность этих жуков – до 56 особей на 1 м^2 в среднем за сезон (Гусева, 1988б). В экспериментальном полевом севообороте описание видового состава стафилинид на полях картофеля относилось к числу наименее банальных (рисунок 15). Очевидно, это связано с большой рыхлостью почвы на полях пропашных культур. Известно, что представители многочисленного на таких полях подсемейства Aleocharinae, передвигаясь в

почве, используют естественную скважность или готовые ходы роющих беспозвоночных (Локтионов, Пономаренко, 1975).

5.4. *Садовые насаждения*

Жужелицы и стафилиниды являются активными напочвенными энтомофагами многих вредителей плодовых культур, их жертвами становятся чешуекрылые, жуки, пилильщики, тли, клещи и моллюски (Frank, 1967; Полезная фауна ..., 1989; Arus et al., 2012; и др.). Некоторые виды, например представители родов *Lebia* и *Dromius*, охотятся на ветвях и листьях, поедая тлей, личинок короедов и мелких гусениц (Лившиц, Митрофанов, 1981; Крыжановский, 1984; Эйдельберг, 1989).

Исследования видового состава и структуры доминирования жужелиц и стафилинид в садах проводились в различных регионах. В частности, изучены комплексы жужелиц садов лесостепной зоны России (Касандрова, 1970, 1972, 1975; Романкина, 1996; Шарова и др., 1998) и Крыма (Эйдельберг, 1989). Исследован видовой состав и эколого-фаунистическая структура комплекса напочвенных жесткокрылых в условиях Северо-Западного Предкавказья (Кныш, 2002). Специальные исследования комплексов стафилинид в садах проводились на территории Томской области России (Бабенко, 1982, 1985) и в Центральной Европе (Balog et al., 2009).

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). Среди жужелиц наибольшее число видов относится к родам *Amara* (10 видов) и *Pterostichus* (8), среди стафилинов – к родам *Philonthus* (11) и *Tachinus* (6 видов).

Число видов жужелиц и стафилинид, обнаруженных в садах Северо-Запада России, значительно меньше, чем в садах, расположенных в более южных регионах. Так, в садах Тамбовской области обнаружено 79 видов жужелиц (Романкина, 1996), в плодовых садах Крыма – 141 вид жужелиц

(Эйдельберг, 1989), в садах Северо-Западного Предкавказья – 102 вида этих жесткокрылых (Кныш, 2002). В садах Центральной Европы отмечено 247 видов стафилинид (Balog et al., 2009), а в яблоневых садах Чехии – 28 видов (Honěk, 2012).

Общими для всех обследованных садов и приусадебных участков Северо-Запада России являлись жужелицы 10 видов, как то: *Patrobus atrorufus*, *Stomis pumicatus*, *Pterostichus niger*, *Pterostichus melanarius*, *Clivina fossor*, *Poecilus cupreus*, *P. versicolor*, *Amara communis*, *Harpalus latus* и *H. rufipes* (Гусева и др., 2010; Жаворонкова, Гусева, 2013). Из них *P. atrorufus*, *S. pumicatus*, *P. niger*, *A. communis* и *H. latus* характерны преимущественно для лиственных лесов и зарослей кустарников, а *Poecilus cupreus*, *P. versicolor* и *H. rufipes* типичны для обрабатываемых земель.

Комплекс обитающих в садах жужелиц можно охарактеризовать как мезогигрофильный. Почти половина видов жужелиц (49 %), зарегистрированных в садах, по гигропреферендуму является мезофилами, 32 % – мезогигрофилами и 11 % – гигрофилами. Только 7 % – 5 видов, не относящихся к числу массовых, являются мезоксерофилами.

Общими для всех обследованных приусадебных участков на Северо-Западе России являлись стафилины 4 видов – *Tachyporus chrysomelinus*, *Anotylus rugosus*, *Acrotona fungi* и *Dinaraea angustula* (Гусева, Жаворонкова, 2013). Эти виды характерны главным образом для сельскохозяйственных угодий.

Большинство видов стафилинид тяготеет к высокой влажности воздуха (Тихомирова, 1973). Однако среди обитателей садов часто встречаются виды, характеризующиеся меньшей по сравнению с другими представителями семейства влаголюбивостью и способностью переносить дефицит влаги на открытых участках. К числу таких видов относятся *A. rugosus*, *T. chrysomelinus* и *Aleochara brevipennis* (Тихомирова, 1968, 1973).

Таблица 16. – Средняя динамическая плотность (уловистость) жужелиц (особей на 10 л.-с.) за разные годы на приусадебных участках Северо-Запада России

Вид	Ленинградская обл. и Санкт-Петербург				Новгородская обл.	
	Синявино			Пушкин, 2008	окр. г. Чудово	
	2008	2010	2012		2008	2009
Carabus granulatus L.	0.29	0.53	0.60	0.04	0	0
C. nemoralis O.F. Müll.	0.29	0.49	0.11	0.03	0	0
Loricera pilicornis F.	0.07	0.21	0.12	0	0.03	0
Clivina fossor L.	0.01	0.01	0	0.31	0.02	0
Trechus secalis Pk.	0.13	0.12	0.03	0.55	0	0
Patrobus atrorufus Stroem	0.13	0.06	0.13	0.29	0.08	0
Stomis pumicatus Pz.	0.08	0.07	0.07	0.03	0.06	0.01
Poecilus cupreus L.	0.13	0	0.03	0.05	0.28	0.05
P. versicolor Sturm	0.52	0.10	0.62	0.25	0	0.08
Pterostichus anthracinus Ill.	0	0	0	0	0.47	0.02
P. melanarius Ill.	0.85	0.90	0.53	0.29	0.11	0.18
P. niger Schall.	0.04	0.12	0.08	0.08	0	0.01
P. oblongopunctatus F.	0.17	0.38	0.17	0.01	0	0
P. vernalis Pz.	0.01	0.03	0.07	0.25	0	0
Platynus assimilis Pk.	0.35	1.06	0.78	0.47	0	0
Amara communis Pz.	0.10	0.06	0.01	0.44	0	0.01
A. fulva DeGeer	0.03	0	0	0	0.42	0
A. nitida Sturm	0	0.04	0	0	0.03	0.28
Anisodactylus binotatus F.	0	0.04	0	0.14	0	0
Harpalus latus L.	0.21	0.47	0.21	0.08	0.23	0
H. rufipes DeGeer	0.39	0.21	0.24	0.05	0	0.21
Badister bullatus Schrnk.	0.09	0.04	0.03	0	0	0
Другие виды	0.53	0.46	0.47	0.55	0.17	0.15
Суммарная уловистость	**4.42**	**5.40**	**4.30**	**3.91**	**1.90**	**1.00**
Всего видов	33	35	27	31	18	16
Видовое богатство, Dmg	5.27	5.76	4.54	5.27	3.57	3.44
Показатель разнообразия Шеннона, H	1.25	1.15	1.12	1.25	0.96	0.89
Показатель концентрации доминирования Симпсона, C	0.08	0.10	0.10	0.08	0.15	0.18
Индекс доминирования Бергера–Паркера, d	0.19	0.20	0.18	0.14	0.25	0.28

Информация по обилию массовых видов жужелиц и стафилинид представлена в таблицах 16 и 17.

Общим для всех обследованных садов доминирующим видом жужелиц являлся *P. melanarius*. Этот вид наиболее частото встречался на приусадебном участке в пос. Синявино Ленинградской области (рис. 62).

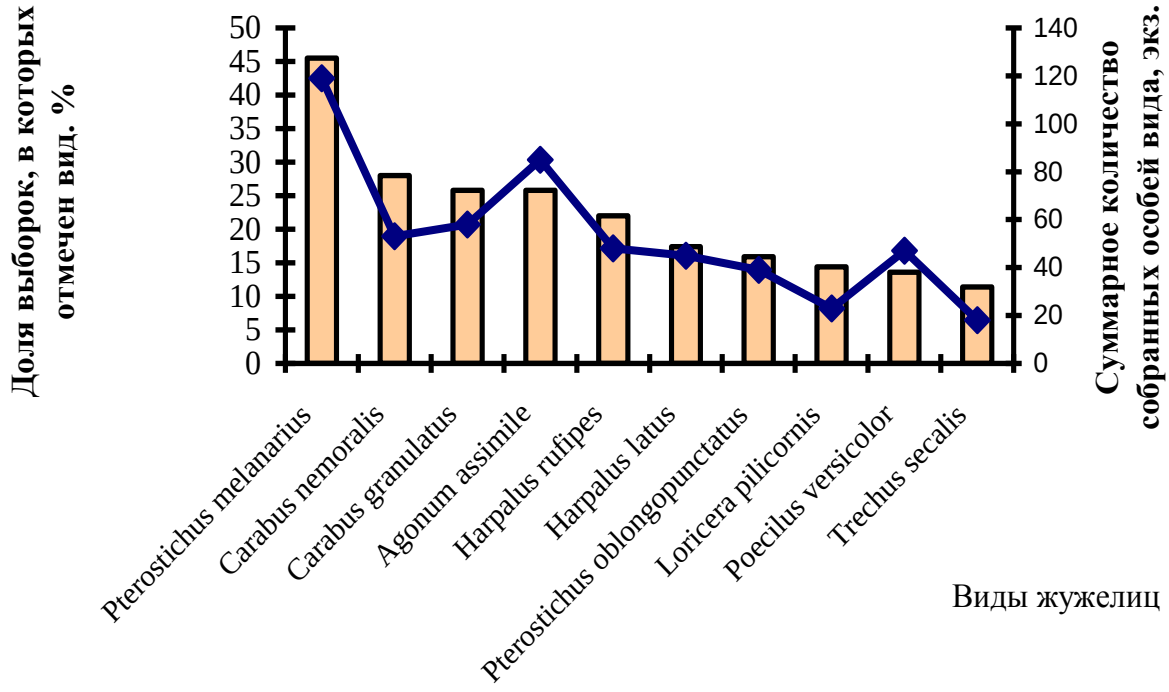

Рисунок 62. – Частота встречаемости массовых видов жужелиц в саду (Синявино Ленинградской обл., сборы почвенными ловушками, 2008–2010 гг.).

По мнению К. Линдрота (Lindroth, 1986), *P. melanarius* является эвритопным видом. Однако он предпочитает мозаику почвенно-растительного покрова и положительно реагирует на затенение в садах (Романкина, 1996). В лесной и лесостепной зонах встречается преимущественно в лесах, а также в парках, садах, нередко на лугах и полях (Шарова, 1971, 1981; Душенков, 1982; Грюнталь, 1983; Попова, 1985; Будилов, 1992; Романкина, 1996; Шарова и др., 1998).

Характерной особенностью комплекса жужелиц садов Ленинградской области является доминирование *Patrobus atrorufus* Stroem. Этот вид обычен в лесах различных регионов (Murdoch, 1967; Грюнталь, 1988).

Во всех местах проведения наших исследований, кроме сада с полностью залуженными междурядьями (окр. г. Пушкин, 2008 г.), к числу доминирующих видов относился и полевой вид – *H. rufipes*.

Во всех старых садах доминировали особи вида *Amara communis* – характерного для лиственных лесов (Гусева и др., 2009). Все указанные виды относятся к числу доминирующих и на приусадебных участках в г. Витебск в Белорусском Поозерье (Солодовников, 2008).

Представители рода *Poecilus* в условиях Северо-Запада России встречались в большинстве садов, при этом обилие *P. versicolor* в большинстве случаев в 4–5 раз превышало обилие *P. cupreus* (исключение составил молодой сад в окр. г. Чудово) (Гусева и др., 2010). В агроландшафтах Ленинградской области преобладание *P. versicolor* характерно для обочин полей и разнотравья среди зарослей кустарников, а в некоторых случаях – для полей, занятых многолетними травами (на полях зерновых культур всегда преобладает *P. cupreus*). Это явление подтверждает результаты, полученные в г. Мичуринск Тамбовской области, где отмечалось увеличение относительного обилия *P. versicolor* в садах с залуженными междурядьями и густым травостоем (Касандрова, 1975).

Для стафилинид отмечена очень большая изменчивость структуры доминирования. В Ленинградской области единственным общим доминантным видом стафилинов являлся *Anotylus rugosus* (таблица 17). Доля особей этого вида составляла от 26.2 % (садоводство в г. Пушкин) до 8.9 % (садоводство в Кировском районе в окр. пос. Синявино) от общего количества собранных стафилинов. В Новгородской области в окр. г. Чудово *A. rugosus* являлся доминирующим только в 2009 г., когда доля особей этого вида составила 6.3 % (Гусева, Жарина, 2010).

Таблица 17. – Средняя уловистость стафилинид (особей на 10 л.-с.) за разные годы на приусадебных участках Северо-Запада России

Вид	Ленинградская обл. и Санкт-Петербург				Новгородская обл.	
	Синявино			Пушкин, 2008	окр. г. Чудово	
	2008	2010	2012		2008	2009
Olophrum assimile Pk.	0.03	0	0.01	0.52	0	0.01
Anotylus rugosus F.	0.22	0.18	0.50	1.00	0.02	0.08
Gyrohypnus angustatus Steph.	0.01	0.01	0.06	0.20	0	0
Philonthus carbonarius Grav.	0	0	0	0.04	0	0
Ph. decorus Grav.	0.59	1.58	0.11	0.05	0	0
Ph. laevicollis Lac.	0.07	0.09	0.06	0	0	0
Ocypus brunnipes F.	0	0.19	0.14	0	0	0
Quedius curtipennis Bernh.	0	0	0	0.14	0	
Tachinus corticinus Grav.	0.05	0.07	0.03	0.03	0	00
T. rufipes L.	0.03	0.25	0.04	0.34	0	0
Tachyporus chrysomelinus L.	0.03	0.01	0.01	0.16	0.19	0.34
T. hypnorum F.	0.01	0	0	0.01	0	0
Drusilla canaliculata F.	0.08	0.03	0.22	0	0.86	0.17
Aloconota gregaria Er.	0.05	0.04	0	0.08	0.02	0.01
Dinaraea angustula Gyll.	0.10	0.01	0.04	0.20	0.02	0.05
Acrotona fungi Grav.	0.04	0.06	0.07	0.05	0.16	0.23
Aleochara brevipennis Grav.	0.58	0.58	1.81	0.07	0	0
Другие виды	0.70	0.84	0.67	0.95	0.44	0.34
Суммарная уловистость	**2.51**	**3.94**	**3.77**	**3.84**	**1.71**	**1.23**
Всего видов	42	32	34	42	22	23
Видовое богатство, Dmg	7.55	5.55	5.90	6.88	4.31	4.83
Показатель разнообразия Шеннона, H	1.19	0.96	0.83	1.19	0.80	0.91
Показатель концентрации доминирования Симпсона, C	0.13	0.22	0.29	0.11	0.31	0.18
Индекс доминирования Бергера–Паркера, d	0.24	0.40	0.48	0.26	0.50	0.28

Приусадебные участки могут быть благоприятны для обитания ряда редких стафилинид. Так, в садоводстве в окр. пос. Синявино отмечен редкий

вид *Philonthus quisquiliarius* Gyll., а доминировал – *Ocypus brunnipes* F., не отмеченный ранее на возделываемых землях.

Среди стафилинид, многочисленных на приусадебных участках, есть виды, крайне редко встречающиеся на полях, а в агроландшафтах предпочитающие затененные участки на обочинах полей и опушках лесов или сады. К их числу относятся *Philonthus decorus* Grav. и *Drusilla canaliculata* F.

Ph. decorus известен как важный энтомофаг зимней пяденицы – *Operophtera brumata* L. (Frank, 1967). Интересно отметить, что в садоводстве в пос. Синявино наблюдалось увеличение динамической плотности этого энтомофага вслед за увеличивающейся плотностью данного вредителя (Гусева, Жаворонкова, 2013). Так, в 2008 г. плотность гусениц зимней пяденицы в мае в период отрождения из яиц была 3–5 экз. на 1 м ветви яблони. В 2009 г. этот показатель приближался к пороговому (5–10 гус./м), а в 2010 г. снизился до 1–3 гус./м. Максимальное значение динамической плотности *Ph. decorus* – 1.58 особей на 10 л.-с. отмечено в 2010 г., когда доля его особей составила 40.1 % от общего количества собранных стафилинид (таблица 17). При этом обилие *Ph. decorus* в 2010 г. выросло в 2.7 раза по сравнению с 2008 г. На наш взгляд, колебания плотности зимней пяденицы и *Ph. decorus* определяются комплексом факторов, а не только отношениями хищника и жертвы, однако взаимосвязь между плотностями этих двух видов явно прослеживается. Система "*O. brumata – Ph. decorus*" является перспективной для оценки количественных характеристик взаимодействия между хищником и жертвой, что может иметь большое теоретическое и практическое значение.

D. canaliculata также часто встречается на приусадебных участках (таблица 17). Данный вид на Северо-Западе в массе встречается в лесах и на опушках, на заросших разнотравьем и кустарниками обочинах полей. В садах Чехии, Венгрии и Румынии *D. canaliculata* является одним из наиболее массовых видов стафилинид (Balog et al., 2009; Honěk, 2012).

Во всех садах наиболее высокая уловистость была характерна для жужелиц (таблица 18). Показатели уловистости карабид превышали аналогичные показатели для стафилинов и пауков.

Таблица 18. – Средняя уловистость (особей на 10 л.-с.) напочвенных хищников в различных садах Северо-Запада России

Место проведения исследований	Период наблюдений	Жужелицы	Стафилины	Пауки
Пушкин (окрестности), пос. Тярлево, старый сад с незначительным залужением междурядий	02.05–20.09 1981 г.	19.78	2.72	7.74
Пушкин, старый сад с залужением участков около деревьев и дискованием междурядий	06.05–05.10 1982 г.	8.17	4.39	4.54
Пушкин (окрестности), старый сад с полностью залуженеными междурядьями	17.05–26.09 2008 г.	3.91	3.84	3.84
Синявино, старый сад с частичным залужением междурядий	23.05–27.09 2008 г.	4.42	2.50	3.72
Чудово (окрестности), молодой сад с залужением междурядий и частичной обработкой приствольных кругов	21.06–06.09 2008 г.	1.90	1.73	1.51
	25.05–12.09 2009 г.	1.00	1.18	0.95

Однако 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 особей на 10 л.-с. в среднем за сезон. Эти величины в большинстве случаев меньше по сравнению с соответствующими показателями, полученными в агроценозах полевых культур на Северо-Западе России (Гусева и др., 2006; Гусева, Коваль, 2008).

Своеобразие и видовое богатство комплексов напочвенных хищников на территории садоводств связано с большим многообразием местообитаний.

Деревья и кустарники создают благоприятные условия для обитания *Platynus assimilis* – единственного массового вида жужелиц, обитающего на поверхности почвы в подстилке и регулярно встречающегося на ветвях кустарников и стволах деревьев. На более открытых участках, занятых посадками земляники, преобладают *Poecilus versicolor* и *Harpalus rufipes*. На необрабатываемых участках в подстилке под покровом плодовых деревьев и ягодных кустарников чаще других встречаются жужелицы *Trechus secalis* (Гусева и др., 2009).

Наиболее высокие значения показателя видового богатства Dmg и показателя разнообразия Шеннона H жужелиц и стафилинид отмечены в старых садах Ленинградской области и Санкт-Петербурга, самые низкие – в молодом саду в окр. г. Чудово в Новгородской области. Максимальные показатели концентрации доминирования Симпсона и индекса доминирования Бергера–Паркера также отмечены на приусадебном участке в окр. г. Чудово. (таблицы 16 и 17).

Для оценки видового разнообразия сообществ напочвенных хищных жесткокрылых в садах Северо-Запада России были также построены кривые разрежения (рисунки 63 и 64). Очевидно, что сады (за исключением молодого сада в окр. г. Чудово в Новгородской области – Ng_gar_08, Ng_gar_09) характеризуются высокими показателями видового богатства жужелиц и стафилинид. Наибольшим видовым богатством характеризуются сообщества жужелиц и стафилинид, сформировавшиеся на приусадебных участках в г. Пушкин (P_gar_08) и в пос. Синявино Ленинградской области (S_gar_08, S_gar_10).

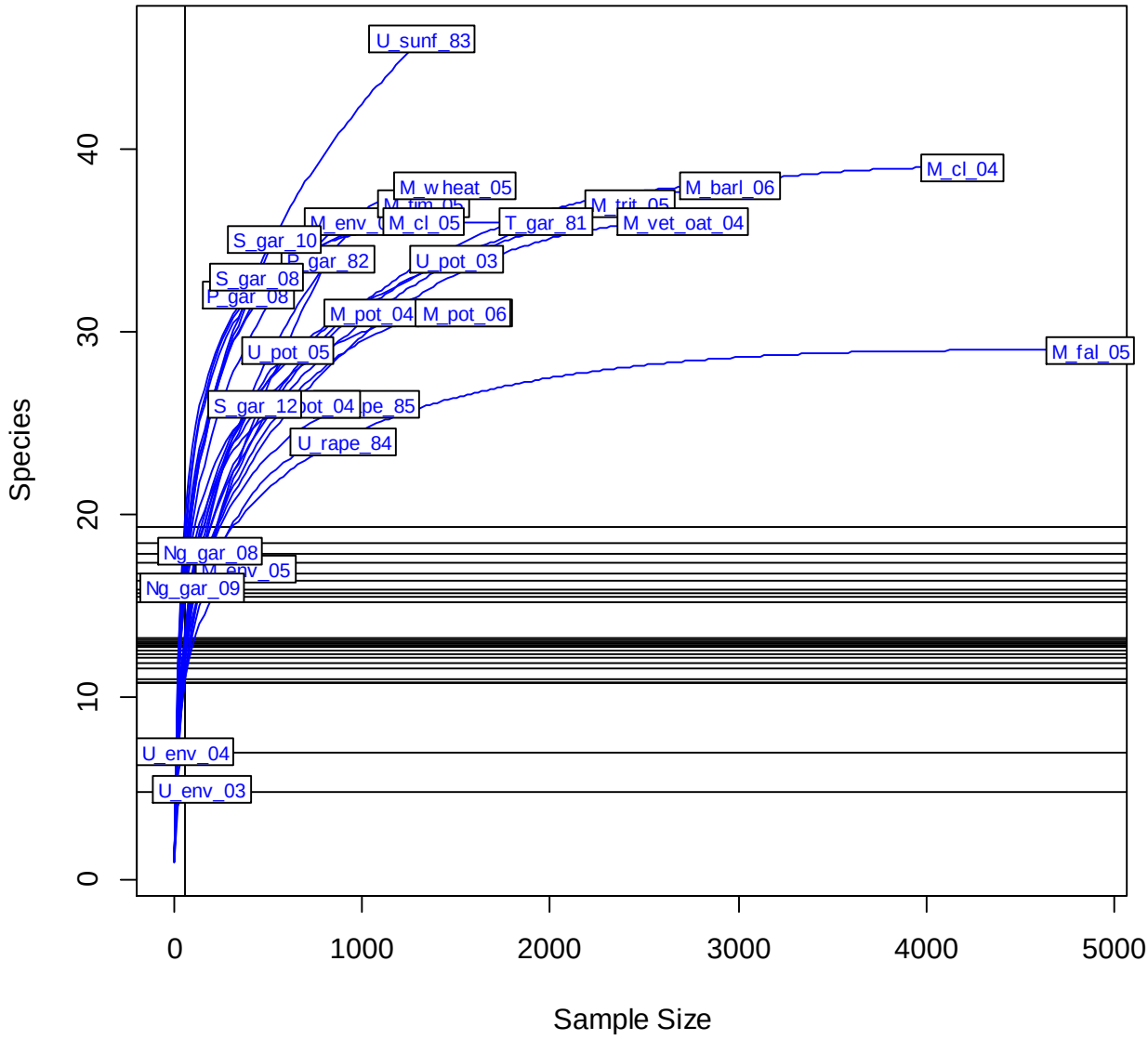

Рисунок 63. – Кривые разрежения для комплексов жужелиц садов и других биотопов. Species – количество видов жужелиц; Sample Size – объем выборки, экз.; M_cl_04 – Меньково, поле клевера с тимофеевкой и подсевом вики; M_vet_oat_04 – вико-овсяная смесь; M_pot_04 и M_pot_06 – поля картофеля; M_fal_05 – поле 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; U_sunf_83 – Ушаки, поле подсолнечника; U_rape_84 и U_rape_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; S_gar_08, S_gar_10, S_gar_12 – Синявино, старый сад; P_gar_82 – Пушкин, старый сад; P_gar_08 – Пушкин, старый сад; Ng_gar_08, Ng_gar_09 – окр. г. Чудово, молодой сад.

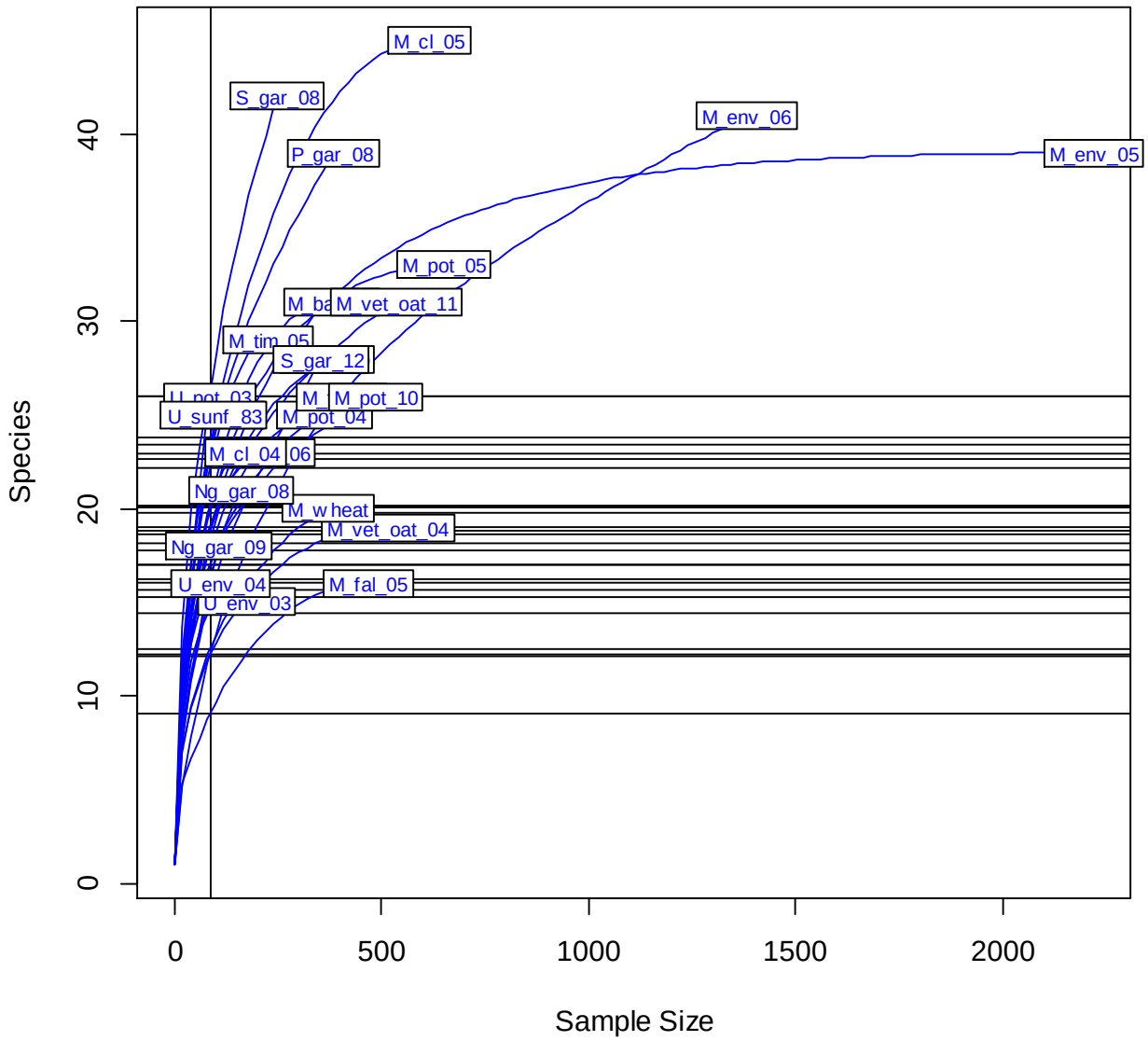

Рисунок 64. – Кривые разрежения для комплексов стафилинид садов и других биотопов. Species – количество видов жужелиц; Sample Size – объем выборки, экз.; Обозначения – см. рисунок 63.

Отличительным свойством комплексов жужелиц садов является редкая встречаемость многих видов из рода *Bembidion*. Это связано с тем, что карабиды из этого рода (особенно мезофильные виды *B. quadrimaculatum*, *B. properans* и *B. lampros*) предпочитают незащищенные от солнца участки с редкой растительностью (Lindroth, 1985). Так, за весь период исследований в садах на Северо-Западе России нами не было отмечено ни одной особи *B. properans*, при этом регистрировались только отдельные особи *B. quadrimaculatum* и *B. lampros*. Представители рода *Bembidion*, предпочитающие повышенную влажность и относящиеся к группе

мезогигрофилов, – *B. guttula* и *B. gilvipes* чаще встречаются в садах, но не относятся к числу доминирующих видов. Эта особенность характерна именно для Северо-Запада России. Южнее, например в Подмосковье, *B. lampros* в плодовых садах принадлежит к числу доминирующих видов. Так, в Истринском районе Московской области доля жужелиц этого вида составила 6.8 % (Шарова, 1980). Это объясняется термофильностью данного вида и проявлением принципа зональной смены стаций (Бей-Биенко, 1966).

В садах Северо-Запада России отмечено более 25 видов пауков. Особенностью комплекса пауков садовых насаждений является высокая доля представителей семейства Lycosidae (таблица 19). Именно представители этого семейства, особенности из рода *Pardosa* (P. *amentata* (Clerck), *P. paludicola* (Clerck), *P. fulvipes* (Collett)), составляют большую часть собранных в садах пауков. На полях представители этих видов встречаются чаще на многолетних травах. Представители семейства Linyphiidae встречаются значительно реже (таблица 19), среди них преобладают представители вида *Erigone dentipalpis* (Wid.). Представители этого вида часто встречаются на полях многолетних трав и зерновых культур.

Таблица 19. – Распределение пауков различных семейств в садовых насаждениях Северо-Запада России

Семейство	Пушкин, 2008 г.	Чудово (окрестности), 2008–2009 гг.
Linyphiidae	12.6	24.2
Tetragnathidae	3.1	6.5
Lycosidae	82.6	65.1
Cluboinidae	0.3	0.6
Gnaphosidae	0	0.6
Thomisidae	1.4	3.0
Всего	100	100

Таким образом, комплекс жужелиц и стафилинид садов включает ряд лесных видов, относящихся к числу доминирующих в отдельных местах

проведения наблюдений. Общим для всех обследованных садов доминантом являлась жужелица *Pterostichus melanarius*, для которой характерна высокая степень эвритопности. Среди пауков преобладают виды, характерные для участков с густой травянистой растительностью. 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.

Итак, наиболее высокие показатели обилия и видового богатства напочвенных хищников отмечены на полях многолетних трав. Высокие показатели видового богатства и меньшее обилие характерны для комплексов жужелиц и стафилинид садов. На полях однолетних полевых культур, в том числе и подвергающихся систематичеким 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*

Почва является «своего рода фокусом экосистемы, так как она связана со всеми другими ее компонентами» (Федоров, Гильманов, 1980). Почвенные условия оказывают огромное воздействие на комплексы жужелиц и стафилинид, так как эти насекомые тесно связаны с почвой в течение всего цикла своего развития.

За весь период исследований на полях в г. Пушкин и его окрестностях, а также в Гатчинском и Тосненском районах Ленинградской области (см. главу 2), характеризующихся почвами с различным механическим составом, было зарегистрировано 86 видов стафилинид и 91 вид жужелиц. При этом на среднесуглинистой почве отмечено 52 вида жужелиц и 43 вида стафилинид, на супесчаной – 62 вида жужелиц и 53 вида стафилинид. На легкосуглинистой почве с отдельными участками супесей зарегистрировано наибольшее число видов жужелиц – 73 и 45 видов стафилинид.

Относительная бедность видового состава комплексов жесткокрылых, обитающих на среднесуглинистой почве, объясняется прежде всего условиями чрезмерного увлажнения. Это относится не только к агроценозам, но и к окружающим биотопам. Так, в пос. Ушаки на полях различных сельскохозяйственных культур и в окружающих ценозах (сосновый лес, заросли кустарников) за все годы исследований не было обнаружено ни одного экземпляра жужелиц *Carabus nemoralis* O.F. Müll., *Platynus assimilis* Pk. и *Pterostichus oblongopunctatus* F. В других районах проведения работ эти преимущественно лесные виды систематически встречались в агроценозах, особенно в садах и на полях с густой растительностью.

Из зарегистрированных видов только 33 вида жужелиц и 17 видов стафилинид встречались на полях всех мест проведения исследований. В большей степени различались 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 %).

Анализ структуры комплексов жужелиц по гигропреферендуму показал, что к группе мезофилов относятся 36 видов. Комплекс мезофилов является наиболее стабильным. Из представителей этого комплекса 19 видов (53 %) встречались во всех местах проведения исследований. Наши данные согласуются с материалами по исследованию герпетобионтных жуков в условиях Белоруссии. Там также было показало, что на полях мезофилы находят наиболее подходящие условия для своего развития (Хотько, 1991).

Необходимо учитывать, что к группе мезофилов были отнесены многие более или менее эвритопные виды жужелиц с широким спектром требований к условиям окружающей среды, как то: *Dyschirius globosus*, *Pterostichus melanarius, Amara communis, A. familiaris* и *Harpalus rufipes*.

Сравнение комплексов жужелиц, обитающих в агроценозах на различных почвах (места проведения исследований описаны в главе 2), позволило выявить большие отличия видового состава жужелиц-гигрофилов, ксерофилов и мезоксерофилов. Большинство видов жужелиц-гигрофилов, обитающих в агроценозах Ленинградской области, предпочитает суглинистые почвы (приложение 4). В комплексе жужелиц, сложившемся на полях со среднесуглинистой почвой, к группе гигрофилов относятся 9 видов. На полях с супесчаной почвой зарегистрировано только 3 таких вида карабид, причем представители этих видов встречались исключительно на участках с густой растительностью (поля многолетних трав и озимых зерновых). При этом на полях с супесчаной почвой отмечен самый богатый по видовому составу комплекс жужелиц-ксерофилов и мезоксерофилов – 14 видов. На среднесуглинистой почве за все годы исследований в агроценозах был обнаружен только один вид жужелицы-мезоксерофила. Поля с легкосуглинистой почвой и отдельными участками супесей по числу видов жужелиц-гигрофилов, ксерофилов и мезоксерофилов занимают

промежуточное положение (Гусева, Коваль, 2005б, 2008а). Типичные ксерофилы, предпочитающие легкие почвы, отмечены на полях в д. Меньково Это – *Cicindela hybrida* L., *Harpalus smaragdinus* Duft. и *H. tardus* Pz.

В агроландшафтах Северо-Западного Кавказа также было отмечено существенное влияние увлажнения почвы на видовой состав жужелиц (Замотайлов, 1989). Исследования, проведенные в Московской области, также показали, что режим влажности является одним из ведущих факторов в экологическом распределении жужелиц (Душенков, 1983, 1984).

Гигропреферендум отдельных видов стафилинид изучен в меньшей степени, чем гигропреферендум жужелиц. Отдельные виды этих жесткокрылых можно охарактеризовать как мезогигрофильные или гигрофильные. Большинство видов стафилинид тяготеет к высокой влажности воздуха, так как в природе они живут в полостях, насыщенных водяным паром (Тихомирова, 1967, 1968). Меньшее число видов этих насекомых на среднесуглинистой почве можно объяснить большей плотностью сложения почвы и меньшим количеством насыщенных водяным паром полостей.

Наиболее высокая средняя динамическая плотность комплекса жужелиц отмечена на супесчаных почвах. Так, на полях картофеля в д. Меньково (Гатчинский р-н Ленинградской обл.) уловистость жужелиц составила 13.8 особей на 10 л.-с., что в 1.5 раза выше аналогичного показателя на среднесуглинистой почве (Коваль, Гусева, 2008а).

Наибольшие различия по динамической плотности наблюдались для комплексов стафилинов, обитающих на супесчаной и среднесуглинистой почве. В среднем за период с 2003 по 2006 год на полях картофеля на супесчаной почве уловистость стафилинид составила 5.61, а на среднесуглинистой почве за тот же период – только 1.03 особи на 10 л.-с. Таким образом, в среднем динамическая плотность стафилинид на супесчаной почве превышала этот показатель на среднесуглинистой почве в

5.4 раза. В дождливые годы эти различия усиливаются. Так, в 2004 году уловистость стафилинид на среднесуглинистой почве составила 0.6 особей на 10 л.-с., что почти в 10 раз ниже соответствующего показателя на супесчаной почве (рисунок 65). Возможно, это связано с длительным затоплением почвенных скважин при высокой влагоудерживающей способности почвы.

Комплексы жужелиц, обитающих в агроценозах с различными почвенными условиями, различаются не только по видовому составу, но и по структуре доминирования. Так как структура доминирования жужелиц зависит как от почвенных условий, так и от особенностей сельскохозяйственной культуры, сравнение проводилось на основе данных по комплексам жужелиц, обитающих на полях пропашных культур (картофеля и капусты), как наиболее сходных по времени начала полевых работ и системе обработки почвы. Данные по средней уловистости 25 наиболее массовых на полях пропашных культур видов в различных районах проведения наблюдений представлены в таблице 18.

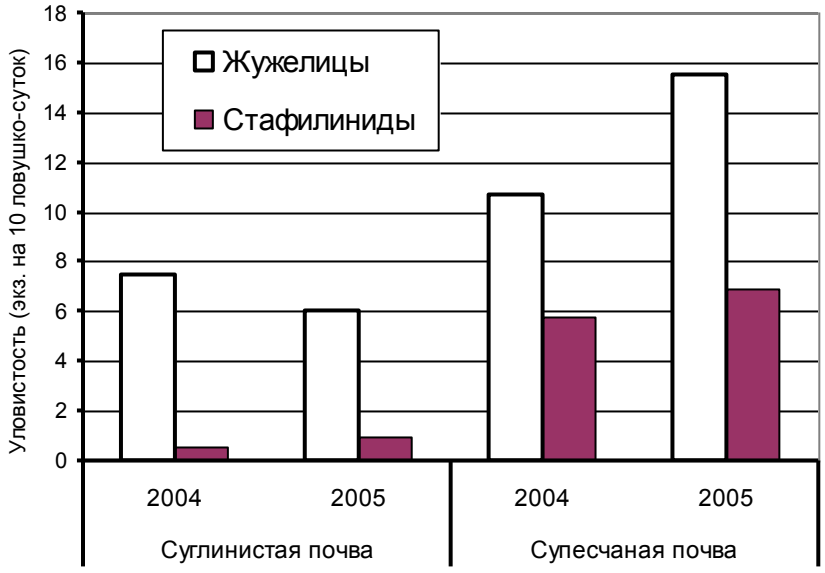

Рисунок 65. – Средняя динамическая плотность жужелиц и стафилинид в агроценозах картофеля с различными почвенными условиями.

Все районы проведения исследований отличались по соотношению уловистости наиболее массовых видов жужелиц (таблица 20).

Таблица 20. – Средняя динамическая плотность массовых видов жужелиц на полях пропашных культур в условиях Ленинградской области

Вид	Механический состав почвы и место проведения исследований			
	среднесуглинистая, пос. Ушаки	легкосуглинистая с примесью супесей, окр. г. Пушкин		супесчаная, д. Меньково
		А	Б	
Carabus cancellatus	0.09	0.09	0.01	0.23
C. granulatus	0.11	0.03	0.02	0
Clivina fossor	0.12	0.55	0.17	0.48
Broscus cephalotes	0	0	0	0.29
Trechus quadristriatus	0	0.16	0.29	0.04
Bembidion femoratum	0	0.19	0	0.19
B. gilvipes	0.59	0.05	0.04	0.15
B. guttula	0.07	0.07	0.14	0.01
B. lampros	0.07	0.16	0.03	0.75
B. properans	0.17	1.97	0.59	2.11
B. quadrimaculatum	0.58	0.92	0.75	2.35
Poecilus cupreus	3.80	0.62	0.20	1.47
P. versicolor	0.03	0.04	0.09	0.05
Pterostichus melanarius	0.56	0.18	2.04	0.05
P. niger	0.24	0.03	0.10	0.07
Synuchus vivalis	0	0.06	0.05	0.80
Calathus erratus	0	0	0	0.19
C. melanocephalus	0	0.05	0.51	1.33
Amara aulica	0.45	0.02	0.02	0.06
A. bifrons	0	0.05	0.16	0.05
A. fulva	0	0.56	0.05	0.23
A. majuscula	0.01	0.15	0.05	0.03
Anisodactylus binotatus	0.24	0	0	0.01
Harpalus affinis	0.35	0.21	0.09	1.32
H. rufipes	1.43	1.44	0.29	1.63
Общее число видов	41	46	41	42
Количество ловушко-суток (л.-с.)	2897	2887	2115	1890
Средняя уловистость (особей на 10 л.-с.)	9.5	8.0	6.2	13.8

Примечание. А – опытное поле ВИЗР и прилегающие к нему поля;
Б – поля Пулковского отделения совхоза «Шушары» (АОЗТ «Шушары»).

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* (таблица 20).

Различия по показателям обилия массовых видов имеют большое значение, так как эти виды определяют особенности воздействия комплекса жужелиц на смертность отдельных фаз развития вредителей. Например, известно, что карабиды из рода *Bembidion* почти не влияют на смертность колорадского жука – *Leptinotarsa decemlineata* Say (Коваль, 1999), так как эти небольшие по размеру жужелицы активны главным образом на поверхности почвы, а яйца колорадского жука находятся на растениях. В то же время эти насекомые активно уничтожают яйца весенней капустной мухи – *Delia brassicae* Bouché, откладываемые на поверхность почвы (Гусева, 1988а, 1988б), а также злаковых тлей (Chiverton, 1986).

Структура доминирования стафилинид на полях с различными почвенными условиями отличается еще более значительно, чем структура доминирования жужелиц. Сравнение комплексов стафилинид на полях картофеля с различными почвенными условиями было проведено в 2003–2006 годах в условиях Ленинградской области (таблица 21 и рисунок 66). На среднесуглинистой почве, отличающейся малой скважностью, обнаружено значительно меньшее количество видов стафилинид. В таких условиях наиболее массовым видом являлся *Tachyporus chrysomelinus*, способный подниматься на растения, активно передвигающийся по поверхности почвы, относительно устойчивый к дефициту влаги и поэтому не нуждающийся в насыщенных водяными парами почвенных полостях. Однако динамическая плотность даже этого вида на полях картофеля в дер. Ушаки на суглинистых

почвах была в 2.2 раза ниже по сравнению с аналогичным показателем на супесчаной почве (таблица 21).

Следует отметить, что на суглинистой почве с высокой влагоудерживающей способностью к числу массовых видов (доля которых от общего количества собранных стафилинид превышает 3 %) относятся два вида из рода *Stenus*, представители которого встречаются по берегам водоемов и в сырых местах под опавшей листвой (Киршенблат, 1965).

Таблица 21. – Средняя динамическая плотность массовых видов стафилинид на полях картофеля при различных почвенных условиях

Вид	Механический состав почвы и место проведения исследований	
	средсуглинистая, пос. Ушаки, 2003–2005 гг.	супесчаная, д. Меньково, 2003–2006 гг.
Anotylus rugosus	0.05	0.38
Stenus biguttatus	0.02	0
S. comma	0.05	0
Gyrohypnus angustatus	0.04	0.12
Philonthus atratus	0.10	0.03
Ph. carbonarius	0.02	0.14
Ph. cognatus	0	0.17
Tachyporus chrysomelinus	0.13	0.30
T. hypnorum	0	0.12
T. nitidulus	0.04	0.02
Amischa analis	0.01	0.25
Aloconota gregaria	0.04	0.70
Acrotona fungi	0.02	0.28
Dinaraea angustula	0.02	0.33
Aleochara bipustulata	0.05	0.88
A. brevipennis	0.03	0.07
A. curtula	0.04	0
Общее число видов	34	41
Количество ловушко-суток (л.-с.)	2897	1749
Средняя уловистость (особей на 10 л.-с.)	0.96	4.4

Для агроценозов картофеля в д. Меньково характерна более высокая динамическая плотность стафилинид из подсемейства Aleocharinae (представители родов *Aloconota*, *Acrotona*, *Dinaraea* и *Aleochara*). Более рыхлая супесчаная богатая гумусом почва содержит почвенные полости, благоприятные для обитания этих насекомых.

Структура комплексов стафилинид на полях, занятых одной культурой, но характеризующимися различными почвенными условиями, представлена на рисунке 66.

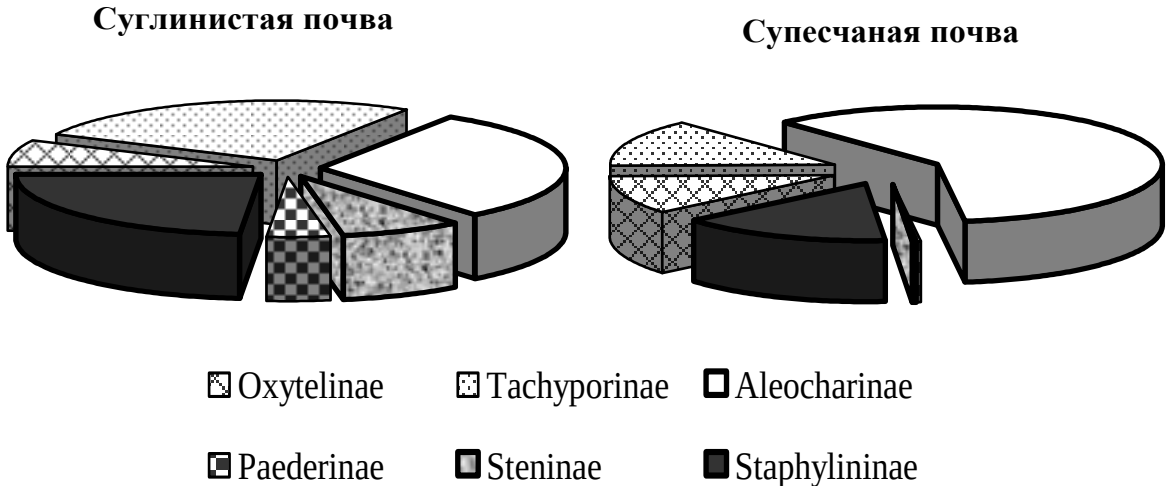

Рисунок 66. – Структура комплексов стафилинид (по подсемействам) в агроценозах картофеля с различными почвами (Ленинградская обл., 2003–2006 гг.)

Наиболее резкими отличиями является двукратное увеличение доли представителей подсемейства Aleocharinae на полях с рыхлой супесчаной почвой с высоким содержанием гумуса (60.1 % от общего количества собранных стафилинид на полях картофеля в д. Меньково и 30.1 % от общего количества собранных на таких полях стафилинид в пос. Ушаки) и двукратное увеличение доли представителей подсемейства Tachyporinae на полях с плотной суглинистой почвой с низким содержанием гумуса (26.8 % от общего количества собранных стафилинид на полях картофеля в пос. Ушаки и 13.2 % от общего количества собранных на таких полях стафилинид

в д. Меньково). Это связано с тем, что у представителей подсемейства Aleocharinae связь со скважинами почвы теснее, чем у представителей подсемейства Tachyporinae (Тихомирова, 1967). Стафилины из подсемейства Aleocharinae используют для передвижения естественную скважность почвы или готовые ходы роющих беспозвоночных (Локтионов, Пономаренко, 1975; Шилов, 1977).

Существенную часть комплекса стафилинид (23.6 %) на полях картофеля на суглинистой почве составляют представители подсемейства Staphylininae (роды *Philonthus*, *Staphylinus*, *Xantholinus*, *Gyrohypnus*, *Gabrius*). Наибольшее количество собранных на полях картофеля представителей этого подсемейства относится к роду *Philonthus*. Несмотря на то, что эти насекомые хорошо приспособлены к движению в скважинах (удлиненное гибкое тело и сильные передние ноги с массивными бедрами), облигатной связи с почвой эти насекомые не имеют и могут обитать в затененных влажных местах (Тихомирова, 1967). Представитель рода *Philonthus*, наиболее тесно связанный со скважинами, где проводит большую часть времени – *Ph. concinnus* (Тихомирова, 1967) встречался только в д. Меньково на полях картофеля и на обочинах полей с рыхлой богатой гумусом почвой.

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

Высокие показатели обилия напочвенных хищных жесткокрылых в агроценозах обуславливаются тем, что деятельность человека по возделыванию и окультуриванию почвы благоприятна для многих видов, которых часто называют «полевыми». Окультуривание почвы и связанное с ним повышение плодородия способствует увеличению высоты и биомассы растений, что приводит к изменению освещенности и микроклимата. Известно, что наиболее сомкнутый ярус фитоценоза, играющий обычно эдификаторную роль, уменьшает температурные колебания в нижележащих ярусах (Лавренко, 1959). Известно, что плодородие почвы изменяет

структуру и состояние растительного сообщества и приводит к изменению комплекса фитофагов и активности энтомофагов (Buckland, Grime, 2000).

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 огранических удобрений в почве происходит также увеличение численности сапрофагов, преимущественно микроартропод (Артемьева, 1970; Purvis, Curry, 1984; Holland, Luff, 2000), что способствует увеличению пищевых ресурсов жужелиц и стафилинид.

Изучение влияния окультуривания почвы на структуру комплекса напочвенных хищных членистоногих проводилось в рамках совместной с сотрудниками АФИ работы по комплексной оценке окультуренности дерново-подзолистых почв в экспериментальных севооборотах Ленинградской области, на которых участки с повышенной окультуренностью создавались путем внесения сидератной смеси и различных доз органических удобрений (см. главу 2).

Жужелицы, относящиеся к различным видам и жизненным формам, неоднозначно реагируют на изменения, связанные с окультуриванием почвы. Данные по обилию наиболее многочисленных их видов на участках с различной степенью окультуренности почвы представлены в таблице 22.

Усиление развития надземной массы растений и уменьшение освещенности поверхности почвы приводит к тому, что в структуре комплексов жужелиц снижается доля светолюбивых видов из рода *Bembidion* (Гусева, Коваль, 2013а; Коваль, Гусева, 2013). Также уменьшается обилие представителей этого рода на высокоокультуренном участке с максимальной биомассой растений (табл. 22). Массовые виды – *B. quadrimaculatum* L. и *B. properans* Steph., согласно классификации жизненных форм жужелиц, предложенной И.Х. Шаровой (1981), относятся к серии стратобионтов-скважников и группе поверхностно-подстилочных. Состояние почвы имеет

для этих видов второстепенное значение и влияет на них опосредованно, через изменение среды обитания.

Таблица 22. – Средняя динамическая плотность (уловистость) жужелиц на участках с различной степенью окультуренности почвы, особей на 10 л.-с. (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
Carabus cancellatus	0.11	0.27	0.35	0.30	0.46	0.35
Clivina fossor	0.74	1.16	0.35	0.91	0.70	1.21
Broscus cephalotes	0.70	0.32	0.18	0.07	1.09	0.17
Bembidion lampros	0.07	0.62	0.28	0.35	0.04	0.22
B. properans	0.28	5.23	0.88	3.01	0.77	3.41
B. quadrimaculatum	1.37	2.44	1.37	1.33	1.19	2.42
Poecilus cupreus	0.95	13.01	2.63	9.31	4.88	21.01
P. versicolor	0.42	5.14	0.84	4.02	1.16	5.28
Pterostichus melanarius	0.04	0.05	1.40	0.10	3.09	0.20
Synuchus vivalis	1.09	0.25	1.89	0.22	1.89	0.25
Calathus erratus	1.51	0.25	1.68	0.25	1.72	0.15
C. melanocephalus	0.32	0	1.05	0.02	1.61	0.17
Harpalus affinis	0.88	2.07	0.70	1.28	0.84	1.88
H. rufipes	2.53	2.00	3.26	1.75	3.89	1.75
Другие виды	1.55	3.91	1.49	1.18	3.58	1.21
Суммарная уловистость	**12.56**	**36.72**	**18.35**	**24.10**	**26.91**	**39.68**
Всего видов	30	28	30	26	34	33
Видовое богатство, Dmg	4.9	3.7	4.6	3.6	5.0	4.3
Показатель разнообразия Шеннона, H	1.12	0.91	1.10	0.88	1.11	0.76
Показатель концентрации доминирования Симпсона, C	0.10	0.19	0.10	0.21	0.11	0.32
Индекс доминирования Бергера–Паркера, d	0.20	0.35	0.18	0.39	0.18	0.53

Средняя за весь период наблюдений доля особей жужелиц из рода *Bembidion* на поле вико-овсяной смеси на участке с высокой окультуренностью составила 15.7 % от общего количества собранных карабид, а на участке с низкой окультуренностью почвы этот показатель достигал 35.4 %. На поле картофеля, на участке с высокой окультуренностью доля видов из этого рода составила 7.6 %, а на участке с низкой окультуренностью – возросла до 15.7 %. Промежуточные показатели были отмечены на участках полей со средней окультуренностью (Коваль, Гусева, 2013).

Кроме светолюбивых видов из рода *Bembidion*, обитающих на поверхности почвы, большинство массовых видов жужелиц предпочитали участки с более высокой окультуренностью, на которых наблюдались максимальные показатели их динамической плотности (таблица 22). 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 относятся одни из самых многочисленных видов агроценозов – *Poecilus cupreus*, *P. versicolor* и *Pterostichus melanarius*.

Доля этих видов в структуре комплекса жужелиц возрастала по мере увеличения окультуренности почвы. На поле вико-овсяной смеси средняя за сезон доля особей *P. cupreus* на участке с высокой окультуренностью составила 52.2 % от общего количества зарегистрированных там особей карабид, а на участке с низкой окультуренностью – только 35.5 %. На поле картофеля эти показатели составили соответственно 19.9 и 7.5 % (на участках со средней окультуренностью ежегодно наблюдались промежуточные показатели). Именно на высокоокультуренных участках ежегодно отмечались самые высокие показатели обилия *P. cupreus* (таблица 22). В связи с тем, что на участках с высокой окультуренностью почвы ежегодно наблюдалась очень высокая динамическая плотность *Poecilus cupreus*, показатель разнообразия Шеннона для участка с высокой окультуренностью

на поле вико-овсяной смеси (H = 0.76) был ниже, чем для участков с низкой и средней окультуреннорстью (H = 0.91 и H = 0.88). Высокие показатели обилия этого наиболее массового на участке с высокой окультуренностью почвы вида привели также к резкому увеличению показателя концентрации доминирования Симпсона и индекса доминирования Бергера–Паркера (таблица 22). Высокая динамическая плотность *Poecilus cupreus* на участке в высокой окультуренностью способствовала тому, что на этом участке были отмечены максимальные показатели суммарной уловистости жужелиц – 39.7 особей на 10 л.-с. на поле вико-овсяной смеси и 26.9 особей на 10 л.-с. на поле картофеля.

Гигрофильные виды жужелиц *Loricera pilicornis* F. и *Carabus granulatus* L. встречались только на участках со средней и высокой окультуренностью почвы. В то же время на участке с низкой окультуренностью за два года наблюдений был отмечен только один экземпляр вида из указанной экологической группы – *Chlaenius nitidulus* Schrnk. Мезогигрофильные виды жужелиц, как то: *Pterostichus niger* Schall., *Agonum muelleri* Hbst., *Platynus assimilis* Pk. и *Amara plebeja* Gyll. были отмечены только на участке с высокой окультуренностью почвы в период, когда уже был развит травостой (стеблестой). Развитие последнего во многом способствовало увеличению видового богатства комплекса жужелиц. Благодаря этому на участках с высокой окультуренностью почвы ежегодно отмечались максимальные показатели числа зарегистрированных видов жужелиц и видового богатства Маргалефа Dmg (таблица 22). Сходное явление было отмечено в условиях Среднего Поволжья, где под покровом многолетней люцерны в связи со своеобразием микроклимата фауна жужелиц приобретала более гигрофильный характер (Утробина, 1964).

Оценка видового разнообразия комплексов жужелиц, складывающихся на участках с различной окультуренностью почвы, с помощью кривых разрежения показала, что наибольшим видовым богатством характеризуются

сообщества жужелиц на участках с высокой окультуренностью почвы (рисунок 67).

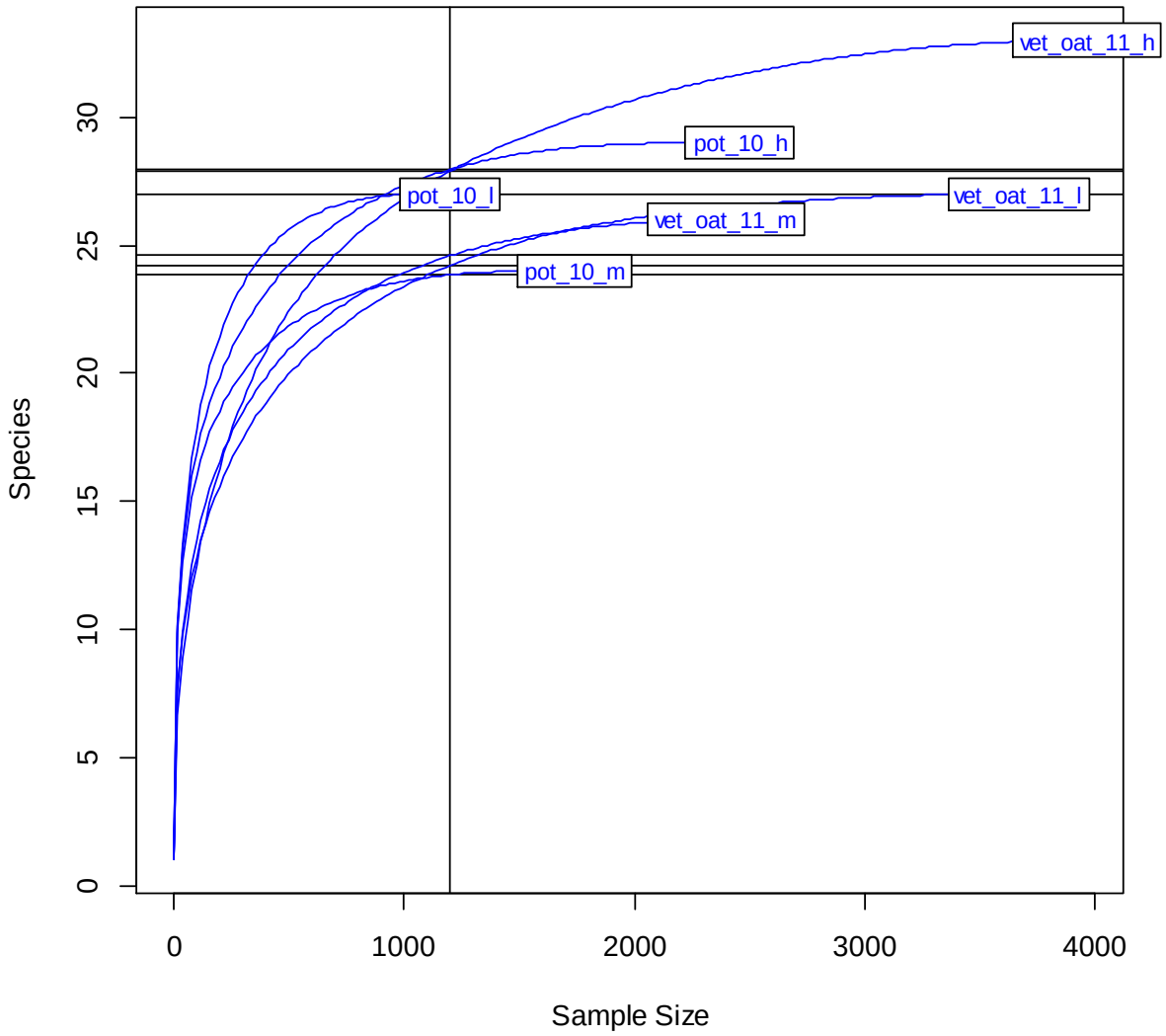

Рисунок 67. – Кривые разрежения для комплексов жужелиц на участках с различной окультуренностью почвы. Species – количество видов стафилинид; Sample Size – объем выборки, экз.; картофель: pot_10_l – низкая степень окультуренности, pot_10_m – средняя степень окультуренности, pot_10_h – высокая степень 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.

Положительное влияние применения огранических удобрений на комплекс жужелиц было отмечено и ранее (Блинова, 1980; Purvis, Curry, 1984; Taboada et al., 2007).

Однако наиболее значительное воздействие увеличение окультуренности почвы оказывает на комплекс стафилинид (таблица 23).

Таблица 23. – Средняя динамическая плотность (уловистость) стафилинид на участках с различной степенью окультуренности почвы, особей на 10 л.-с. (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
Anotylus rugosus	0.24	0.07	0.27	0.05	0.60	0.25
Philonthus carbonarius	0.03	0	0.18	0.12	0.09	0.27
Ph. cognatus	0	0.57	0.03	0.57	0.21	0.91
Ph. rotundicollis	0	0.05	0.09	0.07	0.33	0.64
Tachinus corticinus	0.21	0	0.24	0	0.42	0.02
T. rufipes	0	0.02	0.24	0.20	1.46	1.26
Tachyporus chrysomelinus	0.24	0.22	0.87	0.35	1.31	0.30
T. hypnorum	0.09	0.10	0.09	0.20	0.36	0.25
Aloconota gregaria	0.48	1.33	1.01	1.19	1.40	1.06
Dinaraea angustula	0.18	0.89	0.45	0.54	0.33	0.25
Acrotona fungi	0	0.10	0.33	0.20	0.33	0.44
Aleochara bipustulata	0.33	0.44	0.27	0.10	0.63	0.17
Другие виды	0.32	1.20	0.35	1.25	0.68	1.58
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 между обилием отдельных видов стафилинид на участках, которые различались по степени окультуренности почвы, отмечены на поле картофеля в первый год после внесения органических удобрений. При этом максимальные показатели численного обилия и видового богатства

ежегодно отмечались на участке с высокой окультуренностью почвы (таблица 23, рисунок 68).

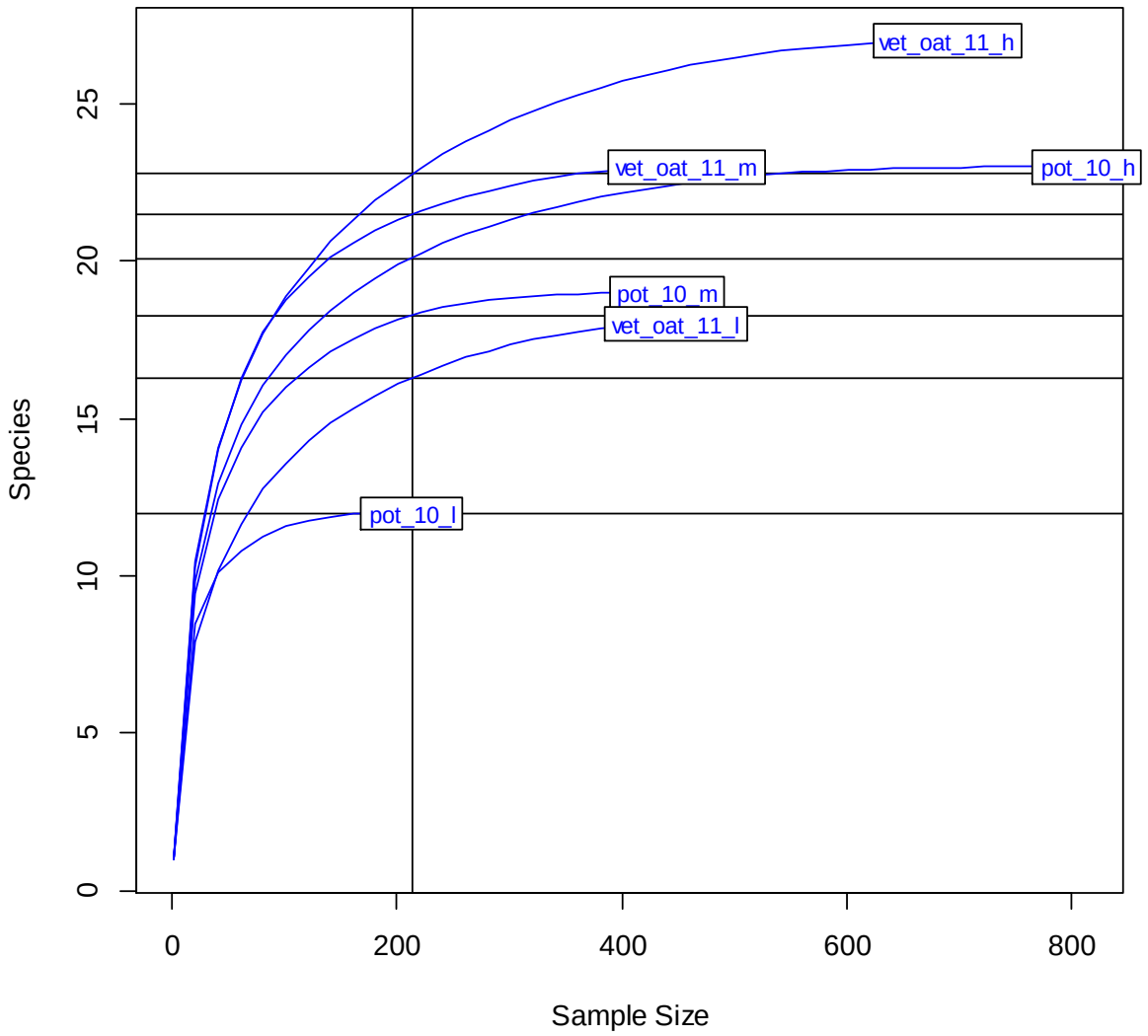

Рисунок 68. – Кривые разрежения для комплексов стафилинид на участках с различной окультуренностью почвы. Species – количество видов стафилинид; Sample Size – объем выборки, экз.; картофель: pot_10_l – низкая степень окультуренности, pot_10_m – средняя степень окультуренности, pot_10_h – высокая степень 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.

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 68). Этот факт подтверждают результаты вычислений показателей

видового богатства Маргалефа Dmg и показателя разнообразия Шеннона H (таблица 23). В отличии от комплексов жужелиц, для комплексов стафилинид по мере увеличения окультуренности почвы наблюдается закономерное уменьшение показателя концентрации доминирования Симпсона и индекса доминирования Бергера–Паркера (таблица 23).

Это связано с тем, что увеличение высоты и вегетативной массы растений на средне- и высокоокультуренных участках благоприятно для видов, предпочитающих участки с развитым травостоем (стеблестоем). Например, самым массовым видом за два года наблюдений на участке с высокой окультуренностью почвы являлся *Tachinus rufipes* L. (таблица 23). При этом на участке поля с низкой окультуренностью почвы за два года был отмечен только один экземпляр указанного вида. Более 30 % особей стафилинид, собранных в 2011 г. на высокоокультуренном участке данного поля, относились к видам, или не зарегистрированным на малоокультуренном участке, или крайне редко встречающимся там. Это – *Philonthus rotundicollis* Mén., *Ph. carbonarius* Grav., *Ph. laminatus* Creutz., *Ph. atratus* Grav. и *T. rufipes*. Во многом благодаря видам этого комплекса на высокоокультуренном участке отмечены максимальное число зарегистрированных видов (25), наибольшее видовое богатства (индекс Маргалефа Dmg – 4.2–4.3) и наивысшая динамическая плотность этих жуков – 7.8–8.2 особей на 10 л.-с. (Гусева, Коваль, 2013б).

Связь ряда видов стафилинид с наличием субстратов органического происхождения отмечалась и ранее (Кащеев, 2002, Гусева, 2013; Freude et al., 1974). Копробионтами являются многие представители родов *Philonthus*, *Oxytelus* и *Atheta* (Кащеев, 1999). Известно, что *Ph. laminatus* тяготеет к субстратам типа навоза или компоста (Тихомирова, 1967).

Исследования, проведенные в условиях Среднего Поволжья, показали, что, чем плодороднее почвы и чем больше в них личинок и имаго насекомых, тем многочисленнее и стафилиниды, находящие, по-видимому, более обильную кормовую базу (Утробина, Тихомирова, 1968). Так, на

подзолистых почвах плотность стафилинид составляла 0.2–0.6 особей на 1 $м^2$, а на карбонатных черноземах, богатых гумусом (до 9%), где и заселенность почвенными насекомыми была наибольшей, плотность стафилинид достигала 45.8 особей на 1 $м^2$ (там же, с. 120). Эти данные подтверждаются выводами М.С. Гилярова (1942, 1949, 1951, 1965) и М.М. Алейниковой (1964) о том, что численность почвенных животных в различных типах почв зависит прежде всего от содержания в них гумуса.

Увеличение видового богатства и динамической плотности стафилинид на окультуренных участках связано также с тем, что более рыхлая богатая гумусом почва содержит множество пор, благоприятных для обитания этих жесткокрылых, что особенно важно для представителей подсемейства Aleocharinae. Представитель этого подсемейства *Aloconota gregaria* Er. – один из самых массовых видов стафилинид на полях пропашных и яровых зерновых культур в условиях Ленинградской области, важный энтомофаг ряда опасных вредителей. В первый год после внесения навоза указанный вид чаще всего встречался на высокоокультуренном участке. Средняя за сезон динамическая плотность данного вида на поле картофеля на малоокультуренном участке ($X \pm t_{05} S_x$) составила 0.5±0.40, на среднеокультуренном – 1.0±0.55, а на высокоокультуренном – 1.40±1.06 особей на 10 л.-с. Таким образом, обилие этих стафилинов на высокоокультуренном участке в 2.9 раза превышало соответствующий показатель на малоокультуренном участке. При этом наряду с увеличением средних значений обилия по мере увеличения окультуренности наблюдалось увеличение минимальных и максимальных значений уловистости этих жесткокрылых в отдельные почвенные ловушки. Однако необходимо учитывать, что особенностью этого стафилина является склонность образовывать скопления на отдельных участках. Поэтому для него характерны высокие значения дисперсии показателей обилия, что приводит к увеличению ошибки выборочной средней. В связи с этим при исследовании закономерностей распределения *A. gregaria* в агроэкосистемах в

большинстве случаев приходится говорить лишь о тенденциях. Высокая дисперсия ограничивает возможности получения строгих статистических доказательств влияния того или иного фактора.

На второй год после внесения навоза, на поле вико-овсяной смеси средняя динамическая плотность *A. gregaria* на высокоокультуренном участке не превышала соответствующие показатели на низкоокультуренном и среднеокультуренном участках (таблица 23).

На участках с более высокой степенью окультуренности, которая способствует увеличению скважности и влажности, создаются благоприятные условия для развития личинок стафилинид. Так, на поле вико-овсяной смеси средняя динамическая плотность личинок стафилинид ($X \pm t_{05}S_x$) на участке с низкой окультуренностью почвы составила 0.1±0.06, на участке со средней окультуренностью – 0.3±0.12, а на высокоокультуренном – 0.9±0.65 особей на 10 л.-с. В агроценозе картофеля средняя динамическая плотность личинок стафилинид на высокоокультуренном участке в 3.3 раза превышала соответствующий показатель малоокультуренного участка (Гусева, Коваль, 2013б).

Изменения, связанные с окультуриванием почвы, в меньшей степени воздействовали на комплекс пауков. Так, в 2010 г., на фоне значительных изменений комплекса напочвенных хищных жуков, средняя динамическая плотность пауков на высокоокультуренном участке только в 1.1 раза превышала соответствующий показатель на низкоокультуренном участке, при отсутствии статистически достоверных различий.

Таким образом, окультуривание почвы способствует значительному обогащению комплекса напочвенных хищных жуков на возделываемых землях и изменению структуры их доминирования. Окультуривание почвы приводит к возрастанию видового богатства жужелиц и увеличению обилия большинства массовых видов этих хищников. По мере увеличения окультуренности почвы увеличивается обилие стафилинид, особенно в первый год после внесения навоза, и возрастает их видовое богатство.

В целом наименее благоприятные для большинства видов жужелиц и особенно стафилинид условия складываются на среднесуглинистых почвах, а наиболее благоприятные – на супесчаных почвах. Это приводит к тому, что потенциал комплексов напочвенных хищных жуков как энтомофагов опасных вредителей сельскохозяйственных культур на различных по механическому составу и окультуренности почвах неоднозначен. В условиях Северо-Запада России на более легких по механическому составу и хорошо окультуренных почвах складывается особенно значимый комплекс хищников, способный 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, имеются сведения о питании тем или иным вредителем, имеющем значение в этом регионе (таблица 1). При этом степень изученности особенностей питания стафилинид еще меньше – только для 18 из 157 видов (11.5 %) этих жесткокрылых известны факты поедания конкретных вредителей (таблица 2). Из 70 видов пауков, обитающих на поверхности почвы в агроландшафтах, только для 11 видов (15.7 %) имеется информация относительно их возможности в уничтожении фитофагов отдельных видов (таблица 3).

Еще меньше информации накоплено относительно прожорливости отдельных видов хищников при питании конкретными фитофагами в лабораторных и полевых условиях, а также их эффективности в снижении численности различных 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. На системы «хищники–жертвы» и в конечном итоге на снижение численности вредителей оказывают влияние не только абиотические факторы (погода и

пр.), но и биотические, в том числе плотности энтомофагов и фитофагов. При этом 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 плодовитое 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*

В число широко известных регуляторных механизмов, действующих на уровне экосистемы, входят субсистемы «хищники–жертвы», регулирующие плотность популяций и позволяющие избежать перенаселения (Одум, 1975). В настоящее время способность многоядных хищников регулировать плотность популяций фитофагов изучена недостаточно. Однако механизмы и особенности регуляции плотностей популяций относятся к числу основных вопросов популяционной экологии (Solomon, 1971; Наумов, 1972), а всестороннее и глубокое изучение работы регуляторных систем составляет главную задачу современной биологии (Уотермен, 1971).

Анализ известной теоремы Лотка–Вольтерра–Гаузе о взаимодействии пищи и потребителей показал, что двучленные системы устойчивы лишь в редких случаях, тогда как по мере удлинения цепей питания и особенно появления параллельных цепей и связей между ними усложняющаяся система приобретает все большую устойчивость (Наумов, 1972).

Возделываемые земли с рыхлой почвой, повышенной освещенностью и обилием корма благоприятны для обитания и размножения многих видов напочвенных хищников. Однако получено очень мало информации относительно способности даже наиболее многочисленных хищных жуков из семейств Carabidae и Staphylinidae регулировать плотность популяций вредителей в агроэкосистемах. Почти нет сведений, отражающих количественные аспекты взаимодействия популяции вредителя с комплексом обитающих в агроценозах напочвенных хищников при различных значениях плотности фитофага. Данные вопросы особенно актуальны для агроэкосистем. Это связано с тем, что «агроэкосистемы в известной степени утратили способность к экологической саморегуляции» (Фитосанитарная дестабилизация …, 2013), для них характерны низкие устойчивость и стабильность (Реймерс, 1983).

Биогеоценоз является очень сложным системным объектом, в котором существует неопределенно большое число обратных связей (Куркин, 1970). При этом необходимо учитывать, что сложность системы определяется не только количеством элементов, но и связями между ними (Ахлибинский, 1969).

Регуляция плотности популяции обеспечивается существованием обратных связей между плотностью популяции и показателями рождаемости, смертности и миграции (Викторов, 1965, 1967). Наличие обратных связей между этими параметрами обеспечивает «компенсаторные изменения пополнения и убыли этой популяции, выравнивающие случайные отклонения в ее плотности» (Викторов, 1967). Принцип обратной связи является наиболее развитой формой авторегуляции в природе, а управление по принципу обратной связи, обусловленное определенной структурой системы, само способствует сохранению организованности системы (Петрушенко, 1971). При отрицательной обратной связи стабильная система стремится к состоянию равновесия путем уменьшающихся осцилляций, в то время как при положительной обратной связи стабильная система стремится

к состоянию равновесия путем монотонного приближения к нему (Ланге, 1969). Анализ основных принципов функционирования систем показал, что в процессах самоуправления обратная связь по преимуществу бывает отрицательной, то есть способствующей ослаблению управляющего воздействия, причем системы с наименьшей инерцией обратной связи обладают бóльшими возможностями выживания (Украинцев, 1972).

Все факторы смертности впервые были разделены американскими энтомологами Л. Говардом и В. Фиске (Howard, Fiske, 1911) на категории, зависящие и не зависящие от плотности популяции. Фактор смертности, зависящий от плотности какой-либо популяции, вызывает увеличение не только количества, но и доли погибших особей при увеличении плотности данной популяции. М. Соломон (Solomon, 1949) полагал, что среди всех зависящих от плотности факторов (естественные враги, болезни, резервы пищи, ограниченное пространство) воздействие хищников-полифагов в меньшей степени связано с плотностью популяции жертвы благодаря их способности использовать альтернативные виды пищи. Зависимость скорости потребления жертв отдельным видом хищников от плотности жертв определяется как функциональный ответ, или функциональная реакция (functional response: Solomon, 1949). Наиболее подробный теоретический анализ реакции хищников на плотность добычи был проведен канадским исследователем К. Холлингом (Holling, 1965). Этим автором были выделены три типа функциональной реакции. I тип – линейный рост числа уничтоженных жертв при низкой плотности популяции жертвы – среди плотоядных животных встречается редко. Для II типа функциональной реакции характерен асимптотический рост числа уничтоженных жертв при увеличении плотности их популяций. При III типе функциональной реакции эта зависимость описывается логистической кривой (рисунок 69). Различия между типами функциональной реакции имеют принципиальный характер, так как отражают особенности изменения доли уничтоженных жертв с ростом плотности их популяций. При реакции II типа доля погибших от

хищников особей жертвы непрерывно снижается. При реакции III типа с увеличением плотности популяции добычи доля уничтоженных особей жертвы сначала возрастает вследствие первоначального положительного ускорения логистической (S-образной) кривой (рисунок 69), 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; Fernandez-Arhez, Corley, 2003). Функциональная реакция III типа при низких значениях плотности жертвы и постоянной численности хищников ведет к стабилизации динамики взаимодействующих популяций (Hassell, 1978; Бигон и др., 1989).

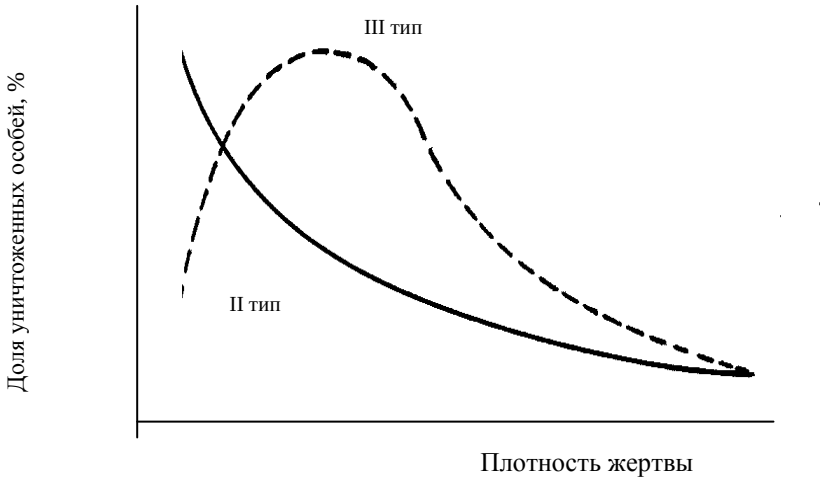

Рисунок 69. – Доля жертв, уничтожаемых хищниками с различными типами функциональной реакции (по: Holling, 1965, с изменениями).

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. Необходимо отметить, что при анализе функциональной реакции хищных насекомых (представителей отрядов Orthoptera, Heteroptera и Coleoptera) на плотность добычи Холлинг (Holling, 1965) использовал только результаты лабораторных опытов, проведенных с одним видом жертвы. Многие другие работы, посвященные исследованию функциональной реакции хищных беспозвоночных, также проводились в лабораторных условиях и с использованием одного вида жертвы (Nakamura, 1977). При таких условиях зависимость количества уничтоженных жертв от плотности их популяций в большинстве случаев соответствовала II типу функциональной реакции. Так, в лабораторных опытах по определению количества яиц капустных мух, уничтоженных стафилином *Aleochara bilineata* Gyll. (Клишина, 1983) и количества злаковых тлей, уничтоженных жужелицами *Bembidion lampros* Hbst., *Anchomenus dorsalis* Pont. и *Pterostichus melanarius* Ill. (Scheller, 1984) при различной плотности популяций вредителей, характер функциональной реакции также соответствовал II типу реакции по Холлингу. Этот исследователь предполагал, что функциональная реакция II типа характерна для беспозвоночных животных, а изменения в поведении, связанные с переключением консументов на массовый вид жертвы (функциональная реакция III типа), свойственны главным образом позвоночным (Holling, 1965). Однако дальнейшие исследования показали, что даже у одного вида хищника на разных стадиях развития или с изменением условий (при питании жертвами, относящимися к разным видам и имеющими разные размеры тела) может изменяться тип функциональной реакции. Так, взрослые хищные клопы *Nabis kinbergii* Reut. при питании различными вредителями люцерны в лабораторных условиях проявляли функциональную реакцию II типа, а нимфы этого вида – III типа (Siddique, Chapman, 1987). Многими исследователями были получены данные о наличии функциональной реакции III типа у различных членистоногих: у пауков сем. Clubionidae (Mansour et al., 1980), жуков сем. Coccinellidae (Hassel et al.,

1977), клопов семейств Nabidae (Siddique, Chapman, 1987) и Miridae (Пазюк, 2010), а также у паразитических перепончатокрылых, заражающих личинок различных хозяев (Burnett, 1958; Takahashi, 1968; Hassel et al., 1977).

Необходимо также учитывать, что тип функциональной реакции может зависеть от плотности популяций хищников. Этот вывод был сделан при изучении функциональной реакции особей ручейника *Cyrnus flavidus* McLach. при питании нимфами поденки *Leptophlebia vespertina* L., когда при содержании хищников в чашках Петри при плотности 1 экз. на чашку наблюдался II тип функциональной реакции, а при более высокой плотности (6 экз. на чашку) – III тип, что объясняется увеличением эффективности охоты хищников при высокой плотности хищника и жертвы (Иванов, 2004).

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, 2000, 2005а, 2013в; Коваль, Гусева, 2001).

Эксперименты по определению выживаемости капустных мух проводились в Ленинградской области в совхозе (ныне АОЗТ) «Шушары» в 1985–1987 гг. (Гусева, 1988в, Гусева, Коваль, 2000). В период проведения исследований на модельных полях капусты численность жужелиц колебалась от 3.6 до 31.7, а стафилинид – от 29.2 до 56.5 особей на 1 м^2 в среднем за сезон. Во время откладки яиц первым поколением весенней капустной мухи средняя численность хищников составила в среднем 26.6 особей на 1 м^2, а в период откладки яиц вторым поколением весенней капустной мухи – 61.7 особей. Наиболее многочисленными видами на полях капусты являлись жужелицы *Bembidion quadrimaculatum*, *B. properans*, *Trechus quadristriatus* и стафилиниды из подсемейства Aleocharinae, преимущественно *Aloconota gregaria*.

Хищные жуки воздействуют на динамику численности и вредоносность капустных мух, снижая, главным образом, численность их яиц. Предшествующие исследования показали, что смертность яиц

капустных мух в результате деятельности хищников является ключевым фактором, определяющим динамику численности этих вредителей (Benson, 1973). Это особенно важно в связи с тем, что эффективное регулирующее действие может оказывать лишь такой фактор смертности, который не только зависит от плотности, но и является ключевым, так как только в этом случае он может компенсировать флюктуации остальных факторов (Boer, 1986). Процент яиц вредителей, погибших в результате деятельности хищников, зависит как от численности хищников, так и от интенсивности откладки яиц вредителями. В среднем в период откладки яиц первым поколением весенней капустной мухи (июнь) численность хищников не превышала 49 особей на 1 $м^2$. В этот период хищники уничтожали ежесуточно в среднем 13.1 % отложенных яиц. В период откладки яиц вторым поколением весенней капустной мухи численность хищных жесткокрылых достигала 165 особей на 1 $м^2$ и в этот период они уничтожали 22.5 % отложенных яиц ежесуточно.

В таблице 24 представлены результаты полевых экспериментов, в ходе которых проводилось сравнение количества яиц капустных мух, оставшихся на изолированных и не изолированных от напочвенных хищников растениях капусты сорта Слава 1305 при различной плотности популяции вредителей и численности хищников (методика проведения исследований подробно описана в главе 2). Так как в полевых условиях численность хищников постоянно изменяется, а изучение функциональной реакции предполагает исследование изменений скорости потребления жертв отдельным консументом, то проводился пересчет количества и доли уничтоженных жертв на плотность хищников 1 экз./$м^2$ (Гусева, Коваль, 2013в).

Очевидно, что максимальные значения доли яиц вредителя, уничтоженных за сутки в расчете на 1 хищника на 1 $м^2$, наблюдались при средних значениях интенсивности откладки яиц капустными мухами (таблица 24).

Таблица 24. – Влияние жужелиц и стафилинид на смертность яиц весенней капустной мухи (*Delia brassicae* Bouché) при различной плотности вредителя на полях капусты (Ленинградская обл., 1985–1986 гг.)

Среднее число яиц капустной мухи, отложенных за одни сутки на 1 растение, шт.	Средняя доля уничтоженных за одни сутки яиц, %	Средняя плотность хищников, экз. на 1 м^2	Доля яиц вредителя, уничтоженных за одни сутки в расчете на одного хищника на 1 м^2, %	
			фактическое значение	расчетное значение
0.5	10.3	38.3	0.27	0.15
1.3	30.2	65.7	0.46	0.49
3.7	36.6	50.1	0.73	0.76
5.5	49.9	70.3	0.71	0.63
7.0	26.2	72.7	0.36	0.52
9.4	14.7	52.5	0.28	0.41

Аналогичные результаты были получены при изучении системы «колорадский жук–жужелица *Carabus hampei* Küst.» (Гусева, Коваль, 2013в) – максимальные значения доли особей вредителя, уничтоженных жужелицами, наблюдались при средних значениях плотности колорадского жука (таблица 25).

Таблица 25. – Влияние жужелицы *Carabus hampei* Küst. на смертность колорадского жука при различной плотности вредителя на полях картофеля (Закарпатье, 1979–1980 гг.; по: Гусева, Коваль, 2013в)

Число яиц вредителя на 1 куст картофеля, шт.	Доля особей колорадского жука, уничтоженных имаго карабуса за период развития яиц и личинок вредителя, %	
	фактическое значение	расчетное значение
5	12.0	6.3
10	15.0	13.5
20	18.0	22.3
25	25.0	24.6
50	24.0	25.1
100	17.6	17.3

В таблице 25 представлены результаты изучения выживаемости яиц и личинок колорадского жука на картофеле на учетных площадках при различных значениях начальной плотности вредителя.

Несмотря на различие методик, использованных в опытах с колорадским жуком и весенней капустной мухой, получены сходные результаты. Максимальные значения долей особей вредителей, уничтоженных хищниками, отмечены при средних значениях плотности популяции жертвы, что соответствует III типу функциональной реакции по Холлингу (Holling, 1965). Тестирование полевых данных показало, что зависимость количества уничтоженных хищниками жертв от плотности их популяций точнее описывается логистической кривой, чем кривой асимптотического роста. Долю уничтоженных хищниками жертв можно вычислить по уравнению:

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

где Y – доля (в процентах) особей вредителей, уничтоженных за период наблюдений при плотности хищников 1 экз. на 1 м^2. Продолжительность периода наблюдений составляла 1 сутки в опытах с яйцами 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 м^2 за период наблюдений; b и c – коэффициенты, определенные на основе результатов полевых наблюдений.

Для системы «комплекс жужелиц и стафилинид–весенняя капустная муха» значение A составляет 4.0, b – 2.31, и c – 2.42. Для системы «карабус прикарпатский–колорадский жук» значение A составляет 20.0, b – 6.67 и c – 1.83.

Расчетные значения долей особей вредителей, уничтоженных в расчете на одного хищника на 1 м^2, представлены на рисунках 70 и 71, соответствие расчетных и фактических значений отражено в таблицах 24 и 25.

При низкой плотности популяции (когда скорость откладки яиц капустными мухами не превышала 3 шт. за 1 сутки на 1 растение) доля (в %) уничтоженных хищниками яиц резко возрастала при увеличении плотности жертвы (рисунок 70). При повышении плотности популяции вредителя ситуация коренным образом изменялась, и доля яиц, уничтоженных за одни сутки хищными жужелицами и стафилинидами, с ростом плотности жертвы снижалась (рисунок 70). 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.

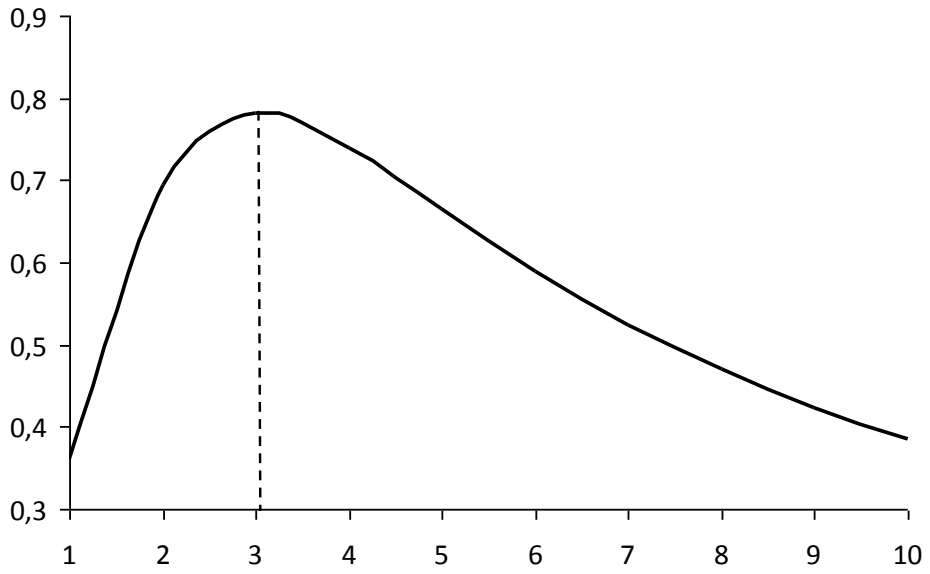

Рисунок 70. – Изменение доли яиц весенней капустной мухи (*Delia brassicae* Bouché), уничтожаемых хищными жуками, при различной интенсивности откладки яиц вредителем. *По оси абсцисс* – среднее число яиц капустных мух, отложенных за 1 сутки около одного растения капусты. *По оси ординат* – доля (в процентах) особей вредителя, уничтоженных за 1 сутки при плотности хищников 1 экз. на 1 м^2. *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.

При численности яиц колорадского жука до 36 на 1 куст картофеля с ростом плотности его популяции наблюдалось увеличение доли уничтоженных особей жертвы (рисунок 71). При дальнейшем увеличении плотности колорадского жука доля уничтоженных карабусами особей вредителя снижается. Таким образом, интервал плотности, при котором имаго этого вида жужелиц оказывают регулирующее воздействие на численность колорадского жука, – до 36 яиц на 1 растение картофеля.

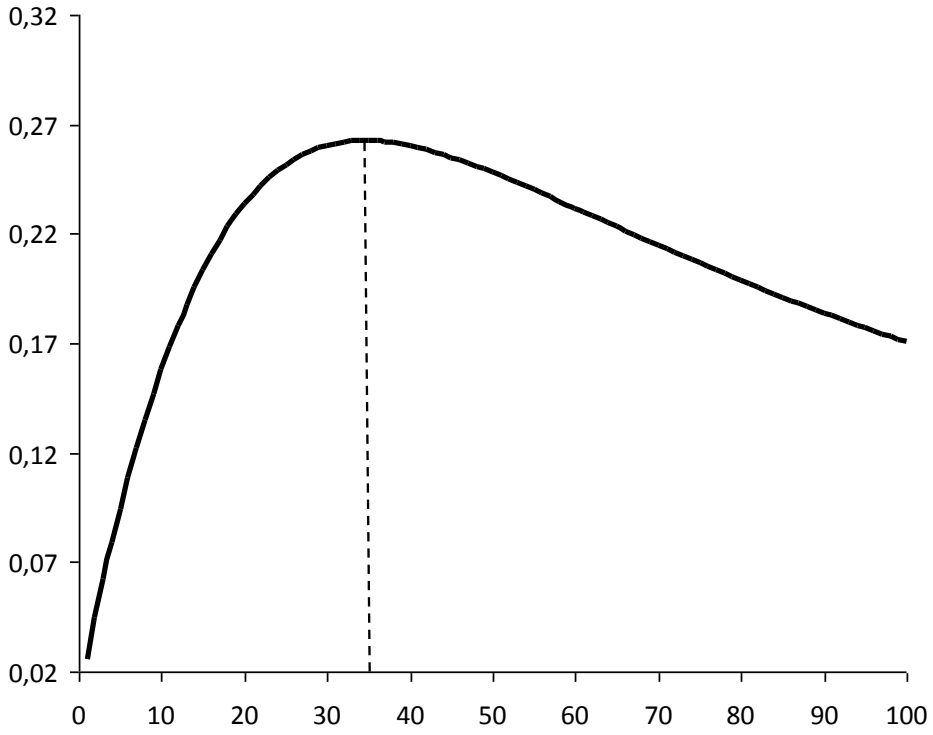

Рисунок 71. – Изменение доли особей колорадского жука, уничтожаемых 1 жужелицей *Carabus hampei* Küst. при различной плотности вредителя (по: Гусева, Коваль, 2013в). *По оси абсцисс* – среднее число яиц вредителя на 1 куст картофеля. *По оси ординат* – доля (в частях от единицы) особей колорадского жука, уничтоженных одной жужелицей *C. hampei* на 1 м^2 поля за весь период развития яиц и личинок вредителя. *Перпендикулярная пунктирная линия*, проведенная из точки перегиба кривой к оси абсцисс, отделяет интервал плотности вредителя, выше которого хищник *C. hampei* не может регулировать его плотность.

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. Переключение на питание массовым видом жертвы. Наличие у хищников альтернативных пищевых ресурсов способствует стабилизации взаимоотношений хищник-жертва. Способность хищников использовать альтернативные источники пищи в случае недостаточного количества или низкой активности их жертвы сильно ускоряет их реакцию на увеличение численности популяции жертвы (Риклефс, 1979).

С увеличением плотности популяции вредителя увеличивается доля питающихся им особей многоядных хищников. Серологический анализ особей жужелицы *Pterostichus melanarius* Ill., собранных на полях капусты, на наличие в теле хищников белков весенней капустной мухи (методы описаны в главе 2), позволил выявить увеличение доли питавшихся этим вредителем данного хищника при возрастании плотности его популяции (Гусева, Коваль, 2010а). В условиях Ленинградской области в июле–августе положительные реакции на белки весенней капустной мухи *D. brassicae* давали в среднем 27 % особей *P. melanarius*, собранных на полях капусты. Однако в период наиболее интенсивной откладки яиц капустными мухами (от 6 до 9 яиц на растение за сутки) на питание этим видом жертвы переходили от 50 до 58 % особей *P. melanarius*. Корреляционная связь между долей жуков этого вида, питавшихся капустными мухами, и интенсивностью откладки яиц этими вредителями составила +0.93. Уравнение, учитывающее 85.9 % дисперсии показателя доли жужелиц *P. melanarius*, питавшихся капустными мухами, представлено на рисунке 72.

Подобное явление отмечено и при изучении питания *P. melanarius* яблонной плодожоркой – *Cydia pomonella* L. (Hagley, Allen, 1990) и колорадским жуком (Коваль, 2007). Серологический анализ ряда массовых видов жужелиц и стафилинид на наличие белков злаковых тлей, проведенный наряду со вскрытием желудков хищников, также подтвердил факт увеличения доли особей, питавшихся вредителями, при увеличении плотности популяции этих вредителей (A study ..., 1987).

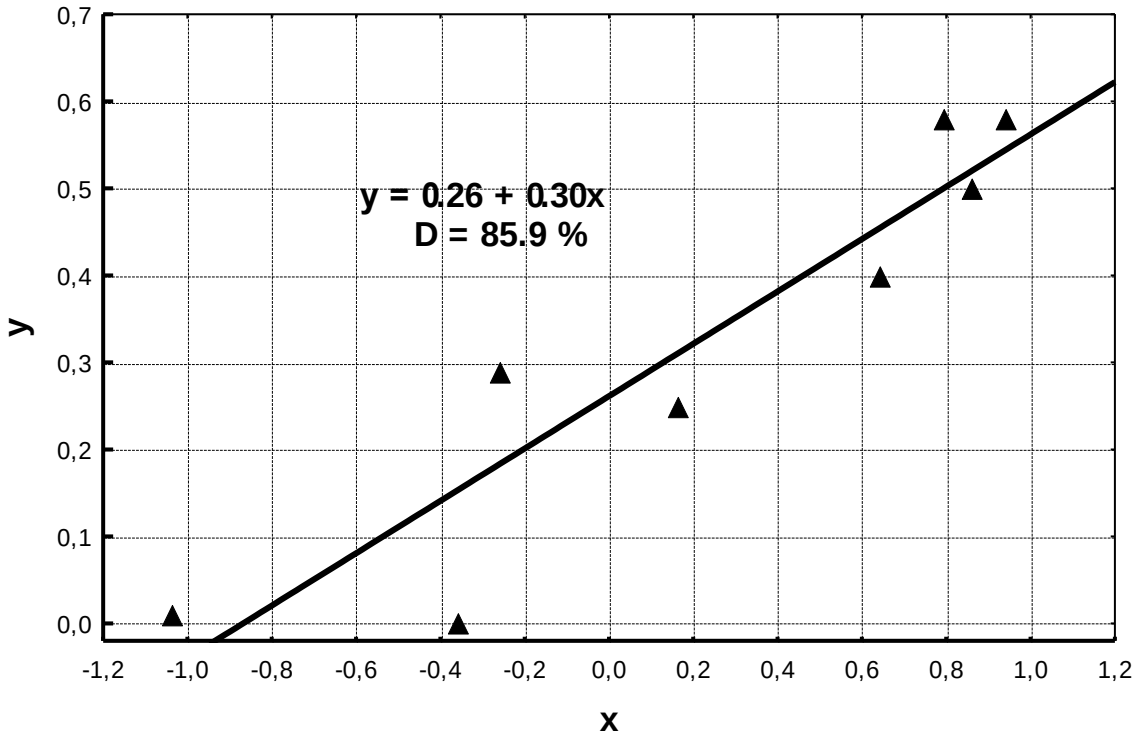

Рисунок 72. – Зависимость доли жужелиц *Pterostichus melanarius*, питавшихся капустными мухами, от числа яиц этих вредителей на растениях капусты (по результатам серологического анализа). *X – десятичный логарифм числа яиц капустных мух, отложенных за сутки на 1 растение; Y – доля жужелиц, питавшихся капустными мухами; D – коэффициент детерминации.*

2. Увеличение числа видов напочвенных хищников, питавшихся массовым видом вредителя. Установлено, что жужелицы *Amara plebeja* Gyll., *A. aenea* DeGeer и *Notiophilus biguttatus* F. питаются злаковыми тлями только при высокой плотности их популяции (Sunderland, Vickerman, 1980). Увеличение числа видов жужелиц, питавшихся колорадским жуком, отмечено также при увеличении времени нахождения вредителя в регионе и плотности его популяции (Коваль, 2009).

3. Скопление хищников-полифагов на участках с повышенной плотностью популяции вредителя. Такое явление известно как агрегирующий ответ со стороны консументов (Бигон и др., 1989) и связано с тем, что некоторые хищники проводят большую часть времени в очагах с наибольшей концентрацией жертв. Так, стафилиниды из рода *Tachyporus*, так же как личинки различных видов жужелиц и стафилинид, чаще встречаются

на делянках с повышенной плотностью тлей (Monsrud, Toft, 1999). Жужелицы *Bembidion lampros* Hbst. и *Amara plebeja* Gyll., также как и стафилиниды из рода *Tachyporus*, концентрируются в местах скопления злаковых тлей (Bryan, Wratten, 1984). Различные виды жужелиц и стафилинид скапливаются также рядом с растениями капусты, около которых были отложены яйца весенней капустной мухи. Были получены статистически достоверные значения коэффициента корреляции между средней численностью яиц капустных мух, отмеченных в радиусе 5 см от стеблей капусты, и индексом скопления хищников около этих растений. Для жужелиц *Bembidion quadrimaculatum* и *B. guttula* этот коэффициент составил соответственно +0.60 и +0.41, для стафилинид *Anotylus rugosus* и *Aloconota gregaria* – +0.48 и +0.35 (Гусева, 1988в; Гусева, Коваль, 2005а).

4. Увеличению количества погибших особей вредителей с ростом плотности популяции фитофагов способствует также увеличение количества поврежденных хищниками жертв. При высокой плотности популяций фитофагов многоядные хищники повреждают значительное количество жертв, но не всегда способны полностью употребить жертву. Повреждение покровов жертвы, особенно оболочек яиц, приводит к их гибели. Количественные аспекты этого явления были изучены только на основе анализа функциональной реакции пауков из родов *Lycosa* и *Pardosa* при питании имаго плодовой мушки *Drosophila melanogaster* Mg. (Nakamura, 1977).

Увеличение плотности популяций вредителей и наличие различных видов корма могут оказать влияние и на динамику численности хищников. Известно, что даже сходные по морфологии и поведению виды жертв могут различаться по питательной ценности для хищников-полифагов и оказывать различное влияние на выживаемость этих энтомофагов (Toft, Wise, 1999). В некоторых случаях проявляется численная реакция хищников-полифагов на увеличение плотности популяций отдельных видов жертв. Так, плодовитость жужелицы *Anchomenus dorsalis* Pont. была самой низкой при питании одними

дождевыми червями, увеличивалась при питании тлями и была наиболее высокой при смешанном питании (Bilde, Toft, 1994).

Рассмотрим теперь на примере системы капустные мухи - комплекс хищных жужелиц и стафилинид как в течение полевого сезона, на фоне изменяющейся плотности хищников, меняется доля погибших яиц при различной плотности популяции вредителей.

Согласно иерархической схеме классификации основных факторов, определяющих структуру комплексов жужелиц в агроценозах (Белоусов, 1987), комплекс фитофагов, трофически связанных с культурой, не относится к числу наиболее значимых факторов, хотя и вызывает изменение относительного обилия видов жужелиц. К сожалению, мы не располагаем данными, позволяющими ответить на вопрос о том, является ли высокая плотность яиц капустных мух фактором, способствующим привлечению хищных жуков на поле. Однако наблюдается совпадение сезонной динамики плотности и активности хищных жуков, имеющей два пика – весенний и осенний, и динамики откладки яиц капустными мухами. Первый пик плотности и активности хищников совпадает с периодом откладки яиц первым поколением весенней капустной мухи. Второй пик плотности и активности хищников совпадает с периодом откладки яиц вторым поколением весенней, а также летней капустными мухами, и в этот период наблюдается более высокая плотность яиц капустных мух и более высокая плотность хищников. Тут необходимо отметить, что одними из причин увеличения плотности хищников на полях капусты в период формирования кочанов, совпадающего с периодом откладки яиц вторым поколением весенней капустной мухи, могут являться создаваемые растениями капусты благоприятные микроклиматические условия, а также появление на полях молодых имаго напочвенных хищных жесткокрылых.

Несмотря на то, что в периоды наиболее интенсивной откладки яиц капустными мухами плотность хищников на полях капусты, как правило, увеличивается, доля уничтоженных яиц при самых высоких значениях

плотности вредителей все-таки снижается (рисунок 73). Это связано с тем, что средняя плотность хищников при увеличении плотности яиц капустных мух возрастала не столь значительно, как плотность этих жертв. В периоды высокой и низкой интенсивности откладки яиц капустными мухами средняя за 2 года наблюдений плотность вредителей различалась более чем в 10 раз, а средняя плотность хищников в те же периоды – менее чем в два раза (рисунок 73).

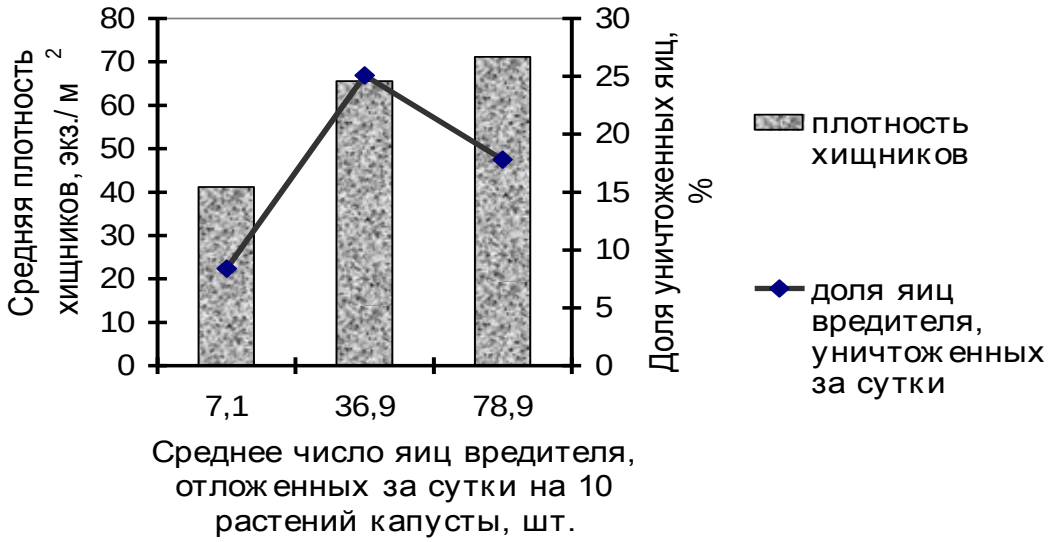

Рисунок 73. – Доля яиц капустных мух, уничтоженных за сутки комплексом хищных жесткокрылых при различной плотности популяции вредителя.

Минимальная доля уничтоженных за сутки яиц наблюдалась при самых низких значениях интенсивности откладки яиц капустными мухами, самая высокая – при средних значениях интенсивности откладки яиц и плотности хищников 65.6 экз./м^2. В периоды высокой интенсивности откладки яиц капустными мухами за счет высокой плотности хищников смертность яиц мух была значительно больше, чем при низких значениях плотности хищников и вредителей (рисунок 73). Очевидно, если бы плотность хищников при максимальных значениях интенсивности откладки яиц капустными мухами была бы значительно выше, чем при их средних

значениях, то могло бы не произойти снижения доли погибших яиц вредителей.

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 возрастает по мере роста плотности этих популяций, что обеспечивает регуляцию по принципу отрицательной обратной связи (увеличение доли, а не только количества уничтоженных вредителей, с ростом плотности их популяций).

При высокой плотности популяций вредителей многоядные напочвенные хищники не могут обеспечивать регуляцию и предотвратить экономически ощутимые потери урожая даже при увеличении обилия этих энтомофагов. Так, в 2010 году при комплексной оценке окультуривания дерново-подзолистой почвы на участке с высокой окультуренностью почвы были отмечены самые высокие показатели обилия жужелиц и стафилинид (таблицы 22 и 23), а также личинок щелкунов (проволочников), преимущественно *Agriotes obscurus* L. – в среднем 54 особи на 1 м^2 (что в 2.2 раза превышало соответствующий показатель на участке с низкой окультуренностью). Суммарное обилие жужелиц *Carabus cancellatus* Ill., *Broscus cephalotes* L., *Poecilus cupreus* L., *Pterostichus melanarius* Ill. и *Harpalus rufipes* DeGeer, охотно питающихся проволочниками (таблица 1), на поле картофеля на участке с высокой окультуренностью в 3.1 раза превышало соответствующий показатель на участке с низкой окультуренностью, однако плотность личинок щелкунов даже на этом участке в течение всего периода наблюдений превышала экономический порог вредоносности – 5–10 личинок на 1 м^2 (Танский, 1988).

При возрастании плотности популяции фитофага выше некоторого значения роль хищников-полифагов уменьшается, но увеличивается роль других механизмов регуляции численности насекомых –

специализированных энтомофагов, эпизоотий и внутривидовой конкуренции (Викторов, 1967). Так, для весенней капустной мухи роль хищников уменьшается при интенсивности откладки яиц вредителями выше 3 шт. на 1 растение за сутки (Гусева, Коваль, 2013в). В то же время сильная положительная корреляционная связь (r = +0.94) между плотностью капустных мух и процентом куколок, зараженных паразитами *Trybliographa rapae* Westw (Cynipidae) отмечена только при очень высоких показателях средней плотности фитофагов – 70 пупариев на 1 растение (Клишина, 1988).

В агроценозах к регулирующим факторам могут быть отнесены также защитные мероприятия, применяемые с учетом экономических порогов вредоносности (Танский, 1997). Однако необходимо исключить профилактические обработки полей инсектицидами при плотностях вредителей, не превышающих этих порогов. В случае необходимости желательно применять препараты направленного, селективного действия, наименее губительные для энтомофагов – биопрепараты (битоксибациллин и др.) и ингибиторы синтеза хитина (Коваль, 1986, 1998), а также использовать устойчивые сорта, с помощью которых возможно многолетнее регулирование численности вредителей (Шапиро и др., 1986). Это позволит создать благоприятные условия для поддержания работы естественных механизмов стабилизации динамики популяций фитофагов.

Таким образом, воздействие напочвенных хищников-полифагов на выживаемость вредителей имеет особое значение при низкой плотности популяций фитофагов, так как увеличение доли уничтоженных жертв по мере роста плотности этих популяций в соответствии с III типом функциональной реакции (Holling, 1965) может обеспечивать регуляцию в системе по принципу отрицательной обратной связи.

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

Подробное сследование роли напочвенных хищных жуков в динамике численности вредителя проводилось на примере весенней капустной мухи *Delia brassicae* Bouché (Diptera, Anthomyiidae) – опасного фитофага, широко распространенного в Российской Федерации. В 2011–2012 гг. в нашей стране капустные мухи были распространены на площади 5.5–3.3 тыс. га, из них на площади 1.2 тыс. га численность превышала экономический порог вредоносности, при этом в большинстве регионов заселение летней капустной мухой не имело хозяйственного значения (Обзор состояния посевов …, 2013). Особую опасность капустные мухи представляют в Ленинградской области в связи с пригородной специализацией сельского хозяйства и большим значением овощеводства, в котором капуста является главной культурой. В 2012 году в Ленинградской области личинки первого поколения весенней капустной мухи были распространены на всех обследованных полях капусты (Обзор состояния посевов …, 2013).

Уменьшение вредоносности капустных мух в результате питания напочвенных хищных жуков привлекало внимание исследователей в различных странах. Были проведены работы на организменном и популяционном уровнях – определялась возможность питания различных видов хищников капустными мухами и процент жертв, уничтоженных на той или иной фазе развития. Серия таких работ была проведена с весенней капустной мухой *D. brassicae* (Hughes, 1959; Wright et al., 1960; Coaker, Williams, 1963; Coaker, 1965; Сторожков, 1975; Бондаренко, Сторожков, 1977; Разумов, 1977, 1979, 1983; Клишина, 1983; Гусева, 1987, 1988а, 1988б, 1988в, 1989; Дрозда, Кочерга, 2005; и др.). Однако в большинстве случаев исследовалось изменение численности вредителей в течение короткого промежутка времени.

Для нескольких поколений капустных мух был проведен суммарный анализ смертности и построение таблиц выживания (Hughes, Mitchell, 1960; Mukerji, 1971). Однако и анализ таблиц выживания не может дать подробный ответ на вопрос о том, как меняются последствия воздействия хищников на многолетнюю динамику численности вредителя при различной интенсивности воздействия других факторов.

В природных условиях вычленить долговременные последствия воздействия хищников крайне сложно, так как популяции вредителей постоянно подвергаются воздействию изменяющихся биотических и абиотических факторов. Подробный многолетний анализ этих факторов потребовал бы колоссальных затрат труда и времени. Существует альтернативный подход – исследование проблемы на биоценотическом уровне с использованием методологии системного анализа. Это – построение общей модели, составление подробного математического описания и программ для ЭВМ (Месарович, 1971; Флейшман и др., 1982; и др.).

Динамический аспект проблемы приводит к задачам нахождения оптимальных управлений в различных вариантах математических моделей «хищник–жертва». При этом критерием оптимизации для выработки экологически сбалансированной тактики применения инсектицида может служить максимальная скорость убывания численности вредителя или минимализация его средней численности при условии сохранения популяций полезных видов не ниже некоторого порогового значения при отсутствии отрицательного воздействия на другие компоненты агроценоза (Семенова и др., 1998).

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 (Гусева, 1990а, 1990б, 1992, Гусева, Вол, 1994). Проведенные с помощью такой модели компьютерные эксперименты могут выявить последствия питания хищников при различных

погодных условиях, различных значениях смертности от естественных факторов с учетом воздействия человека на анализируемую систему. Важным фактором такой работы является выделение системы, функционирование которой определяет динамику численности исследуемого вида.

Система, состоящая из популяции и всего комплекса влияющих на нее факторов («градоцен») подробно была рассмотрена Ф. Швердтфегером (Schwerdtfeger, 1941). Градоцен представляет собой систему, в центре которой находится анализируемая популяция. В этой системе учитывается взаимодействие факторов между собой, их воздействие на популяцию вредителя и зависимость от ее плотности. Необходимо отметить, что взаимодействие факторов между собой учитывалось и ранее Так, К. Фридериксом (Фридерикс, 1932) «голоцен» рассматривался как комбинация местных факторов, объединенных их взаимодействием в единое целое. По мнению К. Фридерикса, «мы обязаны сделать объектом исследования все целое во всем объеме, иначе мы потеряемся в бесплодных исследованиях отдельных частей» (там же, с. 114).

Значительным этапом явилась разработка «жизненной системы» (Clark, 1964; Geier, 1964, The ecology…, 1967). В системном анализе система выделяется для решения совершенно определенной конкретной задачи (Блауберг и др., 1982), и жизненная система была определена как часть экосистемы, определяющая существование, численность и эволюцию конкретной популяции. Степень регуляции зависит от сложного взаимодействия всех процессов, происходящих в жизненной системе. С позиции общей теории систем, система – это не просто совокупность единиц, а совокупность отношений между этими единицами и чем более тесно взаимосвязаны отношения, тем более организована система, образованная этими отношениями (Рапопорт, 1969).

Концепция жизненной системы позволила выявлять события, влияющие на динамику популяций, анализировать роль отдельных процессов

в стабилизации численности популяций и формализовать описание жизненных систем с помощью математичеких моделей (The ecology …, 1967; Шаров, 1988). Необходимость создания подобных моделей связана с тем, что они позволяют получить принципиально новую информацию о роли экологических процессов в динамике популяции (Шаров, 1988).

По определению А.А. Шарова (Шаров, 1988а), *жизненная система популяции* – это экосистема, рассматриваемая в аспекте определенной популяции. По мнению этого автора (Шаров, 1988а, 1988б), именно жизненная система должна являться основным предметом изучения популяционной экологии. При этом регуляция рассматривается не как свойство какого-либо фактора, а как интегральное свойство системы, включающей популяцию и окружающую ее среду, то есть жизненной системы, а роль процессов может быть определена лишь в рамках всей жизненной системы в целом.

Подход Ф. Швердтфегера (Schwerdtfeger, 1941) является «факториальным», так как среда рассматривается только как набор факторов. Поэтому концепция «жизненной системы» является более объективной, так как в центре находятся не факторы, а процессы, определяющие динамику популяции.

Уровень плотности популяции определяется действием всей среды в целом с обязательным участием, по крайней мере, одного зависящего от плотности элемента регуляции, связанного с условиями среды и свойствами вида. Демонстрацией существования зависящих от плотности механизмов служит тот факт, что вслед за депрессивными действиями всегда следует восстановление плотности до ее прежнего уровня. Если бы в естественном контроле таких видов принимали бы участие только не связанные с плотностью факторы, численность этих видов продолжала бы колебаться при сильно пониженной плотности (Huffaker et al., 1971). Напротив, сильное увеличение численности популяции по сравнению с естественными значениями приводит к достаточно быстрому снижению плотности до

естественного уровня. Определение зависящего от плотности регулирующего действия включает действие репрессивных факторов среды, которые усиливаются при возрастании численности популяции выше характерного уровня и ослабляются при падении плотности. При этом необходимо учитывать, что процесс регулирования нужно рассматривать, по крайней мере, с точки зрения полного цикла, а не отдельных его интервалов (Huffaker et al., 1971).

Особенно сложным вопросом является анализ динамики численности насекомых – вредителей сельскохозяйственных культур, к которым относится и весенняя капустная муха. В таких случаях составной частью жизненной системы является деятельность человека. Однако результативность его воздействия на динамику численности вредителя определяется особенностями функционирования всей жизненной системы.

На основе изложенных выше положений 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; Гусева, 1995; Гусева, 2005). Основные закономерности функционирования модели DELIA представлены на рисунке 74. На нем отражены также учитываемые нами внешние факторы. Алгоритм модели DELIA описан в приложении 5, с. 339. В процессе работы модели происходит расчет значений 17 динамических переменных (приложение 5, с. 337) за 1 сутки. При вычислении динамических переменных используются также 23 рабочие характеристики (приложение 5, с. 338).

Рассмотрим подробнее особенности работы блоков имитационной модели, описывающих влияние хищников на выживаемость капустных мух.

В модели отражены два пика численности хищников, один из которых наблюдается к конце мая – начале июня, второй – в июле и начале августа, которые отражают реальную динамику численности этих энтомофагов (рисунок 75). Первый пик численности хищников совпадает с периодом откладки яиц первым поколением весенней капустной мухи, а второй пик численности, связанный с появлением молодых имаго этих энтомофагов, совпадает с периодом откладки яиц вторым поколением этого вредителя. На каждом шаге работы модели производится расчет численности хищников на основе календарной даты. От плотности хищников, также как и от плотности яиц капустных мух, зависит смертность этих вредителей.

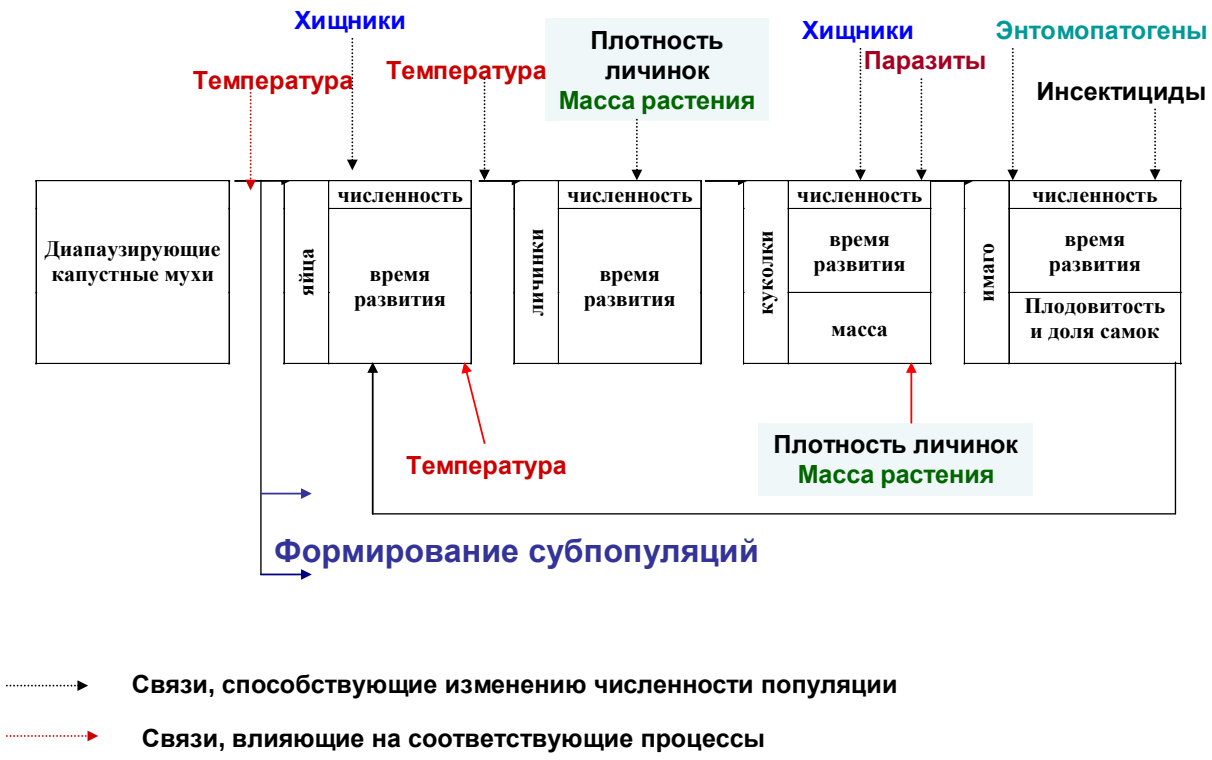

Рисунок 74. – Схема работы динамической имитационной модели DELIA, описывающей динамику численности весенней капустной мухи.

Так как второй пик численности хищников превышает первый (рисунок 75), доля яиц капустных мух, уничтожаемых этими энтомофагами за каждые сутки в период откладки яиц вторым поколением вредителя, превышает аналогичные показатели за период откладки яиц первым

поколением (таблица 23). Полевые наблюдения, проведенные в условиях Ленинградской области, показали, что в среднем в период откладки яиц первым поколением весенней капустной мухи хищники уничтожают ежесуточно 13.1 % отложенных яиц, а в период откладки яиц вторым поколением, когда хищники более многочисленны, они снижают численность яиц капустных мух на 22.1 % ежесуточно (Гусева, 1988б).

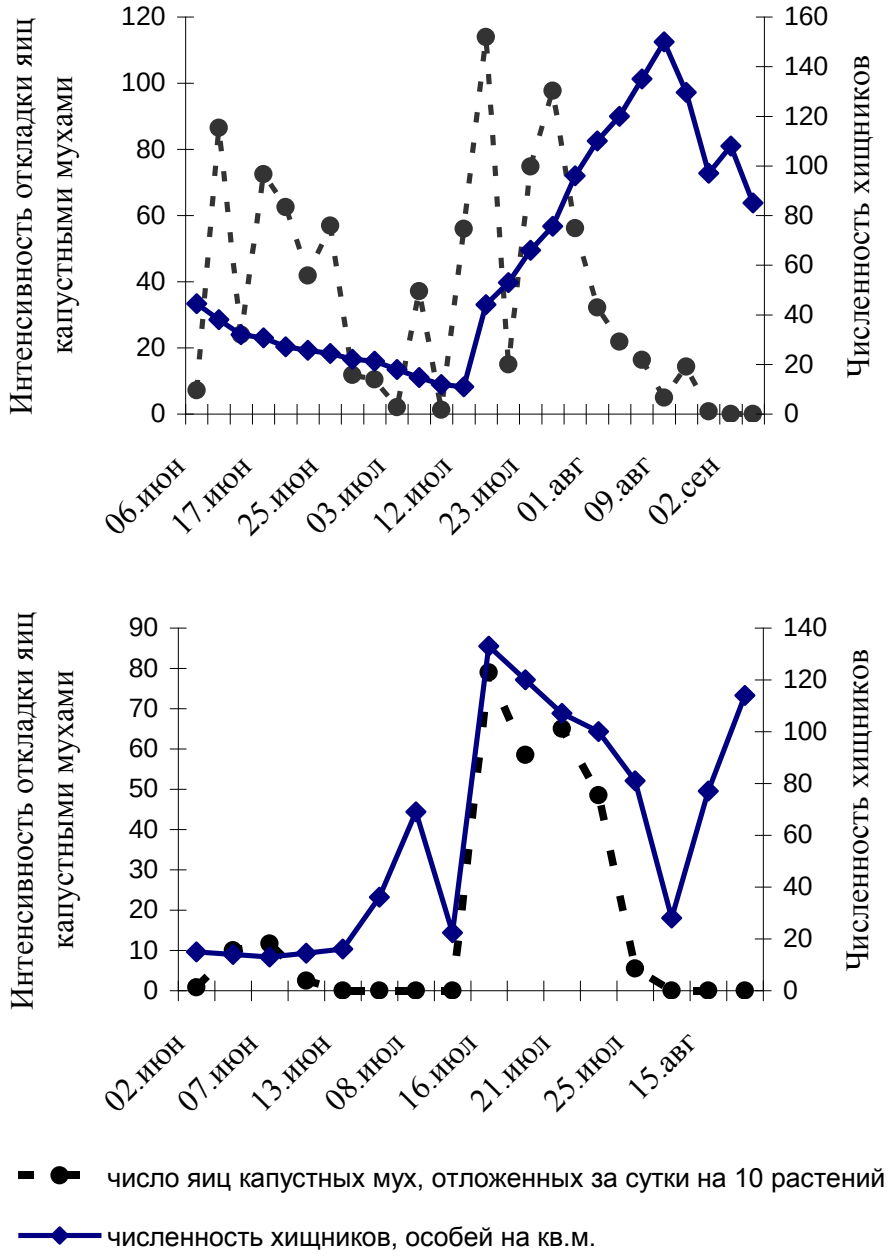

Рисунок 75. – Сезонная динамика численности хищников и откладки яиц капустными мухами (Ленинградская обл., окр. г. Пушкин).

Примечание. Верхний рисунок – 1985 г., нижний – 1986 г.

Доля куколок, уничтоженных хищниками, зависит от времени нахождения куколок в почве и достигает 60.3 % в период нахождения куколок второго поколения в почве (таблица 26). В модели не учитывается зависимость заселенности куколок капустных мух паразитами от плотности популяции вредителя. Это связано с тем, что при средних значениях количества пупариев на растение капусты (до 30) не наблюдается существенной связи между этими показателями, или эта связь является слабой отрицательной (Клишина, 1988). Сходные результаты были получены в Великобритании, когда увеличение плотности куколок весенней капустной мухи от 1 до 32 на 1 растение не вызывало роста их смертности (Finch, Skinner, 1980).

Таблица 26. – Значения показателей смертности капустных мух в контрольном варианте модели DELIA

Период развития	Причины гибели	Доля погибших особей (минимальные и максимальные значения для различных субпопуляций), %	
		I поколение	II поколение
Фаза яйца	Питание хищников	9.5–11.2*	12.0–32.7*
	Воздействие температуры	5.4–10.8	11.7–13.3
	Стерильность яиц	10.8	10.8
Отрождение и внедрение личинок	Внутривидовая конкуренция и воздействие кормового растения	33.8–35.9**	33.8**
Фаза личинки	Воздействие комплекса факторов	0.3–16.6*	0.1–2.9*
Фаза куколки	Деятельность паразитов	31.0	31.0
	Питание хищников	41.0	55.0–60.3
Фаза имаго	Неблагоприятные условия за период зимовки	–	39.7
	Энтомофтороз	5.0–12.0	23.0–50.0

Примечание: * – смертность за сутки; ** – показатели для сорта Слава 1305.

Только при увеличении плотности пупариев до 70 на 1 растение (такие показатели крайне редко встречаются в полевых условиях) отмечена сильная корреляционная зависимость между плотностью фитофага и долей куколок, зараженных паразитом *Trybliographa rapae* Westw. (Cynipidae) (Клишина, 1988). Исследования, проведенные в Волго-Вятском регионе (Клишина, 1988), как и наши наблюдения в условиях Ленинградской области, показали, что с ростом плотности куколок весенней капустной мухи не наблюдается увеличения их смертности в результате заселенности алеохарой. Поэтому при расчетах учитывались средние значения смертности куколок от паразитов (таблица 26).

В полевых условиях личинки капустных мух, питающиеся внутри корней, являются труднодоступным для большинства видов хищников кормом (исключением являются некоторые виды стафилинид, способные проникать в отверстия, образовавшиеся в результате питания личинок капустных мух). Большинство исследованных видов неохотно поедает личинок этих вредителей даже в лабораторных условиях, когда личинки находятся в чашках Петри и не укрываются внутри кормовых растений (таблица 27). Исключение составляют относительно крупные жужелицы *Poecilus cupreus, Carabus granulatus* и *Harpalus affinis*. Однако, по результатам учетов с помощью почвенных ловушек, эти жужелицы не всегда относятся к числу доминирующих на полях крестоцветных культур. При разборе почвенных проб было установлено, что численность этих видов на модельных полях капусты не превышала 1 особи на 1 $м^2$.

Наши опыты показали, что жужелицы и стафилиниды снижают выживаемость личинок весенней капустной мухи только на 4.5 % (Гусева, 1988б). Это связано с тем, что большинство доминантных видов многоядных хищников на полях капусты активны преимущественно на поверхности почвы и в верхнем ее слое. Это – относительно мелкие жужелицы *Bembidion quadrimaculatum, B. properans* и стафилин *Aloconota gregaria*. Эти жуки могут контактировать только с выходящими из яиц личинками капустных мух

первого возраста до их внедрения в корень капусты. Поэтому воздействие хищников на выживаемость личинок в модели не учитывалось.

В таблице 26 представлены показатели смертности капустных мух, принадлежащих к различным субпопуляциям, при расчетах в контрольном варианте модели. При таких показателях суммарная смертность за вегетационный сезон (с момента начала откладки яиц первым поколением весенней капустной мухи до ухода на зимовку второго поколения), вызванная различными причинами (таблица 26), составляет в среднем 99.2 %.

Таблица 27. – Суточная прожорливость хищных жуков при питании капустными мухами в лабораторных условиях

Вид	Количество поврежденных			
	яиц	личинок II возраста	личинок III возраста	пупариев
Carabidae				
Bembidion lampros Hbst.	6.6±2.56	5.1±3.21	0	0
B. properans Steph.	13.7±10.09	3.5±1.37	0	0
B. quadrimaculatum L.	6.6±6.61	3.1±2.50	0	0
Clivina fossor L.	14.9±16.38	2.19±2.55	-	0.13±0.28
Poecilus cupreus L.	7.0±2.80	10.2±0.20	-	2.2±2.47
Pterostichus melanarius Ill.	5.3±2.20	4.5±5.00	-	2.6±0.50
Harpalus rufipes DeGeer.	16.2±5.09	-	-	3.8±2.25
H. affinis Schrnk.	35.5±39.61	12.33±6.64	-	-
Amara familiaris Duft.	24.9±25.02	0.87±1.27	-	-
Carabus granulatus L.	0	7.55±5.20	14.0±2.0	6.0±4.24
Staphylinidae				
Aloconota gregaria Er.	2.5±0.69	-	-	-

Примечание. **-** *– опыты с данным видом корма не проводились.*

Расчеты в контрольном варианте модели проводились для значения общего количества яиц, отложенных перезимовавшими мухами за 28 суток

(принятую при расчетах продолжительность периода откладки яиц), равном 48 на 1 растение (это – среднее количество яиц, откладываемых самками весенней капустной мухи за период наших наблюдений) и сроке высадки рассады 15 мая. При этом учитывалось воздействие всех факторов смертности.

Рассмотрим, как изменяется плотность капустных мух за 10 лет работы модели при таких показателях. Плотность яиц на 1 растение 13 июня в первый условный год работы модели (в период максимальной интенсивности откладки яиц вредителями) составит 7.05, во второй – 5.72, а к пятому году уменьшится до 5.01 и в дальнейшем изменяется незначительно. К десятому году работы модели этот показатель составляет 4.97 яиц на 1 растение капусты (рисунок 76). Таким образом, в контрольном варианте модели численность яиц весенней капустной мухи из года в год изменяется незначительно.

Аналитические модели, в основу которых были заложены зависимые от плотности процессы (внутривидовая регуляция) подробно были рассмотрены ранее (May, 1975). Монотонное затухание было характерно для случаев с низкими значениями параметров, характеризующих зависимость от плотности и чистую скорость воспроизводства. В основу модели, описывающей многолетнюю динамику численности весенней капустной мухи, также были положены зависимые от плотности внутривидовые механизмы регуляции. Расчетная плодовитость самок вредителя (этот показатель, как и доля самок, вычисляется в зависимости от массы находящейся в пупарии куколки, зависящей от массы кормового растения и плотности личинок капустных мух) была невысокой – от 72.2 до 95.8 яиц на самку для первого, перезимовавшего, поколения и от 11.2 до 70.3 для второго поколения вредителя. В подтверждение выводов Р. Мэя (May, 1975) при всех исследованных значениях входных параметров наблюдалось монотонное затухание численности популяции весенней капустной мухи.

Таким образом, если бы из года в год не изменялись сроки высадки капусты, погодные условия, значения смертности капустных мух были равны средним значениям, то популяция достигла бы своей равновесной плотности при отсутствии колебаний. В реальности из года в год изменяются не только сроки высадки капусты, погода, но и величины смертности, обусловленные различными факторами. Это приводит к колебаниям плотности популяции весенней капустной мухи. Если смертность ниже средних значений, численность может превысить экономический порог вредоносности.

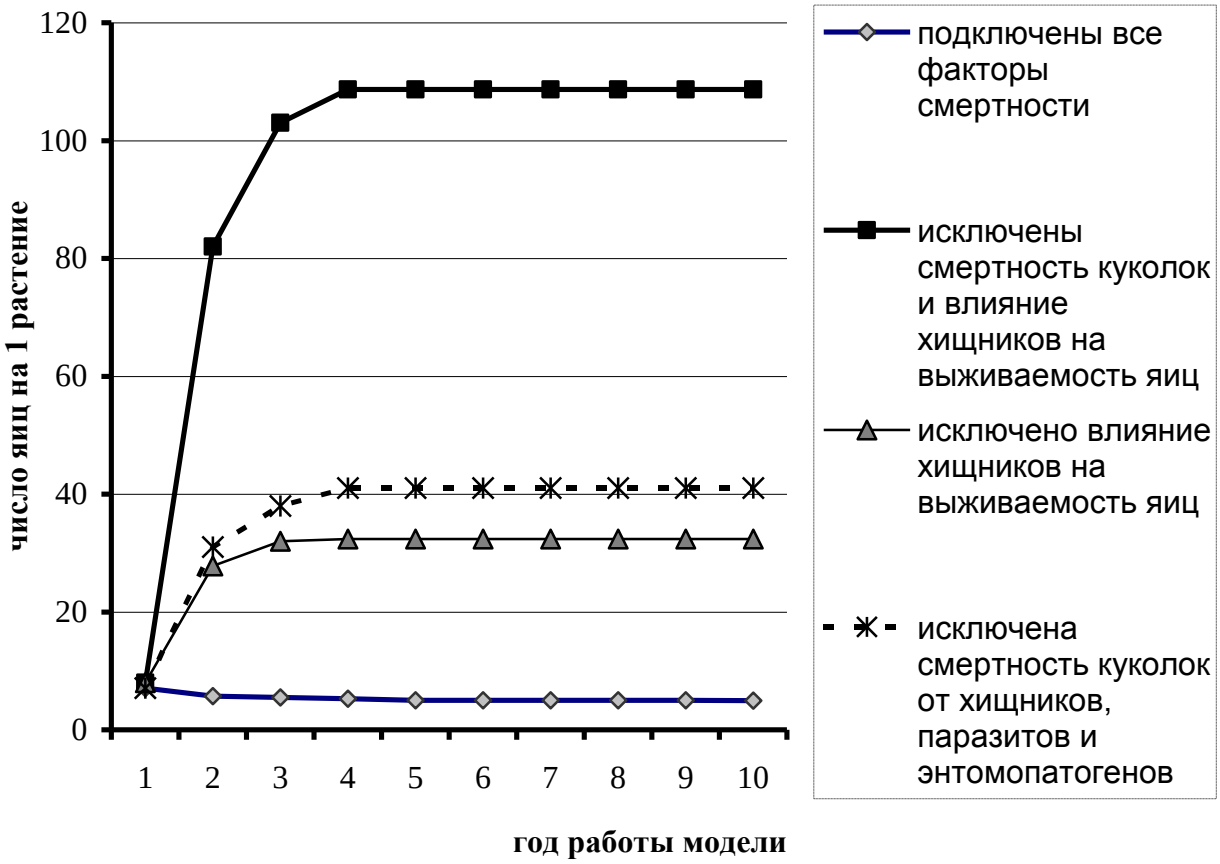

Рисунок 76. – Влияние различных факторов смертности на многолетнюю динамику численности весенней капустной мухи.

Исключение воздействия хищников на выживаемость яиц приводит к увеличению равновесной плотности до 32.4 яйца на одно растение (рисунок 76). Средний процент стерильных яиц составляет 10.8, а из фертильных от 5.4 до 10.8 % гибнет в результате воздействия неблагоприятных погодных

условий (таблица 26). Тогда из 32.4 яиц на одном растении отродится 25.8 личинок, что существенно превысит экономический порог вредоносности (15.2–16.3 личинки I возраста на одно растение) (Гусева, 1988б, 1988г).

Следовательно, 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.

Например, исключение смертности куколок от комплекса привело бы к увеличению равновесной плотности до 41.04 яица на 1 растение к десятому условному году работы модели (рисунок 76). Исключение воздействия хищников, паразитов и энтомопатогенов на преимагинальные фазы развития капустных мух привело бы к увеличению равновесной плотности от 4.97 до 108.7 (Гусева, Вол, 1995). Следовательно, комплекс факторов смертности, включающий хищников, паразитов и энтомопатогенов, при средних значениях способствует снижению равновесной плотности весенней капустной мухи в 21.9 раз (от 108.7 до 4.97 яиц на растение), а воздействие хищников на выживаемость яиц – в 6.5 раз (от 32.4 до 4.97 яиц на 1 растение).

В случаях, когда смертность капустных мух, вызванная различными причинами, ниже средних значений, может возникнуть необходимость применения химических средств защиты растений. Модель DELIA позволяет проанализировать, в какой степени инсектициды способны заменить влияние хищных жужелиц и стафилинид на многолетнюю динамику численности весенней капустной мухи.

Для этого нужно сопоставить результаты машинных экспериментов с двумя вариантами модели. Первый, не учитывающий влияние обработок инсектицидами на выживаемость капустных мух, был рассмотрен выше. Во втором учтены последствия проведения обработки в период массовой откладки яиц первым поколением весенней капустной мухи. Предположим, что данная обработка не оказывает влияния на эффективность хищников и паразитов. Считается, что обработка проведена против имаго и в течение 10 дней вызвала гибель 95 % мух. Моделируемая обработка привела к уменьшению численности имаго, вылетевших до обработки и в течение десяти суток после ее проведения. Соответственно проценту погибших имаго снижалась численность отложенных яиц. Число яиц, отложенных за весь период лета, снижалось при этом на 47.6 %. Обработка инсектицидом приводит к изменению плотности популяции вредителя и через этот показатель взаимодействует с другими факторами.

Рассмотрим случай, когда условная обработка инсектицидом, не приводящего к уменьшению численности хищников, проводится ежегодно 14 июня, а учет численности яиц капустных мух – 13 июня на следующий год. При данных величинах смертности обработка не приводит к сильному изменению многолетней динамики численности (Гусева, Вол, 1995). К десятому условному году работы модели численность яиц на 1 растение 13 июня в варианте с обработкой составила 3.17 шт., что только на 36.2 % ниже численности в контроле (4.97 яиц на 1 растение). Это связано с воздействием зависящих от плотности механизмов (доля внедрившихся личинок весенней капустной мухи зависит от их численности на единицу массы кормового растения, выживаемость личинок – с их численностью, плодовитость и процентное соотношение отродившихся самок зависит от численности личинок на 1 растение). Обработка, уменьшая численность мух, приводит к некоторой компенсации численности при последующем развитии оставшихся вредителей (за счет увеличения доли внедрившихся личинок, их выживаемости, плодовитости и доли самок нового поколения).

Если инсектицид оказывает воздействие на выживаемость хищных жужелиц и стафилинид, равновесный уровень плотности личинок капустных мух увеличивается по сравнению с контролем, в котором инсектициды не оказывают воздействия на хищников. Расчеты показали, что в случае, когда инсектициды ежегодно снижали численность хищников в течение 10 суток на 50–95 %, к десятому условному году работы модели численность личинок на одно растение 13 июня увеличилась бы от 3.17 до 3.30–3.40 шт. Небольшие различия этих показателей объясняются тем, что инсектицид одновременно снижает численность хищников и их жертв. При продолжительности периода воздействия на хищников 20 суток и снижении их плотности на 95 % равновесная плотность увеличилась бы до 3.80 личинок на 1 растение. Более существенные изменения равновесной плотности наблюдались в тех вариантах компьютерных экспериментов, когда обработка инсектицидом, проведенная в период развития первого поколения весенней капустной мухи, вызвала снижение численности хищников в течение длительного периода, охватывающего и время откладки яиц вторым поколением весенней капустной мухи. Так, при продолжительности ежегодного воздействия на хищников 70 суток и снижении их численности только на 20 % численность личинок на 1 растение к десятому условному году работы модели увеличилась бы с 3.17 до 7.50, или в 2.4 раза. При этом уровень равновесной плотности значительно превысил бы значение в контрольном варианте модели без обработок инсектицидами в 1.5 раза. В случае с продолжительностью периода воздействия на хищников 80 суток и уменьшением численности этих энтомофагов на 90 % равновесная плотность увеличилась бы до 18.3 личинок на 1 растение, или в 3.7 раз по сравнению с контролем.

Расчеты показали, что при отсутствии воздействия хищников на выживаемость яиц в результате ежегодных обработок инсектицидами численность яиц весенней капустной мухи на 1 растение к десятому условному году работы модели снизилась лишь с 32.40 до 28.60 яиц на 1

растение, то есть на 3.8 (рисунок 77). Как было рассмотрено выше, увеличение смертности яиц в результате воздействия хищников снижает равновесную плотность на 27.4 яйца на 1 растение (от 32,40 до 4.97 яиц на 1 растение), рис. 42, 43. 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.

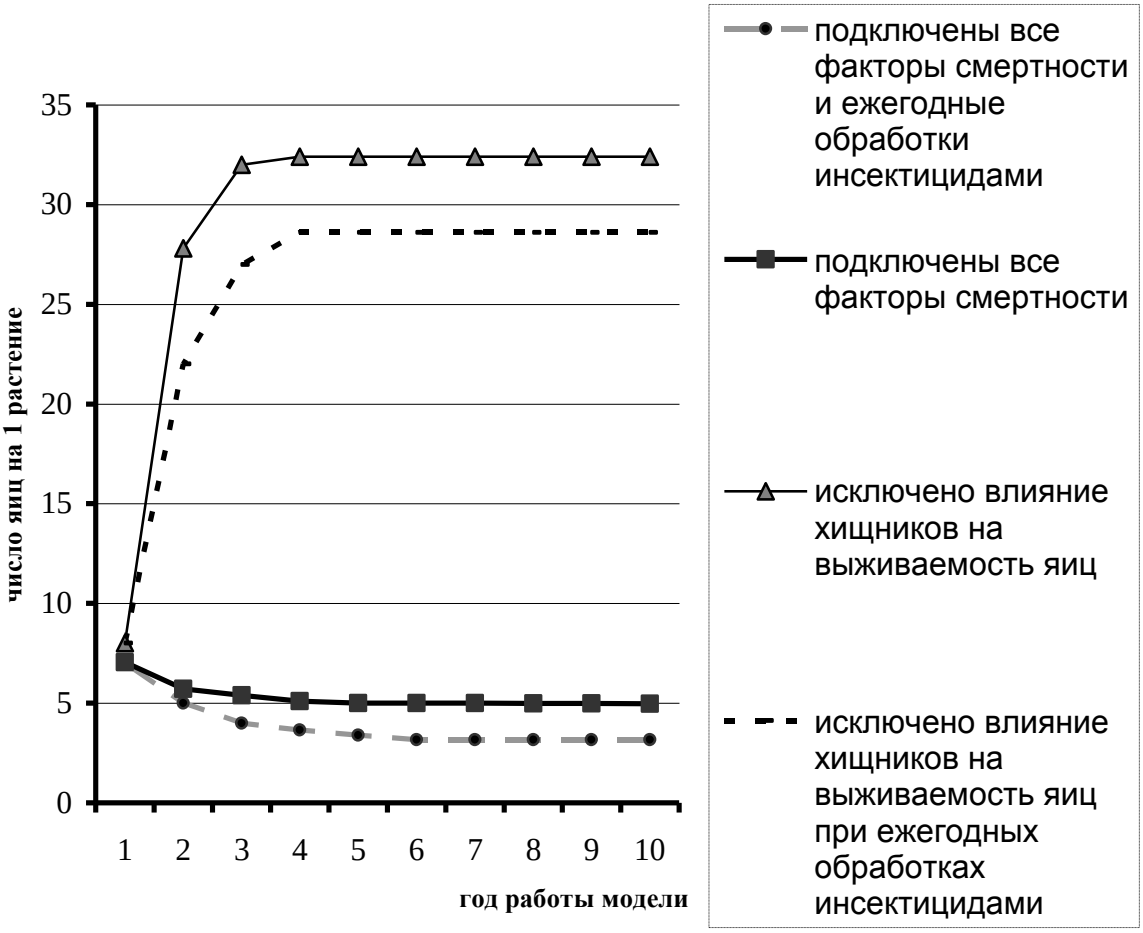

Рисунок 77. – Влияние хищников и обработок инсектицидами на многолетнюю динамику численности весенней капустной мухи.

Это связано прежде всего с тем, что инсектициды оказывают непродолжительное воздействие на популяцию весенней капустной мухи (в данной реализации модели продолжительность защитного действия инсектицида равнялась 10 суткам). Поэтому, несмотря на высокую (95 %) эффективность, даже значительно снижая численность и вредоносность

капустных мух в период обработки, инсектициды мало влияют на многолетнюю динамику численности этих вредителей.

Необходимо также учитывать, что при повышении численности капустных мух воздействие зависящих от плотности факторов усиливается. В таких случаях относительная эффективность обработки инсектицидом уменьшается. Повышение численности может быть вызвано уменьшением эффективности воздействия естественных факторов.

Например, в полевых условиях значительно варьирует смертность куколок от хищников, паразитов и энтомопатогенов. Рассмотрим крайний вариант, когда смертность куколок полностью исключается. В таком случае при отсутствии обработки численность яиц на 1 растение 13 июня к десятому году работы модели составило бы 41.04, а при наличии обработки с эффективностью 95 % – 34.62. При этом равновесная плотность уменьшается на 15.6 %. Таким образом, в данном случае относительная эффективность обработки меньше, чем в случае, когда смертность куколок от паразитов была равна средним значениям.

В варианте, когда исключается воздействие многоядных хищников на выживаемость яиц и куколок, а также смертность куколок от паразитов и энтомопатогенов, обработка инсектицидом привела бы к снижению равновесной плотности только на 3.8 % – до 104.5 яиц на 1 растение. Это связано с усилением действия зависящих от плотности факторов внутривидовой регуляции, которые в большей степени проявляются при очень высоких значениях плотности популяции (Викторов, 1965, 1967).

Таким образом, расчеты показали, что постоянное, длящееся в течение всего периода вегетации, воздействие хищников на выживаемость вредителя даже при невысокой его эффективности (смертность яиц под воздействием хищников в различные периоды, в зависимости от изменений сезонной динамики, изменялась от 9.5 до 11.2 % за сутки и составляла 41.0 % за весь период их нахождения в почве) оказывало большое влияние на многолетнюю динамику численности вредителя. Еще большее влияние оказывало

совместное действие хищников, паразитов и энтомопатогенов. Так, отключение при расчетах воздействия хищников, паразитов и энтомопатогенов приводило к увеличению равновесной плотности от 4.97 до 108.70, то есть в 21.9 раза, или на 2087 %. Ежегодные обработки инсектицидами даже при эффективности 95 % и продолжительности защитного действия 10 суток изменяют равновесную плотность только на 3.8–36.2 %.

Таким образом, результативность воздействия ежегодных однократных обработок инсектицидами в период массового лета имаго первого поколения весенней капустной мухи более чем в пятьдесят раз ниже по сравнению с совместным действием хищников, паразитов и энтомопатогенов, и находится в тесной связи с их эффективностью.

В отличие от химических средств защиты растений, обладающих высокой эффективностью и определенным ограниченным периодом защитного действия, многоядные хищники с меньшей интенсивностью уменьшают выживаемость вредителей на всех доступных им фазах развития в течение всего вегетационного периода. Однако не всегда их деятельность способна обеспечить сохранение урожая сельскохозяйственных культур. Возникает необходимость проведения обработок инсектицидами. Исследовать, как изменяется динамика численности выжившей части популяции вредителя после этих обработок и какова при этом роль энтомофагов, возможно только с использованием методов математического моделирования.

Модель DELIA описывает функционирование “жизненной системы” вредителя, в которой все факторы смертности взаимодействуют между собой, так как их воздействие на популяцию вредителя зависит от ее плотности. Снижение плотности яиц весенней капустной мухи приводит к увеличению выживаемости личинок, улучшению условий их питания. Последнее приводит к увеличению массы пупариев, доли и плодовитости вышедших из них самок (Гусева, Вол, 1994). Поэтому увеличение

смертности имаго или яиц приводит к увеличению выживаемости личинок и плодовитости самок следующего поколения.

Модель позволяет проводить компьютерные эксперименты при различных значениях входных параметров: даты высадки рассады капусты и обработки инсектицидом, продолжительность защитного действия инсектицида, его биологическая эффективность, плотности хищников и яиц капустных мух (рисунок 78).

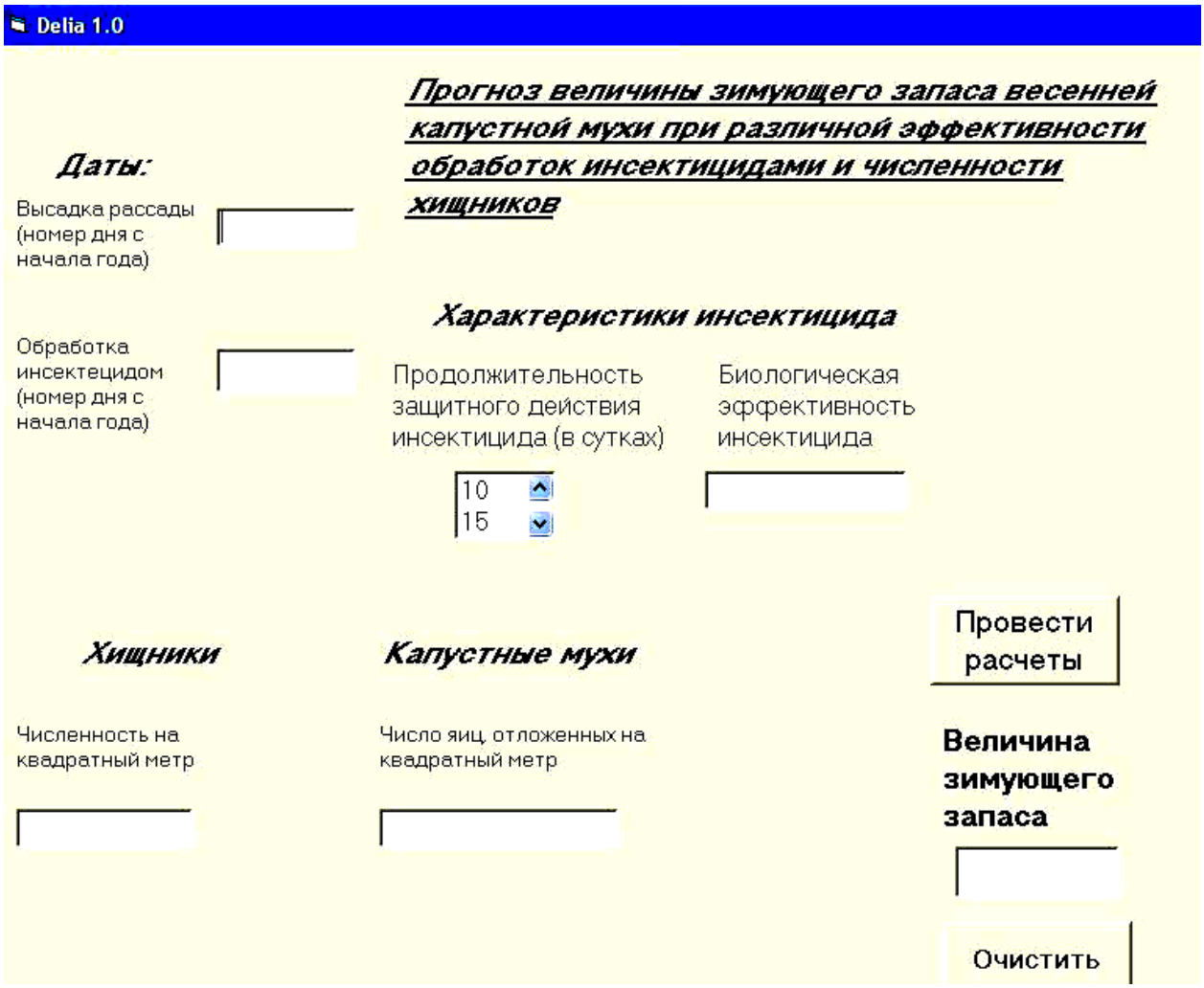

Рисунок 78. – Рабочее окно программы DELIA, позволяющей вычислять характеристики, связанные с динамикой численности весенней капустной мухи *Delia brassicae.*

Модель учитывает только воздействие инсектицида на численность весенней капустной мухи, однако необходимо учитывать, что при обработках полей возможно сублетальное отравление членистоногих, коррелирующее с

токсичностью препарата, при котором наблюдается уменьшение плодовитости имаго и жизнеспособности потомства на протяжении 2–3 поколений, что было показано на примере хлопковой совки *Heliothis armigera* Hb. (Сухорученко, 1988; Кузнецова, 1991).

Однако компьютерные эксперименты позволяют получить ориентировочные количественные оценки изменения зимующего запаса вредителя при различных значениях его смертности на отдельных этапах развития. Моделировались последствия минимального воздействия хищных жуков, каждый из которых в течение суток съедал или повреждал не более 1 яйца капустной мухи (фактическая прожорливость жужелиц и стафилинид, как показали лабораторные эксперименты, значительно выше (таблица 17). Если перезимовавшими мухами отложено 300 яиц на 1 м^2 , эффективность хищников не превышает 50 % при плотности хищников 5 особей на 1 м^2. Проводились вычисления плотности находящихся в пупариях куколок весенней капустной мухи в расчете на 1 м^2, выживших к моменту ухода хищных жуков на зимовку. Хищники снижали зимующий запас вредителя до уровня 6.1 куколки на 1 м^2. Исключение воздействия хищных жуков приводило к увеличению зимующего запаса вредителя до 17.8 куколок на 1 м^2 или в 2.9 раза (Гусева, 2007).

Сравним последствия питания хищников с результатами применения инсектицида, проведенного через 3-е суток после начала откладки яиц весенней капустной мухой и вызвавшего снижение количества отложенных яиц на 99 % в течение 24 суток. Опрыскивание инсектицидом, уменьшив численность яиц, привело к увеличению выживаемости личинок и плодовитости отродившихся самок за счет уменьшения плотности популяции вредителя. Если в период развития второго поколения весенней капустной мухи обработки инсектицидами не проводились, а воздействие хищников на выживаемость яиц и куколок было исключено, к концу периода вегетации на 1 м^2 поля насчитывалось 10.1 куколок (таблица 28). 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.

Расчеты показали, что опасная ситуация может возникать при проведении менее эффективных обработок. Если эффективность инсектицида была ниже – 90 %, зимующий запас вредителя существенно возрастал и составлял 16.6 куколок на 1 $м^2$ поля при отсутствии хищных насекомых (таблица 28). Это только на 7 % ниже величины зимующего запаса в варианте, исключающем влияние хищников и инсектицидов. При эффективности инсектицида 90 % остается достаточное количество яиц вредителя, проходящих дальнейшее развитие при благоприятных для них условиях низкой плотности популяции. Это приводит к увеличению выживаемости личинок, доли и плодовитости самок второго поколения. Поэтому за период развития второго поколения вредителя его зимующий запас почти достигает контрольного уровня (без инсектицидов и хищников).

Самые благоприятные результаты получены при расчетах, проведенных с учетом воздействия всех природных факторов смертности, а также обработок инсектицидами. При этом считалось, что опрыскивания не вызвали уменьшения численности хищников. В вариантах с эффективностью инсектицида 90 и 99 % зимующий запас вредителя сокращался по сравнению с контролем в 3.4 и в 3.8 раза. Это еще раз подтверждает необходимость применения инсектицидов, нетоксичных для многоядных хищников.

Хищные жуки оказывают по сравнению с инсектицидами меньшее воздействие на смертность отдельных фаз развития вредителя, но уничтожают фитофагов в течение всего вегетационного периода во всех доступных им фазах развития. Продолжительность воздействия комплекса хищных жужелиц и стафилинов на популяцию весенней капустной мухи достаточно велика. Весь период, когда отложенные в различные сроки яйца

вредителя находятся на поверхности почвы (более 2-х месяцев за период развития двух поколений), они доступны жужелицам и стафилинидам, активным на поверхности почвы. В связи с растянутостью лета и откладки яиц весенней капустной мухой период, когда пупарии этого вредителя находятся в почве и могут стать добычей обитающих в почве хищников, еще более длителен. Он начинается с начала окукливания личинок первого поколения вредителя и заканчивается периодом ухода хищных жуков на зимовку. Поэтому комплекс многоядных хищных жуков может оказать на динамику численности весенней капустной мухи большее влияние, чем инсектициды с их ограниченным сроком защитного действия.

Таблица 28. – Влияние некоторых факторов смертности на величину зимующего запаса весенней капустной мухи (куколок/м^2), по результатам компьютерных экспериментов

Влияние хищников	Влияние инсектицидов		
	контроль (без обработок)	применяемых за 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 применение инсектицидов, токсичных для многоядных хищных жуков, может привести к увеличению зимующего запаса вредителей и ухудшению фитосанитарной ситуации в следующем сезоне. Поэтому особенно важно исключить профилактические обработки инсектицидами, а в случае необходимости применять препараты

направленного, селективного действия, наименее губительные для энтомофагов.

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.

Заключение

Возделываемые земли традиционно считаются бедными по видовому составу членистоногих по сравнению с естественными ценозами. Однако для ряда групп наблюдается иная тенденция и поэтому на многих полях, складываются достаточно богатые фаунистические комплексы членистоногих. Всего в агроландшафтах Северо-Запада России отмечено более 370 видов напочвенных хищных членистоногих. Комплексы этих энтомофагов закономерно складываются на различных территориях агроландшафтов, в зависимости от условий на отдельных участках и экологических требований разных видов. Любое вмешательство человека, в том числе и агротехнические мероприятия, проводимые в процессе выращивания той или иной культуры, изменяют также и условия обитания напочвенных хищников. Среди всего комплекса напочвенных хищников всегда находятся виды, для которых измененные условия являются более благоприятными, что приводит к значительному увеличению их численности. При этом происходит также изменение структуры комплекса напочвенных хищных членистоногих.

В любой момент вегетационного периода на каждом поле постоянно обитают и размножаются жужелицы, стафилины и пауки, которые даже при отсутствии фитофагов и культурных растений способны существовать, питаясь сапрофагами, представителями почвенной микрофауны или другими,

подходящими по размеру видами хищников, а многие массовые виды жужелиц активно питаются всегда присутствующими в почве семенами сорняков. Многоядные хищники мало зависят от наличия или отсутствия того или иного вида жертвы, но в то же время способны без задержки переключаться на питание массовыми фитофагами в тот период, когда специализированные хищники еще не успели заселить поле, поэтому они являются важными энтомофагами многих опасных вредителей – проволочников, колорадского жука, злаковых тлей, капустных мух и других.

Комплекс напочвенных хищников-полифагов относительно стабилен: обилие этих энтомофагов не колеблется столь значительно, как обилие наиболее распространенных специализированных хищников, обитающих в растительном ярусе. Это связано с тем, что они связаны с почвой, являющейся относительно стабильной средой обитания и служащей укрытием от обработок инсектицидами.

При сходных условиях на возделываемых землях всегда формируются характерные именно для таких условий комплексы хищников, мало зависящие от миграций этих энтомофагов из окружающих биотопов.

Для многоядных хищных жужелиц и стафилинид в полевых условиях характерен III тип функциональной реакции, при котором наблюдается рост числа уничтоженных жертв при увеличении плотности их популяции в соответствии с логистической кривой. При низкой плотности популяций фитофагов воздействие комплекса напочвенных хищников-полифагов на выживаемость вредителей возрастает по мере роста плотности этих популяций, что обеспечивает регуляцию в системе по принципу отрицательной обратной связи (увеличение доли, а не только количества уничтоженных вредителей, с ростом плотности их популяций).

На примере субсистемы «комплекс напочвенных хищников – весенняя капустная муха», с использованием динамической имитационной модели DELIA, позволяющей проводить расчеты многолетней динамики численности весенней капустной мухи, показано, что воздействие хищников

на выживаемость вредителя способствует сдерживанию его численности на хозяйственно неощутимом уровне. Расчеты показали, что многоядные хищники без воздействия других факторов смертности также не способны сдерживать численность вредителя на низком уровне. Однако ежегодное воздействие хищников на только выживаемость яиц весенней капустной мухи при средних значениях смертности от других факторов приводит к уменьшению плотности фитофага в 6.5 раз.

Значительному обогащению комплекса напочвенных хищных жуков на возделываемых землях может способствовать окультуривание почвы, которое приводит к возрастанию видового богатства жужелиц и увеличению обилия большинства массовых видов этих хищников. На окультуренных участках увеличивается обилие стафилинид и возрастает их видовое богатство.

В целом наименее благоприятные для большинства видов жужелиц и особенно стафилинид условия складываются на среднесуглинистых почвах с низким содержанием гумуса, а наиболее благоприятные – на супесчаных почвах с высоким содержанием гумуса. Это приводит к тому, что потенциал комплексов напочвенных хищных жуков как энтомофагов опасных вредителей сельскохозяйственных культур на различных по механическому составу и содержанию гумуса почвах неоднозначен. В условиях Северо-Запада России на более легких по механическому составу и хорошо окультуренных почвах складывается особенно значимый комплекс хищников, способный существенно ограничивать численность многих опасных вредителей.

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. Окультуривание 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 окультуривание 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.

Список литературы

Агарков, В.М. Влияние энтомофагов капустной совки на ее численность в период депрессий / В.М. Агарков // Бюл. Всесоюз. НИИ защиты растений. – 1974. – № 27. – С. 3–6.

Агрометеорологический бюллетень по Ленинградской области. – Л.: [б. и.], 1980–1992.

Адашкевич, Б.П. Разведение *Aleochara bilineata* Gyll. (Coleoptera: Staphylinidae) в лаборатории / Б.П. Адашкевич // Зоол. журн. – 1970. – Т. 49, вып. 7. – С. 1081–1083.

Адашкевич, Б.П. Биологические особенности *Aleochara bilineata* Gyll. (Coleoptera: Staphylinidae) – энтомофага капустных мух / Б.П. Адашкевич // Защита овощных растений: сб. ст. / Молд. НИИ орошаемого земледелия и овощеводства. – 1971. – Т. 12, вып. 3. – Кишинев: Картя Молдовеняскэ, 1972а. – С. 20–27.

Адашкевич, Б.П. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) на овощных полях. Сообщение 1 / Б.П. Адашкевич // Защита овощных растений: сб. ст. / Молд. НИИ орошаемого земледелия и овощеводства. – 1971. – Т. 12, вып. 3. – Кишинев: Картя Молдовеняскэ, 1972а. – С. 52–71.

Адашкевич, Б.П. Полезная энтомофауна овощных полей Молдавии / Б.П. Адашкевич. – Кишинев: Штиинца, 1972б. – 108 с.

Адашкевич, Б.П. Интегрированная борьба с гороховой тлей (*Acyrthosiphon pisum* Harris) на овощном горохе в Молдавии / Б.П. Адашкевич, А.А. Кузин // Вопросы защиты растений. – Кишинев: Изд-во ЦК КП Молдавии, 1973. – Т. 2. – С. 3–18.

Адашкевич, Б.П. Разведение и учет эффективности алеохары / Б.П. Адашкевич, О.Н. Перекрест // Защита растений. – 1977. – № 6. – С. 29.

Адашкевич, Б.П. Биологическая защита крестоцветных овощных культур от вредных насекомых Молдавии / Б.П. Адашкевич. – Ташкент: ФАН, 1983. – 200 с.

Алейникова, М.М. Почвенная фауна различных ландшафтов Среднего Поволжья / М.М. Алейникова // Почвенная фауна Среднего Поволжья. – М.: Наука, 1964. – С. 5–51.

Александрович, О.Р. Экологическая структура фауны жужелиц зерновых полей Белоруссии и ее изменение под влиянием интенсификации сельскохозяйственного производства / О.Р. Александрович: автореф. дис. … канд. биол. наук. – Л., 1982. – 19 с.

Александрович, О.Р. Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) фауны Белоруссии / О.Р. Александрович // Фауна и экология жесткокрылых Белоруссии. – Минск: Навука і тэхніка, 1991. – С. 37–78.

Андреев, В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике / В.Л. Андреев. – М.: Наука, 1980. – 142 с.

Андреянов, Н.И. Жужелицы-бегунчики / Н.А. Андреянов // Защита растений. – 1968а. – № 8. – С. 41–42.

Андреянов, Н.И. Некоторые биолого-экологические особенности жужелиц рода *Bembidion* Latr. и их роль в снижении вредоносности клубеньковых долгоносиков / Н.А. Андреянов // Сб. аспирантских работ Всесоюз. НИИ кормов им. В.Р. Вильямса. – М., 1968б. – С. 157–163.

Андреянов, Н.И. Биология жужелиц рода *Bembidion* Latr. и их связь с клубеньковыми долгоносиками / Н.А. Андреянов: автореф. дис. … канд. биол. наук. – Ростов н/Д, 1972. – 21 с.

Артемьева, Т.И. Влияние удобрений на почвенную фауну в паровых полях и под покровом культуры в севообороте / Т.И. Артемьева: автореф. дис. … канд. биол. наук. – Казань, 1970. – 16 с.

Асякин, Б.П. Зараженность энтомофагами капустных мух на разных сортах капусты / Б.П. Асякин // Тр. Всесоюз. НИИ защиты растений. – 1979. – Вып. 61. – С. 34–38.

Асякин, Б.П. Эффективность энтомофагов капустных мух на разных по устойчивости сортах капусты / Б.П. Асякин // Биоценотическое обоснование критериев эффективности природных энтомофагов: сб науч. тр. / Всесоюз. НИИ защиты растений. – Л., 1983. – С. 62–64.

Ахлибинский, Б.В. Информация и система / Б.В. Ахлибинский. – Л.: Лениздат, 1969. – 212 с.

Ашикбаев, Н.Ж. Жизненные формы пауков, обитающих на полях в Кустанайской области / Н.Ж. Ашикбаев // Энтомол. обозр. – 1973. – Т. 52, вып. 3. – С. 508–519.

Ашикбаев, Н.Ж. Пауки в биоценозе люцернового поля / Н.Ж. Ашикбаев // Экология вредителей и болезней растений в Казахстане и меры борьбы с ними: тематич. сб. науч. тр. – Алма-Ата: Казах. с.-х. ин-т, 1980. – С. 18–22.

Бабенко, А.С. Стафилиниды-энтомофаги в садовых насаждениях Томской области / А.С. Бабенко // Формирование животного и микробного населения агроценозов: тез. докл. Всесоюз. совещ. (Пущино, 14–16 сент. 1982 г.). – М.: Наука, 1982. – С. 82–84.

Бабенко, А.С. Сезонная динамика активности стафилинид в садах Томской области / А.С. Бабенко // Биологический метод в интегрированной защите с.-х. культур от вредителей, болезней и сорняков: тез. докл. Всесоюз. шк. молодых ученых и специалистов (29 сент. – 6 окт. 1985 г.). – Кишинев: [б. и.], 1985. – С. 83–84.

Бакасова, Н.Ф. Биологические особенности наиболее распространенных в Ленинградской области хищных жужелиц / Н.Ф. Бакасова // Бюл. Всесоюз. НИИ защиты растений. – 1981. – № 51. – С. 34–38.

Бакасова, Н.Ф. Особенности непревывного разведения *Aleochara bilineata* Gyll., паразита капустных мух, в лабораторных условиях / Н.Ф. Бакасова // Массовое разведение насекомых. – Кишинев: Штиинца, 1984. – С. 70–75.

Белоусов, И.А. Факторы, определяющие карабидокомплексы в агроценозах и пути их обогащения / И.А. Белоусов // Интродукция, акклиматизация и селекция энтомофагов: сб. науч. тр. / Всесоюз. НИИ защиты растений. – Л., 1987. – С. 55–64.

Белоусов, И.А. Опыт использования баз данных для экологического анализа на примере жуков семейства жужелиц (Coleoptera, Carabidae) / И.А. Белоусов, И.И. Кабак // Информ. бюл. ВПРС МОББ. – 2007. – № 38. – С. 26–32.

Берим, Н.Г. Пищевая специализация жужелиц / Н.Г. Берим, Н.В. Новиков // Защита растений. – 1983. – № 7. – С. 18.

Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2-х томах / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М.: Мир, 1989. – Т. 2. – 477 с.

Блауберг, И.В. Системный подход и системный анализ / И.В. Блауберг, Э.М. Мирский, В.Н. Садовский // Системные исследования. Методологические проблемы. – М.: Наука, 1982. – С. 47–64.

Блинова, В.П. Жужелицы семейства Carabidae – основные энтомофаги в кормовых севооборотах / В.П. Блинова // Защита кормовых культур от вредителей, болезней и сорняков: науч. тр. ВАСХНИЛ. – М.: Колос, 1980. – С. 92–95.

Бондаренко, Н.В. Энтомофаги и возбудители грибных заболеваний весенней и летней капустных мух / Н.В. Бондаренко, Ю.В. Сторожков // Зап. Ленингр. с.-х. ин-та. – 1977. – Т. 321. – С. 72–78.

Боховко, Е.Е. Жизненные циклы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроландшафте юга Кубанско-Приазовской низменности / Е.Е. Боховко: дис. … канд. биол. наук. – М., 2006. – 153 с.

Будилов, В.В. Пространственно-временное распределение жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в мозаике агроландшафта / В.В. Будилов: автореф. дис … канд. биол. наук. – М., 1992. – 16 с.

Ветрова, М.Н. Особенности развития капустных мух на осушенных торфяниках и рационализация мер борьбы / М.Н. Ветрова: автореф. дис. … канд. биол. наук. – Л., 1971. – 22 с.

Викторов, Г.А. Колебания численности насекомых как регулируемый процесс / Г.А. Викторов // Журн. общ. биол. – 1965. – Т. 26, вып. 1. – С. 43–55.

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

Вилимайтыс, Н.В. Краткосрочное прогнозирование сроков развития, численности и пространственного распределения сельскохозяйственных вредителей (на примере весенней капустной мухи) / Н.В. Вилимайтыс: автореф. дис … канд. биол. наук. – Самохваловичи Минской обл., 1983. – 23 с.

Водинская, К.И. Материалы по биологии и экологии капустных мух *Hylemus brassicae* Bouché, *H. floralis* Fall. / К.И. Водинская // Изв. отд. прикл. энтомол. – 1928. – Т. 3, вып. 2. – С. 229–250.

Воронин, К.Е. Энтомофаги основных вредителей пшеницы / К.Е. Воронин, Г.А. Пукинская, А.И. Лахидов // Биоценоз пшеничного поля. – М.: Наука, 1986. – С. 66–80.

Гиляров, М.С. Сравнительная заселенность почвенными животными темноцветной и подзолистой почв / М.С. Гиляров // Почвоведение. – 1942. – № 9/10. – С. 3–10.

Гиляров, М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых / М.С. Гиляров. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – 280 с.

Гиляров, М.С. Роль почвенных животных в формировании гумусового слоя почвы / М.С. Гиляров // Успехи совр. биол. – 1951. – Т. 31, вып. 2. – С. 161–169.

Гиляров, М.С. Зоологический метод диагностики почв / М.С. Гиляров. – М.: Наука, 1965. – 275 с.

Голубев, С.В. Пауки (Aranei) как компонент агроэкосистем Каменной Степи (ЦЧП) / С.В. Голубев: автореф. дис … канд. биол. наук. – СПб, 2006а. – 19 с.

Голубев, С.В. Сравнительная характеристика герпетобионтных видов жужелиц и пауков в агроценозах проса и ячменя в Каменной Степи / С.В. Голубев // Вестн. защиты растений. – 2006б. – № 1. – С. 67–69.

Голубев, С.В. Пауки (Aranei) и их значение как энтомофагов в агроэкосистемах Каменной Степи (ЦЧП) / С.В. Голубев // Информ. бюл. ВПРС МОББ. – 2007. – № 38. – С. 88–90.

Григорьева, Т.Г. Закономерности динамики почвенной фауны в зависимости от смен растительного покрова / Т.Г. Григорьева: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. – Л., 1951а. – 14 с.

Григорьева, Т.Г. Закономерности динамики почвенной фауны в зависимости от смен растительного покрова / Т.Г. Григорьева: дис. ... канд. с.-х. наук. – Л., 1951б. – 201 с.

Григорьева, Т.Г. Возникновение процессов саморегуляции в агробиоценозе при длительной монокультуре / Т.Г. Григорьева // Энтомол. обозр. – 1970. – Т. 49, вып. 1. – С. 10–22.

Гринфельд, Э.К. Наблюдения над распределением жужелиц (Carabidae), мертвоедов (Silphidae) и некоторых других наземных насекомых по биотопам / Э.К. Гринфельд // Энтомол. обозр. – 1948. – Т. 30, № 1/2. – С. 154–156.

Грюнталь, С.Ю. К методике количественного учета жужелиц (Coleoptera, Carabidae) / С.Ю. Грюнталь // Энтомол. обозр. – 1982. – Т. 61, вып. 1. – С. 201-205.

Грюнталь, С.Ю. Комплексы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах подзоны широколиственно-еловых лесов / С.Ю. Грюнталь // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. – М.: Наука, 1983. – С. 85–98.

Грюнталь, С.Ю. Сезонная динамика активности жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в лесах Подмосковья / С.Ю. Грюнталь // Экология. – 1988. – № 6. – С. 37-42.

Грюнталь, С.Ю. Организация сообществ жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесов Восточно-Европейской (Русской) равнины / С.Ю. Грюнталь. – М.: Галлея-Принт, 2008. – 484 с.

Гусев, Г.В. Естественные враги колорадского жука: 1. Энтомофаги – насекомые, паукообразные, черви и др. / Г.В. Гусев // Колорадский картофельный жук, *Leptinotarsa decemlineata* Say. – М.: Наука, 1981. – С. 262–298.

Гусев, Г.В. Биологический метод борьбы с колорадским жуком / Г.В. Гусев, А.Г. Коваль. – М.: Агропромиздат, 1990. – 65 с.

Гусева, О.Г. Влияние хищников на коэффициент размножения и вредоносность капустных мух в агроценозах капустного и рапсового полей / О.Г. Гусева // Бюл. Всесоюз. НИИ защиты растений. – 1987. – № 68. – С. 14–17.

Гусева, О.Г. Роль хищников как энтомофагов капустных мух в агроценозах капустного и рапсового полей / О.Г. Гусева // Материалы науч. сес. энтомологов Дагестана (13 февр.). – Махачкала: [б. и.], 1988а. – С. 32–33.

Гусева, О.Г. Влияние хищников на динамику численности и вредоносность капустных мух на фоне различных кормовых растений / О.Г. Гусева: автореф. дис … канд. биол. наук. – Л., 1988б. – 19 с.

Гусева, О.Г. Влияние хищников на динамику численности и вредоносность капустных мух на фоне различных кормовых растений / О.Г. Гусева: дис. … канд. биол. наук. – Л., 1988в. – 121 с.

Гусева, О.Г. Хищники и ЭПВ весенней капустной мухи / О.Г. Гусева // Защита растений. – 1988г. – № 1. – С. 33–34.

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.

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, 1990а. – С. 15.

Гусева, О.Г. Эффективность природных энтомофагов и последствия защитных мероприятий / О.Г. Гусева // Экол. проблемы защиты растений: конф. молодых ученых (21–24 нояб. 1990 г.). – Л.: Всесоюз. НИИ защиты растений, 1990б – С. 201.

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

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

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.

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.

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.

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.

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.

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

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

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 томах Третьего Всерос. съезда по защите растений (Санкт-Петербург, 16–20 дек. 2013 г.). – СПб: Всерос. НИИ защиты растений, 2013. – Т. 2. – С. 28–31.

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.

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.

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.

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 // Вестн. защиты растений. – 2010. – № 4. – С. 23–31.

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.

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, 2005а. – С. 18–27.

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, 2005б. – Т. 2. – С. 32–33.

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.

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, 2007а. – С. 59–60.

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

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

Гусева, О.Г. Пищевые связи жужелиц *Pterostichus melanarius* и *Poecilus cupreus* (Coleoptera, Carabidae) – важных многоядных энтомофагов / О.Г. Гусева, А.Г. Коваль // Вестн. защиты растений. – 2010а. – № 1. – С. 61–63.

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 трасформированных ландшафтах: материалы XI

Междунар. науч.-практ. экол. конф. (г. Белгород, 20–25 сент. 2010 г.). – Белгород: Политерра, 2010б. – С. 102.

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., 2010в. – С. 68–71.

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

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., 2013а. – С. 119–122.

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, 2013б. – Т. 2. – С. 26–28.

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

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

Даринский, А.В. География Ленинградской области / А.В. Даринский, А.И. Фролов. – СПб: Глагол, 2003. – 128 с.

Даринский, А.В. Ленинградская область / А.В. Даринский. – Л.: Лениздат, 1970. – 280 с.

Дрозда, В.Ф. Екологічна оцінка ролі ентомофагів капустяних мух / В.Ф. Дрозда, М.О. Кочерга // Загальна і прикладана ентомологія в Україні: тези наук. конф., присвяч. пам’яті чл.-кор. НАН України, д-ра біол. наук, проф. Володимира Гдальєвича Доліна (Львів, 15–19 серп.

2005 р.). – Львів: Державний природознавчий музей НАН України, 2005. – С. 72–73.

Душенков, В.М. Основные закономерности сложения комплексов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроценозах / В.М. Душенков // Докл. АН СССР. – 1982а. – Т. 265, № 1. – С. 250–252.

Душенков, В.М. Комплексы жужелиц в агроценозах южного Подмосковья / В.М. Душенков // Формирование животного и микробного населения агроценозов: тез. докл. Всесоюз. совещ. (Пущино, 14–16 сент. 1982 г.). – М.: Наука, 1982б. – С. 47.

Душенков, В.М. Фауна и экология жужелиц (Coleoptera, Carabidae) пахотных земель Центрального Нечерноземья / В.М. Душенков: автореф. дис. … канд. биол. наук. – М., 1983. – 14 с.

Душенков, В.М. Особенности структуры населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) пахотных земель Подмосковья / В.М. Душенков // Зоол. журн. – 1984. – Т. 63, вып. 12. – С. 1814-1821.

Душенков, В.М. Структура населения жужелиц пшеничного поля / В.М. Душенков // Биоценоз пшеничного поля. – М.: Наука, 1986. – С. 93–102.

Душенков, В.М. Личинки жужелиц (Coleoptera, Carabidae) на полях сельскохозяйственных культур в Подмосковье / В.М. Душенков, Т.А. Черняховская // Зоол. журн. – 1989. – Т. 68, вып. 11. – С. 48-55.

Душенков, В.М. Личинки жужелиц (Coleoptera, Carabidae) на обрабатываемых землях Подмосковья / В.М. Душенков, Т.А. Черняховская // Структура и динамика популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных. – М.: Изд-во Моск. гос. пед. ун-та им. В.И. Ленина, 1990. – Т. 1. – С. 84–99.

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.

Жученко, А.А. Научные приоритеты развития растениеводства в XXI веке / А.А. Жученко // Вестн. РАСХН. – 2000. – № 2. – С. 9–13.

Жученко, А.А. Роль биологических методов в адаптивно-интегрированной системе защиты растений / А.А. Жученко // Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем: материалы докл. Междунар. науч.-практ. конф. «Биологическая защита растений, перспективы и роль в фитосанитарном оздоровлении агроценозов и получении экологически безопасной сельскохозяйственной продукции»

(23–25 сент. 2008 г.). – Краснодар: Всерос. НИИ биол. защиты растений, 2008. – Вып. 5. – С. 5–32.

Забиров, Ш.М. Влияние погодных условий на динамику яйцекладки и поведение мух, повреждающих овощные культуры / Ш.М. Забиров // Тр. аспирантов и молодых науч. сотрудников. – Л., 1965. – С. 233–238.

Замотайлов, А.С. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Северо-Западного Кавказа (фауна, экология, зоогеография) / А.С. Замотайлов: автореф. дис. … канд. биол. наук. – Л., 1989. – 24 с.

Замотайлов, А.С. Некоторые особенности формирования комплексов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) агробиоценоза / А.С. Замотайлов // Тр. Кубан. с.-х. ин-та. – 1990. – Вып. 307 (335). – С. 24–29.

Захаренко, В.А. Мировые тенденции и развитие научного обеспечения биологической защиты растений в России / В.А. Захаренко // Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем: материалы докл. Междунар. науч.-практ. конф. «Биологическая защита растений, перспективы и роль в фитосанитарном оздоровлении агроценозов и получении экологически безопасной сельскохозяйственной продукции» (23–25 сент. 2008 г.). – Краснодар: Всерос. НИИ биол. защиты растений, 2008. – Вып. 5. – С. 32–52.

Зубков, А.Ф. Полевой севооборот как агроэкосистема / А.Ф. Зубков // Формирование животного и микробного населения агроценозов: тез. докл. Всесоюз. совещ. (Пущино, 12–16 сент. 1982 г.). – М.: Наука, 1982. – С. 5–6.

Зубков, А.Ф. Агробиоценологическая фитосанитарная диагностика / А.Ф. Зубков. – СПб: Всерос. НИИ защиты растений, 1995. – 386 с.

Иванов, В.Д. Насекомые и пауки Ленинградской области / В.Д. Иванов, В.А. Кривохатский // Тр. С.-Петербург. о-ва естествоиспытателей. Сер. 6. – 1999. – Т. 2. – С. 339–396.

Иванов, В.К. Особенности функциональной реакции малоподвижного хищника и мобильной жертвы в водной среде (экспериментальный подход) / В.К. Иванов // Экология. – 2004. – № 5. – С. 398–400.

Иняева, З.И. Изучение особенностей распределения личинок жужелиц в полевых угодьях / З.И. Иняева // Зоол. журн. – 1963. – Т. 52, вып. 11. – С. 1646-1651.

Иняева, З.И. Жужелицы на посевах полевых культур / З.И. Иняева: автореф. дис. … канд. биол. наук. – М., 1965. – 22 с.

Исаичев, В.В. Режимы химической защиты земляники, щадящие полезных энтомофагов / В.В. Исаичев // Применение пестицидов в сельском хозяйстве. – М.: Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 1970. – С. 87–91.

Исаичев, В.В. Рациональное сочетание биологического и химического методов борьбы против главнейших вредителей земляники / В.В. Исаичев // Изв. Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева. – 1972. – Вып. 5. – С. 142–150.

Исследование жизненной системы весенней капустной мухи *Delia brassicae* Bouché. 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.

Калюжная, Н.С. Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Нижнего Поволжья / Н.С. Калюжная, Е.В. Комаров, Л.Б. Черезова. – Волгоград: Регион. центр по изучению и сохранению биоразнообразия, 2000. – 204 с.

Каплин, В.Г. Напочвенные членистоногие песчаной пустыни (на примере восточных Каракумов) / В.Г. Каплин. – Самара: РИЦ СГСХА, 2008. – 212 с.

Карпова, В.Е. Фауна и экология жужелиц (Coleoptera, Carabidae) агроценозов юга Молдавии / В.Е. Карпова: автореф. дис. … канд. биол. наук. – М., 1986. – 16 с.

Карпова, В.Е. Эффективность отлова жужелиц (Coleoptera, Carabidae) ловушками Барбера разного типа / В.Е. Карпова, А.В. Маталин // Биол. науки. – 1992. – № 5. – С. 84-88.

Карпова, В.Е. Аннотированный список жужелиц (Coleoptera, Carabidae) юга Молдовы / В.Е. Карпова, А.В. Маталин // Энтомол. обозр. – 1993. – Т. 72, вып. 3. – С. 570–585.

Карпова, Т.Л. Влияние орошения и окружающих биотопов на формирование населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроценозах полупустынной зоны Нижнего Поволжья / Т.Л. Карпова: автореф. дис. … канд. биол. наук. – М., 2001. – 19 с.

Касандрова, Л.И. Распределение жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в плодовых садах / Л.И. Касандрова // Зоол. журн. – 1970. – Т. 49, вып. 10. – С. 1515–1525.

Касандрова, Л.И. Фауна жужелиц плодовых садов / Л.И. Касандрова // Фауна и экология животных: сб. статей. – М.: Моск. гос. пед. ин-т им. В.И. Ленина, 1972. – С. 65–74.

Касандрова, Л.И. К изучению экологии *Pterostichus versicolor* Sturm (Coleoptera, Carabidae) в условиях лесостепной зоны / Л.И. Касандрова // Проблемы почв. зоологии: материалы Всесоюз. совещ. – Вильнюс: [б. и.], 1975. – С. 171–173.

Катаев, Б.М. Жужелицы рода *Harpalus* (Coleoptera, Carabidae) мировой фауны: систематика, зоогеография, филогения / Б.М. Катаев: автореф. дис. ... докт. биол. наук. – СПб, 2011. – 23 с.

Кащеев, В.А. Классификация морфоэкологических типов имаго стафилинид / В.А. Кащеев // Tethys entomol. research. – 1999. – № 1. – С. 157–169.

Кащеев, В.А. Население стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в агроценозах юго-востока Казахстана / В.А. Кащеев // Tethys entomol. research. – 2002. – № 7. – С. 178–192.

Киршенблат, Я.Д. Сем. Staphylinidae – стафилины, или коротконадкрылые жуки / Я.Д. Киршенблат // Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Т. 2: Жесткокрылые и веерокрылые. – М.; Л.: Наука, 1965. – С. 111–155. – (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР; Вып. 89)

Китаев, К.А. Популяционно-генетические аспекты коадаптации колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) и его энтомофагов / К.А. Китаев: автореф. дис. … канд. биол. наук. – Уфа, 2013. – 22 с.

Клечковский, Э.Р. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) на посевах зерновых в центральной черноземной полосе / Э.Р. Клечковский // Материалы VII съезда Всесоюз. энтомол. о-ва. – Л.: Всесоюз. энтомол. о-во, 1975. – Ч. 1. – С. 50–51.

Клишина, Л.И. Эффективность алеохары и факторы ее обуславливающие / Л.И. Клишина // Биоценотическое обоснование критериев эффективности природных энтомофагов: сб. науч. тр. / Всесоюз. НИИ защиты растений. – Л., 1983. – С. 101–105.

Клишина, Л.И. Экологическая оценка роли энтомофагов капустных мух в Волго-Вятском регионе Нечерноземной зоны РСФСР / Л.И. Клишина: дис. … канд. биол. наук. – Л., 1988. – 153 с.

Кныш, В.Г. Динамика населения напочвенных жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) в яблоневых садах и смежных биотипах в условиях Северо-Западного Предкавказья / В.Г. Кныш: автореф. дис. … канд. биол. наук. – Краснодар, 2002. – 21 с.

Коваль, А.Г. Хищные жужелицы – энтомофаги колорадского жука / А.Г. Коваль // Защита растений. – 1986. – № 11. – С. 45–46.

Коваль, А.Г. О влиянии инсектицидов – ингибиторов синтеза хитина – на жужелиц (Coleoptera, Carabidae) – энтомофагов колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) / А.Г. Коваль // 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. 197–198.

Коваль, А.Г. К изучению жужелиц (Coleoptera, Carabidae) – энтомофагов колорадского жука картофельных полей Закарпатья / А.Г. Коваль // Энтомол. обозр. – 1999. – Т. 78, вып. 3. – С. 527–536.

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.

Коваль, А.Г. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) полей овощных пасленовых культур (видовой состав, экология, биология, энтомофаги колорадского жука) / А.Г. Коваль: автореф. дис. … канд. биол. наук. – СПб, 2005. – 22 с.

Коваль, А.Г. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) агроценоза картофеля европейской части России и сопредельных территорий / А.Г. Коваль. – СПб: Рус. энтомол. о-во, 2009. – 112 с. – (Чтения памяти Н.А. Холодковского; Вып. 61. № 2)

Коваль, А.Г. Жужелицы и стафилины (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) картофельных полей Ленинградской области / А.Г. Коваль, 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. 62–64.

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.

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

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

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.

Коваль, А.Г. К изучению сенокосцев (Arachnida, Opiliones) агроландшафтов Северо-Запада России / А.Г. Коваль, О.Г. Гусева // 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. 99–100.

Коваль, А.Г. Окультуривание почвы как фактор, способствующий обогащению комплекса жужелиц (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.

Коваль, Ю.В. Энтомофаги колорадского жука в агробиоценозе картофельного поля Черновицкой области УССР / Ю.В. Коваль: автореф. дис. … канд. биол. наук. – Л., 1970. – 22 с.

Козырева, Л.В. Иссушение гребнистой поверхности поля / Л.В. Козырева // Агрометеорологические аспекты программирования урожая: науч.-техн. бюл. по агрономической физике. – Л., 1984. – № 58. – С. 31–36.

Комаров, Е.В. Особенности питания жужелиц (Coleoptera, Carabidae) – обитателей пшеницы в Волгоградской области / Е.В. Комаров, И.И. Соболева-Докучаева // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1982. – № 10. – С. 22–24.

Комаров, Е.В. Полезащитные лесные полосы как стации пережидания жужелиц / Е.В. Комаров, Л.Б. Черезова // Состояние и охрана биологических ресурсов Волгоградской области: тез. докл. III межотраслевой науч.-практ. конф. – Волгоград, 1984. – С. 71–72.

Комаров, Е.В. Пути накопления и сохранения хищных герпетобионтных жесткокрылых в севообороте / Е.В. Комаров // Севообороты и эффективность использования орошаемых земель. – Волгоград: Всерос. НИИ орошаемого земледелия, 1989. – С. 143–152.

Космачевский, А.С. Щелкуны и жужелицы как элементы почвенных биоценозов Краснодарского края / А.С. Космачевский, Н.Е. Степанова // Проблемы почв. зоологии: материалы V Всесоюз. совещ. – Вильнюс: [б. и.], 1975. – С. 184–185.

Кочегаров, С.Ф. Определение термического состояния пахотного слоя почвы по дистанционно измеренной температуре поверхности / С.Ф. Кочегаров, Б.Л. Шиндеров // Аэродистанционно-приземное зондирование с.-х. полей для решения задач оптимизации технологических процессов: науч.-техн. бюл. по агрономической физике. – Л., 1983. – № 52. – С. 34–37.

Красная книга природы Ленинградской области. Т. 3: Животные; под ред. Г.А. Носкова. – СПб: Мир и семья, 2002. – 480 с.

Крыжановский, О.Л. Сем. Carabidae – жужелицы / О.Л. Крыжановский // Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Т. 2: Жесткокрылые и веерокрылые. – М.; Л.: Наука, 1965. – С. 29–77. – (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР; Вып. 89)

Крыжановский, О.Л. Сем. Carabidae – Жужелицы // Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. 2: Жесткокрылые / О.Л. Крыжановский. – Л.: Наука, 1974. – С. 8 –14.

Крыжановский, О.Л. Жуки подотряда Adephaga: семейства Rhysodidae, Trachypachidae; семейство Carabidae (вводная часть, обзор фауны СССР) / О.Л. Крыжановский. – Л.: Наука, 1983. – 341 с. – (Фауна СССР. Жесткокрылые; Т. 1. Вып. 2)

Крыжановский, О.Л. Семейство жужелицы – Carabidae / О.Л. Крыжановский // Определитель вредных и полезных насекомых и клещей плодовых и ягодных культур в СССР. – Л.: Колос, Ленингр. отд-ние, 1984. – С. 98.

Кудрин, А.И. К вопросу о применении земляных ловушек для изучения распределения и взаимодействия элементов энтомофауны на поверхности почвы / А.И. Кудрин // Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва. – 1965. – Т. 50. – С. 272–290.

Кузнецова, Е.В. Влияние современных инсектицидов на развитие хлопковой совки – *Heliothis armigera* Hb.: автореф. дис. … канд. биол. наук. – Л., 1991. – 18 с.

Куперштейн, М.Л. Использование реакции преципитации для количественной оценки влияния *Pterostichus crenuliger* (Coleoptera, Carabidae) на динамику численности вредной черепашки *Eurygaster integriceps* (Hemiptera, Scutelleridae) / М.Л. Куперштейн // Зоол. журн. – 1974. – Т. 53, вып. 4. – С. 557–562.

Куперштейн, М.Л. Изучение роли хищных членистоногих на основе серологического анализа и учета их численности / М.Л. Куперштейн // Зоол. журн. – 1979. – Т.58, вып. 10. – С. 1574–1581.

Куперштейн, М.Л. Метод серологической оценки роли хищных членистоногих / М.Л. Куперштейн // Защита растений. – 1980. – № 1. – С. 33–35.

Куркин, К.А. Некоторые методологические проблемы исследования биогеоценозов и ландшафтов / К.А. Куркин // Проблемы методологии системного исследования. – М.: Мысль, 1970. – С. 268–286.

Лавренко, Е.М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения / Е.М. Лавренко // Полевая геоботаника. – М.: Изд-во АН СССР, 1959. – Т. 1. – С. 13–75.

Ланге, О. Целое и развитие в свете кибернетики / О. Ланге // Исследования по общей теории систем: сб. переводов. – М.: Прогресс, 1969. – С. 181–251.

Лившиц, И.З. Полезные насекомые и клещи в плодовом саду / И.З. Лившиц, В.И. Митрофанов // Защита растений. – 1981. – № 9. – С. 56–58.

Локтионов, П.Д. Стафилиниды и их распределение в агробиоценозах Багаевского района Ростовской области / П.Д. Локтионов, А.В. Пономаренко // Проблемы почв. зоологии: материалы Всесоюз. совещ. –Вильнюс: [б. и.], 1975. – С. 213–214.

Лукина, М.И. Изучение биоэкологии хищных жужелиц / М.И. Лукина // Науч. тр. Всесоюз. НИИ зернобобовых и крупяных культур. – 1976. – Т. 6.– С. 156–165.

Мазаракий, В.В. Экскурсии в окрестностях С.-Петербурга весною 1900 г. / В.В. Мазаракий // Тр. Рус. энтомол. о-ва. – 1901. – Т. 35, № 1/2. – С. 40–47.

Мазаракий, В.В. Экскурсии в окрестностях С.-Петербурга весною 1902 г. / В.В. Мазаракий // Тр. Рус. энтомол. о-ва. – 1903. – Т. 36, № 1/2. – С. 114–118.

Макаренко, Г.Н. Холодостойкость *Trybliographa rapae* West. (Cynepidae) и ее хозяев – весенней и летней капустных мух / Г.Н. Макаренко // Тр. Всесоюз. НИИ защиты растений. – Вып. 31. – С. 276–288.

Макаренко, Г.Н. Биологические особенности и значение паразитов капустных и свекловичных мух в условиях Ленинградской области / Г.Н. Макаренко: автореф. дис. … канд. биол. наук. – Л., 1969. – 26 с.

Макаров, К.В. Локальная фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) как объект изучения (на примере карабидофауны Приэльтонья) / К.В. Макаров, А.В. Маталин // Виды и сообщества в экстремальных условиях: сб., посвященный 75-летию акад. Юрия Ивановича Чернова. – Москва; София: Тов-во науч. изданий КМК; Pensoft, 2009. – С. 353–374.

Максимов, В.Н. Эталон сходства: использование при сравнении состава и структуры сообществ / В.Н. Максимов, Н.А. Кузнецова. – М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2013. – 89 с.

Мармулева, Е.Ю. Биоэкологическое обоснование эффективности энтомофагов вредителей гороха в лесостепи Приобья / Е.Ю. Мармулева: автореф. дис … канд. с.-х. наук. – Новосибирск, 2004. – 20 с.

Маталин, А.В. Оценка численности и пространственного распределения жужелиц (Coleoptera: Carabidae) в природных и антропогенных условиях / А.В. Маталин, К.В. Макаров, Е.Е. Боховко // Проблемы и перспективы общей энтомологии: тез. докл. XIII съезда Рус. энтомол. о-ва (Краснодар, 9–15 сент. 2007 г.). – Краснодар: Рус. энтомол. о-во, 2007. – С. 224–225.

Маталин, А.В. Жизненные циклы жужелиц (Coleoptera: Carabidae) Западной Палеарктики / А.В. Маталин: дис. … докт. биол. наук. – М., 2011. – 549 с.

Матвеева, М.И. Жужелицы в агроценозе картофельного поля Горьковской области и их роль как потенциальных энтомофагов колорадского жука / М.И. Матвеева, Н.Н. Мамылов // Тр. Горьк. с.-х. ин-та. – 1981. – Т. 153. – С. 16–21.

Машек, А.А. Влияние видов и сортов капусты на эффективность энтомофагов весенней капустной мухи / А.А. Машек, Ю.В. Сторожков // Науч. тр. Ленингр. с.-х. ин-та. – 1978. – Т. 351. – С. 73–75.

Мершалова, А.Ф. Биологические особенности жужелиц медной и волосистой в условиях Тюменской области / А.Ф. Мершалова // Фауна и экология членистоногих Сибири. – Новосибирск: Наука, Сибирское отд-ние, 1981. – С. 72–74.

Месарович, М. Теория систем и биология. Точка зрения теоретика / М. Месарович // Теория систем и биология: пер. с англ. – М.: Мир, 1971. – С. 90–128.

Михайлов, К.Г. Каталог пауков (Arachnida, Aranei) территорий бывшего Советского Союза / К.Г. Михайлов. – М.: Зоол. музей МГУ, 1997. – 415 с.

Наумов, Н.П. Проблемы и задачи популяционной биологии / Н.П. Наумов // Развитие концепции структурных уровней в биологии. – М.: Наука, 1972. – С. 322 – 331.

Никитский, Н.Б. Насекомые – хищники короедов и их экология / Н.Б. Никитский. – М.: Наука, 1980. – 237 с.

Никитский, Н.Б. К познанию жесткокрылых насекомых (Coleoptera) Московской области / Н.Б. Никитский, В.Б. Семенов // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. – 2001. – Т. 106, вып. 4. – С. 38–48.

Нужных, С.А. Жесткокрылые-герпетобионты (Carabidae, Staphylinidae) агроценозов крестоцветных культур юга таежной зоны Западной Сибири / С.А. Нужных: автореф. дис. … канд. биол. наук. – Томск, 2004. – 19 с.

Оберт, И.С. Список жуков, найденных по сие время в Петербурге и его окрестностях / И.С. Оберт // Тр. Рус. энтомол. о-ва. – 1874. – Т. 8, № 1. – С. 108–139.

Обзор состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2012 году и прогноз развития вредных объектов в 2013 году. – М.: Россельхозцентр, 2013. – 268 с.

Овчинникова, Л.М. Особенности биологии весенней капустной мухи и новые меры борьбы с нею / Л.М. Овчинникова, Г.А. Яремко, А.С. Карпов // Докл. Тимерязев. с.-х. акад. – 1976. – Вып. 221. – С. 146–151.

Остен-Сакен, Р.Р. Очерк современного состояния энтомологической фауны окрестностей Санкт-Петербурга / Р.Р. Остен-Сакен // Журн. м-ва нар. просвещения. – 1858. – Т. 48, вып. 2. – 166 с.

Одум, Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М.: Мир, 1975. – 742 с.

Олигер, Т.И. Фауна и экология пауков Нижне-Свирского заповедника / Т.И. Олигер // Фауна и экология пауков. – Пермь: Перм. гос. ун-т, 1995. – С. 48–57.

Олигер, Т.И. Пауки юго-восточного Приладожья / Т.И. Олигер. – СПб: Изд-во С.-Петербург. гос. ун-та, 2010. – 339 с.

Оценка биоразнообразия жуков семейства жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Восточного Кавказа на основе индексов видового богатства с использованием баз данных [Электронный ресурс] / И.А. Белоусов, И.И. Кабак, Г.М. Нахибашева, Г.М. Мухтарова // Науч. журн. Кубан. гос. аграр. ун-та. – 2012. – № 9 (83). – С. 377– 401. – URL: http://ej.kubagro.ru/2012/09/pdf/28.pdf

Оценка биоразнообразия жесткокрылых семейства жужелиц (Coleoptera, Carabidae) острова Чечень в Каспийском море / И.А. Белоусов, И.И. Кабак, Г.М. Абдурахманов, Г.М. Нахибашева, Г.М. Мухтарова // Кавказ. энтомол. бюл. – 2014. – Т. 10, вып. 1. (в печати).

Пазюк, И.М. Функциональная реакция клопа *Nesidiocoris tenuis* Reut. (Heteroptera, Miridae) при питании личинками персиковой тли *Myzus persicae* Sulz. / И.М. Пазюк // 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. 199–201.

Песенко, Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 281 с.

Петрушенко, Л.А. Самодвижение материи в свете кибернетики / Л.А. Петрушенко. – М.: Наука, 1971. – 292 с.

Писаренко, В.Н. Интенсивность уничтожения личинок щелкунов различными видами хищных жужелиц / В.Н. Писаренко, Н.Ш. Выгонная // Бюл. Всесоюз. НИИ кукурузы. – 1979. – № 53, вып. 2. – С. 60–63.

Полезная фауна плодового сада: Справочник / Г.И. Дорохова [и др.]. – М.: Агропромиздат, 1989. – 320 с.

Попова, А.А. Структура и динамика комплексов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) на полях овощного севооборота в лесостепной зоне / А.А. Попова // Докл. АН СССР. – 1985 – Т. 281, № 6. – С. 1509–1511.

Попова, А.А. Структура и динамика комплексов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроценозах кормоовощного севооборота в лесостепной зоне Тамбовской области / А.А. Попова: автореф. дис. … канд. биол. наук. – М., 1986. – 16 с.

Потоцкая, В.А. Определитель личинок коротконадкрылых жуков (Staphylinidae) европейской части СССР / В.А. Потоцкая. – М.: Наука, 1967. – 120 с.

Прокофьева, Н.А. Экологические особенности и вредоносность капустных мух в лесостепной зоне Алтайского края / Н.А. Прокофьева // Селекция и агротехника овощных культур. – Барнаул: Зап.-Сиб. овоще-картоф. селекц. опыт. ст., 1982. – С. 145–153.

Пространственная экология почвенных животных / А.Д. Покаржевский, К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев, Ф.А. Савин; отв. ред. Г.В. Добровольский. – М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2007. – 176 с.

Разумов, В.П. Экологическая оценка пригодности капустных мух для их паразита / В.П. Разумов // Материалы IV науч. конф. зоологов педагог. ин-тов. – Горький: [б. и.], 1970. – С. 228–229.

Разумов, В.П. Материалы к изучению выживаемости весенней капустной мухи в эмбриональный период / В.П. Разумов // Тр. Горьк. с.-х. ин-та. – 1977. – Т.74. – С. 55–62.

Разумов, В.П. Роль почвообитающих хищных насекомых в истреблении яиц весенней капустной мухи в Горьковской области / В.П. Разумов, В.Б. Богданов // Бюл. Всесоюз. НИИ защиты растений. – 1979. – № 46. – С. 15–18.

Разумов, В.П. Биологическое обоснование критериев эффективности природных энтомофагов вредителей капусты в Волго-Вятском регионе Нечерноземной зоны РСФСР / В.П. Разумов // Биоценотическое обоснование критериев эффективности природных энтомофагов: сб науч. тр. / Всесоюз. НИИ защиты растений. – Л., 1983. – С. 55–61.

Рапопорт, А. Математические аспекты абстрактного анализа систем / А. Рапопорт // Исследования по общей теории систем: сб. переводов. – М.: Прогресс, 1969. – С. 83–105.

Реймерс, Н.Ф. Азбука природы. Микроэнциклопедия биосферы / Н.Ф. Реймерс. – М.: Знание, 1980. – 207 с.

Реймерс, Н.Ф. Системные основы природопользования / Н.Ф. Реймерс // Философские проблемы глабальной экологии. – М.: Наука, 1983. – С. 121–160.

Риклефс, Р. Основы общей экологии: пер. с англ. / Р. Риклефс. – М.: Мир, 1979. – 424 с.

Романкина, М.Ю. Пространственно-временная динамика экологической структуры населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в яблоневых садах и прилегающих агроландшафтах / М.Ю. Романкина: автореф. дис. … канд. биол. наук. – М., 1996. – 22 с.

Рябова, Е.П. Гребневая культура как тепломелиоративный прием выращивания растений / Е.П. Рябова // Вопросы агроном. физики. – Л.: Сельхозгиз, 1957. – С. 155–165.

Сапожникова, С.А. Микроклимат и местный климат / С.А. Сапожникова. – Л.: Гидрометеоиздат, 1950. – 242 с.

Сезонная динамика пространственного размещения массовых видов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроэкосистемах зоны смешанных лесов / И.И. Соболева-Докучаева, В.Б. Чернышев, В.М. Афонина, А.В. Тимохов // Зоол. журн. – 2000. – Т. 79, № 7. – С. 818–823.

Сезонная динамика размещения массовых видов стафилинид(Coleoptera, Staphylinidae) в агроэкосистемах / И.И. Соболева-Докучаева, В.Б. Чернышев, В.М. Афонина, А.В. Тимохов // Зоол. журн. – 2002. – Т. 81, № 4. – С. 451–456.

Сейфулина, Р.Р. Пауки (Arachnida, Aranei) травянистого яруса агроэкосистем Подмосковья (видовой состав, пространственное размещение и сезонная динамика) / Р.Р. Сейфулина, В.Б. Чернышев // Зоол. журн. – 2001. – Т. 80, № 10. – С. 1178–1188.

Сейфулина, Р.Р. Аранеокомплекс агроэкосистем и его пространственно-временная организация (на примере Московской области и Краснодарского края) / Р.Р. Сейфулина: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2002. – 20 с.

Сейфулина, Р.Р. Пауки (Arachnida, Aranei) в агроценозах: обзор / Р.Р. Сейфулина. – М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2003. – 52 с.

Сейфулина, Р.Р. Пауки-герпетобионты (Arachnida, Aranei) в агроэкосистемах Подмосковья (видовой состав, пространственное размещение и сезонная динамика) / Р.Р. Сейфулина // Зоол. журн. – 2005. – Т. 84, № 3. – С. 330–346.

Семенов, В.А. Большой балансовый опыт (методология и основы методики) / В.А. Семенов. – СПб: Агрофиз. НИИ, 2004. – 25 с.

Семенова, Н.Н. Проблема оптимизации применения химических средств защиты растений от вредителей / Н.Н. Семенова, Т.М. Петрова, 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. 2. – С. 114–115.

Сергеева, Т.К. Фиксация и обнаружение белков вредной черепашки (*Eurygaster integriceps*) в желудках хищных членистоногих / Т.К. Сергеева // Зоол. журн. – 1970. – Т. 49, вып. 11. – С.1715–1719.

Сергеева, Т.К. Связи жужелиц рода *Pterostichus* с кормовыми ресурсами / Т.К. Сергеева, С.Ю. Грюнталь // Зоол. журн. – 1990. – Т. 69, вып. 3. – С. 32–41.

Синицина, Н.И. Агроклиматология / Н.И. Синицина, И.А. Гольцберг, З.А. Струнников. – Л.: Гидрометеоиздат, 1973. – 344 с.

Сметанин, А.Н. Хищные жуки – жужелицы и стафилиниды заповедника «Тростянец» / А.Н. Сметанин. – Киев: Наук. думка, 1981. – 70 с.

Соболева-Докучаева, И.И. О роли массовых видов жужелиц в агробиоценозах нечерноземной полосы / И.И. Соболева-Докучаева // Проблемы почв. зоологии: материалы IV Всесоюз. овещ. (Баку, 1972). – М.: Наука, 1972. – С. 126–127.

Соболева-Докучаева, И.И. Использование серологического метода для определения роли жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агробиоценозах / И.И. Соболева-Докучаева // Журн. общ. биол. –1975а. – Т. 36, № 5. – С. 749–761.

Соболева-Докучаева, И.И. Трофические связи полевых жужелиц / И.И. Соболева-Докучаева // VIII Междунар. конгресс по защите растений: тез. докл. сов. участников. – М.: Наука, 1975б. – С. 260–261.

Соболева-Докучаева, И.И. Изучение связей жужелиц и щелкунов в биоценозах Агробиостанции «Чашниково» / И.И. Соболева-Докучаева // Биология и возделывание сельскохозяйственных культур. – М.: Моск. гос. ун-т, 1977. – Вып. 7. – С. 98–102.

Соболева-Докучаева, И.И. Фауна жужелиц агроценозов Московской области / И.И. Соболева-Докучаева // Материалы VII Всесоюз. зоогеограф. конф. – М.: Наука, 1979. – С. 225–226.

Соболева-Докучаева, И.И. Особенности формирования цепей питания в почвенном ярусе агроценозов Нечерноземья / И.И. Соболева-Докучаева // Формирование животного и микробного населения агроценозов: тез. докл. Всесоюз. совещ. (Пущино, 12–16 сент. 1982 г.). – М.: Наука, 1982. – С. 75–77.

Соболева-Докучаева, И.И. Влияние полевых культур, обработок почвы и удобрений на мезофауну дерново-подзолистой почвы / И.И. Соболева-Докучаева, Ф.И. Левин // Вестн. Моск. гос. ун-та. Биология, почвоведение. – 1971. – № 3. – С. 80–86.

Соболева-Докучаева, И.И. Некоторые итоги изучения экологии жужелиц (Coleoptera, Carabidae) полевых культур в Чехословакии за последние годы / И.И. Соболева-Докучаева, И. Лоуда // Вестн. Моск. гос. ун-та. – 1975. – № 5. – С. 12–15.

Соболева-Докучаева, И.И. Некоторые факторы, определяющие эффективность ловушек Барбера / И.И. Соболева-Докучаева, Т.А. Солдатова // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1980. – № 11. – С. 96–101.

Соболева-Докучаева, И.И. Влияние экологических условий сельскохозяйственной культуры на хищных почвенных жесткокрылых (Coleoptera, Carabidae, Staphylinidae) / И.И. Соболева-Докучаева, Т.А. Солдатова // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. – М.: Наука, 1983. – С. 120–130.

Соболева-Докучаева, И.И. Динамика видового состава и активности жужелиц (Coleoptera, Carabidae) на полях озимой пшеницы Нечерноземья / И.И. Соболева-Докучаева // Биоценоз пшеничного поля. – М.: Наука, 1986. – С. 93–102.

Солдатова, Т.А. Структура населения жужелиц пахотных земель Подмосковья / Т.А. Солдатова: автореф. дис … канд. биол. наук. – М., 1989. – 17 с.

Солодовников, И.А. Жужелицы (Coleoptera: Carabidae) Белорусского Поозерья с каталогом видов жужелиц Беларуси и сопредельных государств / И.А. Солодовников. – Витебск: Витеб. гос. ун-т им. П.М. Машерова, 2008. – 325 с.

Сорокин, Н.С. Энтомофаги колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) и их влияние на численность вредителя в Ростовской области / Н.С. Сорокин: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1977. – 25 с.

Сторожков, Ю.В. Заселенность энтомофагами пупариев капустных мух в различных условиях выращивания капусты в Ленинградской области / Ю.В. Сторожков // Биол. метод в защите растений: тез. докл. I конф. молодых ученых. – Кишинев: [б. и.], 1974. – С. 65–67.

Сторожков, Ю.В. Энтомофаги капустных мух и пути повышения их эффективности в Ленинградской области / Ю.В. Сторожков: автореф. дис. … канд. биол. наук. – Л., 1975. – 20 с.

Страдзиня, А.А. Естественные враги луковой мухи (*Hylemyia antiqua* Meig.) и луковой журчалки (*Eumerus strigatus* Fall.) / А.А Страдзиня // Фауна Латв. ССР и сопредельных территорий. – 1964. – № 4. – С. 111–113.

Страдзиня, А.А. Естественные враги свекловичной мухи (*Pegomyia hyoscyami* Panzer) / А.А Страдзиня // Изв. АН Латв. СССР. – 1966. – № 5. – С. 102–106.

Сухорученко, Г.И. Резистентность вредителей хлопчатника к пестицидам, стратегия и тактика ее преодоления / Г.И. Сухорученко: автореф. дис. … д-ра с.-х. наук. – Л., 1988. – 36 с.

Танский, В.И. Биологические основы вредоносности насекомых / В.И. Танский. – М.: Агропромиздат, 1988. – 182 с.

Танский, В.И. Биоценотический подход к интегрированной защите растений от вредных насекомых / В.И. Танский // Энтомол. обозр. – 1997. – Т. 76, вып. 2. – С. 251–264.

Тимохова, О.В. Пространственно-временное размещение жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроэкосистеме озимой пшеницы / О.В. Тимохова: автореф. дис. … канд. биол. наук. – М., 2001. – 24 с.

Тимралеев, З.А. Сравнительный анализ фауны и населения жужелиц (Coleoptera: Carabidae) лугов и агроценозов Мордовии / З.А. Тимралеев, В.А. Арюков, О.Н. Бардин // Зоол. журн. – 2002. – Т. 81, № 12. – С. 1517–1522.

Тимралеев, З.А. Фауна и экологические особенности жужелиц (Coleoptera, Carabidae) юга Нечерноземной зоны России / З.А. Тимралеев, О.Д. Бардин. – Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2004. – 72 с.

Титова, Э.В. Влияние распашки целинной степи на состав и численность в популяциях жужелиц (Carabidae) / Э.В. Титова, Т.Н. Жаворонкова // Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва. – 1965. – Т. 50. – С. 103–120.

Титова, Э.В. О продолжительности выявления антигенов жертвы в теле хищника / Э.В. Титова // Энтомол. обозр. – 1974. – Т. 53, вып. 4. – С. 726–731.

Титова, Э.В. Оценка трофической связи пауков с вредной черепашкой *Eurygaster integriceps* Put. (Heteroptera, Scutelleridae) путем использования серологического метода исследования / Э.В. Титова, Н.С. Егорова // Энтомол. обозр. – 1978. – Т. 57, вып. 2. – С. 284–289.

Титова, Э.В. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) биоценоза пшеничного поля степной зоны Северного Кавказа и оценка их трофической связи с вредной черепашкой путем использования реакции преципитации / Э.В. Титова, М.Л. Куперштейн // Энтомол. обозр. – 1976. – Т. 55, вып. 2. – С. 265–276.

Тихомирова, А.Л. Фауна стафилинид и их распределение по типам сельскохозяйственных угодий агробиостанции МГУ Чашниково Московской области / А.Л. Тихомирова // Проблемы почв. зоологии. – М.: Наука, 1966. – С. 135–137.

Тихомирова, А.Л. Некоторые сравнительные данные по экологии и поведению жуков-стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) / А.Л. Тихомирова // Зоол. журн. – 1967. – Т. 66, вып. 12. – С. 1785–1798.

Тихомирова, А.Л. Сравнительные данные по гигропреферендуму стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) / А.Л. Тихомирова // Зоол. журн. – 1968. – Т. 67, вып. 10. – С. 1498–1505.

Тихомирова, А.Л. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом фауны СССР) / А.Л. Тихомирова. – М.: Наука, 1973. – 191 с.

Тихомирова, А.Л. Фауна и экология стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Подмосковья / А.Л. Тихомирова // Почвенные беспозвоночные Московской области. – М.: Наука, 1982. – С. 201–222.

Ткаченко, А.К. Влияние антропогенных факторов на карабидофауну агроценозов и естественных экосистем лесостепной Украины / А.К. Ткаченко, В.Г. Надворный, А.А. Петрусенко // Новые проблемы зоологической науки и их отражение в вузовском преподавании: тез. докл. науч. конф. зоологов пед. ин-тов (17–19 нояб. 1979 г.). – Ставрополь: Ставроп. пед. ин-т, 1979. – Ч. 1. – С. 173–174.

Тыщенко, В.П. Определитель пауков европейской части СССР / В.П. Тыщенко. – Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1975. – 281 с. – (Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР; Вып. 105)

Украинцев, Б.С. Самоуправляемые системы и причинность / Б.С. Украинцев. – М.: Мысль, 1972. – 256 с.

Уотермен, Т. Теория систем и биология. Точка зрения биолога / Т. Уотермен // Теория систем и биология: пер. с англ. – М.: Мир, 1971. – С. 7–58.

Утробина, Н.М. Личинки жужелиц как показатели почвенных условий в полях / Н.М. Утробина // Вопросы экологии. – 1962. – Т. 7. – С. 188–189.

Утробина, Н.М. Обзор жужелиц Среднего Поволжья / Н.М. Утробина // Почвенная фауна Среднего Поволжья. – М.: Наука, 1964. – С. 93–112.

Утробина, Н.М. К познанию фауны стафилинид (Staphylinidae) полей Среднего Поволжья / Н.М. Утробина, А.Л. Тихомирова // Материалы по фауне и экологии почвообитающих беспозвоночных. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1968. – С. 116–117.

Федоренко, Д.Н. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Московской области / Д.Н. Федоренко // Насекомые Московской области. Проблемы кадастра и охраны. – М.: Наука, 1988. – С. 20–46.

Федоров, В.Д. Экология / В.Д. Федоров, Т.Г. Гильманов. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – 462 с.

Фитосанитарная дестабилизация агроэкосистем / В.А. Павлюшин, Н.А. Вилкова, Г.И. Сухорученко, Л.И. Нефедова, С.Р. Фасулати. – СПб: Родные просторы, 2013. – 184 с.

Фитосанитарные последствия антропогенной трансформации агроэкосистем / В.А. Павлюшин, Н.А. Вилкова, Г.И. Сухорученко, С.Р. Фасулати, Л.И. Нефедова // Вестн. защиты растений. – 2008. – № 3. – С. 3–26.

Флейшман, Б.С. О методах математического моделирования сложных систем / Б.С. Флейшман, П.М. Брусиловский, Г.С. Розенберг //

Системные исследования. Методологические проблемы: Ежегодник 1982. – М.: Наука, 1982. – С. 65–79.

Фридерикс, К. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии / К. Фридерикс. – Л.; М.: Гос. изд-во колх. и совх. лит-ры, 1932. – 672 с.

Хорхордин, Е.Г. Функциональная реакция хищника – гамазового клеща *Amblyseius finlandicus* на плотность паутинного клеща *Schizotetranychus pruni* / Е.Г. Хорхордин, А.М. Лосев // Зоол. журн. – 1985. – Т. 44, вып. 9. – С. 1368–1375.

Хотько, Э.И. Обзор и исследования герпетобионтных жуков в Белоруссии / Э.И. Хотько // Фауна и экология жесткокрылых Белоруссии. – Минск: Навука і тэхніка, 1991. – С. 4–37.

Чегодаева, Н.Д. Влияние полезащитных лесных полос на водно-физические свойства почвы и состав населения жужелиц прилегающих полей / Н.Д. Чегодаева, И.Ф. Каргин, В.И. Астрадамов. – Саранск: Мордов. кн. изд-во, 2005. – 125 с.

Чернов, Ю.И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа / Ю.И. Чернов // Методы почвенно-зоологических исследований.– М.: Наука, 1975.– С. 160–216.

Чернышев, В.Б. Экологическая защита растений / В.Б. Чернышев // Защита растений. – 1994. – № 8. – С. 46–47.

Чернышев, В.Б. Формирование комплекса членистоногих в агроэкосистеме / В.Б. Чернышев, В.М. Афонина // Тр. Ставроп. отд. Рус. энтомол. о-ва: материалы Междунар. науч.-практ. конф. (г. Ставрополь, 10–12 сент. 2008 г.). – Ставрополь: АГРУС, 2008. – Вып. 4. – С. 333–337.

Чернышев, В.Б. Экологическая защита растений. Членистоногие в агроэкосистеме / В.Б. Чернышев. – М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 2001. – 136 с.

Шапиро, И.Д. Иммунитет растений к вредителям и болезням / И.Д. Шапиро, Н.А. Вилкова, Э.И. Слепян. – Л.: Агропромиздат, Ленингр. отд-ние, 1986. – 192 с.

Шарков, А.В. Роль комплекса неспециализированных энтомофагов капустных мух – жужелиц и стафилинид – в Ленинградской и Новгородской областях / А.В. Шарков // Защита и охрана насекомых: тез. докл. науч. конф. «Биологические методы борьбы с вредителями сельхозкультур и леса» (21–22 мая 1981 г.). – Ереван: [б. и.], 1981. – С. 155–156.

Шаров, А.А. Жизненные системы популяций насекомых (структура, динамика, управление): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 1988а. – 45 с.

Шаров, А.А. Жизненные системы популяций насекомых (структура, динамика, управление): дис. ... д-ра биол. наук. – М., 1988б. – 519 с.

Шарова, И.Х. Особенности биотопического распределения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в зоне смешанных лесов Подмосковья / И.Х. Шарова // Фауна и экология животных. – М.: Моск. гос. пед. ин-т им. В.И. Ленина, 1971а. – Т. 465. – С. 61–86.

Шарова, И.Х. Биотопическое распределение и численность жужелиц (Carabidae) в восточной Оренбургской лесостепи / И.Х. Шарова, Л.В. Лапшин // Учен. зап. / Моск. гос. пед. ин-т им. В.И. Ленина. – 1971б. – Т. 465. – С. 87–97.

Шарова, И.Х. Жизненные формы жужелиц / И.Х. Шарова: автореф. дис. … д-ра биол. наук. – М., 1974. – 36 с.

Шарова, И.Х. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) / И.Х. Шарова. – М.: Наука, 1981. – 360 с.

Шарова, И.Х. Закономерности зональных изменений экологической структуры населения жужелиц на пахотных землях / И.Х. Шарова // IX съезд Всесоюз. энтомол. о-ва: тез. докл. (Киев, окт. 1984 г.). – Киев: Наук. думка, 1984. – Ч. 2. – С. 247–248.

Шарова, И.Х. Факторы, определяющие сезонную динамику активности жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроценозах / И.Х. Шарова // Структура и динамика популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных: межвуз. сб. науч. тр. – М.: Моск. гос. пед. ин-т им. В.И. Ленина, 1990. – Ч. 1. – С. 1–12.

Шарова, И.Х. Сезонная динамика лесных популяций жужелиц рода *Pterostichus* (Coleoptera, Carabidae) / И.Х. Шарова, М.И. Денисова // Зоол. журн. – 1997. – Т. 76, вып. 4. – С. 418–427.

Шарова, И.Х. Экологическая дифференциация массовых видов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроценозах / И.Х. Шарова, А.А. Попова, М.Ю. Романкина // Зоол. журн. – 1998. – Т. 77, вып. 12. – С. 1377–1382.

Шарова, И.Х. Влияние орошения и окружающих местообитаний на формирование населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в агроценозах полупустынной зоны Нижнего Поволжья / И.Х. Шарова, Е.В. Комаров, Т.Л. Карпова. – Волгоград: Нива, 2009. – 100 с.

Шиленков, В.Г. Методы изучения фауны и экологии жесткокрылых на примере жужелиц (Coleoptera, Carabidae) / В.Г. Шиленков. – Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1982. – 32 с.

Шилов, В.Ф. Сезонная динамика активности жуков-стафилинов (Coleoptera, Staphylinidae) в таежной зоне европейской части СССР / В.Ф. Шилов // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. Биология. – 1977. – № 15, вып. 3. – С. 31–36.

Шуровенков, Б.Г. Жужелица волосистая в комплексе с другими видами бегунов (Carabidae, Harpalinae) и их эффективность на полях / Б.Г. Шуровенков // Материалы зонального науч.-метод. совещ. работников науч.-исслед. учреждений с. х. Центр.-Черноозем. полосы (г. Белгород, 1–3 июня 1970 г.). – Воронеж: НИИСХ ЦЧП им. В.В. Докучаева, 1972. – С. 54–60.

Эйдельберг, М.М. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) плодовых садов Крыма (фауна, биология, экология) / М.М. Эйдельберг: автореф. дис. … канд. биол. наук. – Киев, 1989. – 26 с.

Яхья, М. Энтомофаги весенней капустной мухи в условиях Среднего Приднепровья / М. Яхья, Н.П. Дядечко // Исследования по энтомологии и акарологии на Украине: тез. докл. II съезда Укр. энтомол. о-ва (Ужгород, 1–3 окт. 1980 г.). – Киев: Укр. энтомол. о-во, 1980. – С. 195–196.

The agroecology of carabid beetles; ed. J.M. Holland. – Andover: Intercept, 2002. – 356 p.

Amexia, O. Agricultural policy-induced landscape changes: effects on carabid abundance and their biocontrol potential / O. Amexia, P. Kindlmann // Eur. J. Entomol. – 2008. – Vol. 105. – P. 467–476.

Andersen, A. Predation by selected carabid and staphylinid species on the aphid *Rhopalosiphum padi* in laboratory and semifield experiments / A. Andersen // Norw. J. Agr. Sci. – 1992. – Vol. 6, n° 3. – P. 265–273.

Andersen, A. Densities of overwintering carabids and staphylinids (Col., Carabidae and Staphylinidae) in cereal and grass fields and their boundaries / A. Andersen // J. Appl. Entomol. – 1997. – Vol. 121, n° 2. – P. 77–80.

Andersen, A. Plant protection in spring cereal production with reduced tillage. II. Pest and beneficial insects / A. Andersen // Crop Protection. – 1999. – Vol. 18, iss. 10. – P. 651–657.

Arthropod parasitoids and predators of the onion maggot (Diptera: Anthomyiidae) in Southwestern Ontario / A.D. Tomlin, J.J. Miller, C.R. Harris, J.H. Tolman // J. Econ. Entomol. – 1985. – Vol. 78, n° 4. – P. 975–981.

Arus, L. Carabidae as natural enemies of the raspberry beetle (*Byturus tomentosus* F.) / L. Arus, A. Kikas, A. Luik // Žemdirbystė – Agriculture. – 2012. – Vol. 99, n° 3. – P. 327–332.

Asin, L. Aphid predators in maize fields / L. Asin, X. Pons // Bull. OILB / SROP. – 1998. – Vol. 21, n° 8. – P. 163–170.

Balog, A. Farming system and habitat structure effects on rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) assembly in Central European apple and pear orchards / A. Balog, V. Marko, A. Imre // Biologia. – 2009. – Vol. 64, n° 2. – P. 343–349.

Balogh, J. Lebensgemeinschaften der Landtiere / J. Balogh. – Berlin: Ak.-Verl.; Budapest: Verl. d. Ungar. Ak. d. Wiss., 1958. – 560 S.

Barber, H.S. Traps for cave-inhabiting insects / H.S. Barber // J. Elisha Mitchell Sci. Soc. – 1931. – Vol. 46. – P. 259–266.

Basedow, Th. Der Einfluss epigäischer Raubarthropoden auf die Abundanz phytophager Insecten in der Agrarlandschaft / Th. Basedow // Pedobiologia. – 1973. – Bd. 13, H. 6. – S. 410–422.

Basedow, Th. Polyphagous predators (mainly Col., Carabidae) controlling cereal aphids (Hom., Aphididae) on winter barley during summer / Th. Basedow // Bull. WPRS / SROP. – 1989. – Vol. 22, n° 1. – P. 54–62.

Benson, J.F. Population dynamics of cabbage root fly in Canada and England / J.F. Benson // J. Appl. Ecol. – 1973. – Vol. 10, n° 2. – P. 437–446.

Bilde, T. Prey preference and egg production of the carabid beetle *Agonum dorsale* / T. Bilde, S. Toft // Entomol. Exp. Appl. – 1994. – Vol. 73, n° 2. – P. 151–156.

Bilde, T. Limited predation capacity by generalist arthropod predators on the cereal aphid, *Rhopalosiphum padi* / T. Bilde, S. Toft // Biol. Agr. Hort. – 1997. – Vol. 15. – P. 143–150.

Bilde, T. Prey consumption and fecundity of some carabid beetle *Calathus melanocephalus* on diets of three cereal aphids: high consumption of low-quality prey / T. Bilde, S. Toft // Pedobiologia. – 1999. – Vol. 43, iss. 5. – P. 422–429.

Bilde, T. The value of Collembola from agricultural soils as food for a generalist predator / T. Bilde, J. A. Axelsen, S. Toft // J. Appl. Ecol. – 2000. – Vol. 37, n° 4. – P. 672–683.

Boer, P.J. den Density dependence and stabilization of animal numbers. 1. The winter moth / P.J. den Boer // Oecologia. – 1986. – Vol. 69, n° 4. – P. 507–512.

Brust, G.E. Weed seed destruction by arthropods and rodents in low-input soybean agroecosystems / G.E. Brust, G.J House // Am. J. Alt. Agr. – 1988. – Vol. 3, n° 1. – P. 19–25.

Bryan, K.M. The responses of polyphagous predators to prey spatial heterogeneity: aggregation by carabid and staphylinid beetles to their cereal aphid prey / K.M. Bryan, S.D. Wratten // Ecol. Entomol. – 1984. – Vol. 9, n° 3. – P. 251–259.

Buckland, S.M. The effect of trophic structure and soil fertility on the assembly of plant communities: a microcosm experiment / S.M. Buckland, J.P. Grime // Oikos. – 2000. – Vol. 91, fasc. 2. – P. 336–352.

Burmeister, F. Biologie, Oekologie und Verbreitung der europäischen Käfer auf systematischer Grundlage. Bd. I: Adephaga, I. Familiengruppe: Caraboidea / F. Burmeister. – Krefeld: Hans Goecke Verl., 1939. – 307 S.

Burnett, T. Dispersal of an insect parasite over a small plot / T. Burnett // Can. Entomol. –1958. – Vol. 90, n° 5. –P. 279–283.

Carabidae and Staphylinidae (Col.) as predators of the eggs of the turnip root fly *Delia floralis* Fallen (Diptera, Anthomyiidae) in cage experiments / A. Andersen, A.G. Hansen, N. Rydland, G. Øyre // Z. angew. Entomol. – 1983. – Bd. 95, H. 5. – S. 499–506.

Cárcamo, H.A. Farming and ground beetles: effecs of agronomic practices on populations and community structure / H.A. Cárcamo, J.K. Niemelä, J.R. Spence // Can. Entomol. – 1995. –Vol. 127, n° 1. – P. 123–140.

Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 1: Archostemata – Myxophaga – Adephaga; eds. I. Löbl, A. Smetana. – Stenstup: Apollo Books, 2003. – 820 p.

Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 2: Hydrophiloidea – Histeroidea – Staphylinoidea; eds. I. Löbl, A. Smetana. – Stenstup: Apollo Books, 2004. – 942 p.

A checklist of the ground-beetles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae) / O.L. Kryzhanovskij, I.A. Belousov, I.I. Kabak, B.M. Kataev, K.V. Makarov, V.G. Schilenkov. – Sofia; Moscow: Pensoft, 1995. – 271 p.

Chiverton, P.A. Pitfall-trap catches of the Carabid beetle *Pterostichus melanarius*, in relation to gut contents and prey densities, in insecticide treated und untreated spring barley / P.A. Chiverton // Entomol. Exp. Appl. – 1984. – Vol. 36, n° 1. – P. 23–30.

Chiverton, P.A. Predator density manipulation and its effect on populations of *Rhopalosiphum padi* (Hom.: Aphidiidae) in spring barley / P.A. Chiverton // Ann. Appl. Biol. – 1986. –Vol. 109, n° 1. – P. 49–60.

Chiverton, P.A. Predation of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) by polyphagous predatory arthropods during the aphids pre-peak period in spring barley / P.A. Chiverton // Ann. Appl. Biol. – 1987. – Vol. 111, n° 2. – P. 257–269.

Chiverton, P.A. Searching behaviour and cereal aphid consumption by *Bembidion lampros* and *Pterostichus cupreus*, in relation to temperature and prey density / P.A. Chiverton // Entomol. Exp. Appl. – 1988. –Vol. 47, n° 2. – P. 173–182.

Clark, L.R. The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae) / L.R. Clark // Austr. J. Zool. – 1964. –Vol. 12, n° 3. – P. 362–380.

Coaker, T.H. The importance of some Carabidae and Staphylinidae as predators of the cabbage root fly, *Erioschia brassicae* (Bouché) / T.H. Coaker, D.A. Williams // Entomol. Exp. Appl. – 1963. – Vol. 6, n° 2. – P. 156–164.

Coaker, T.H. Further experiments on the effect of beetle predators on the number of the cabbage root fly, *Erioschia brassicae* (Bouché), attacking brassicae crops / T.H. Coaker // Ann. Appl. Biol. – 1965. –Vol. 56, n° 1. – P. 7–20.

Davies, M.J. The content of the crops of some British carabid beetles / M.J. Davies // Entomol. Monthly Mag. – 1953. – Vol. 89, n° 1. – P. 18–23.

Dempster, J.P. The control of *Pieris rapae* with DDT. I. The natural mortality of the young stages of *Pieris* / J.P. Dempster // J. Appl. Ecol. – 1967. – Vol. 4. – P. 485–500.

Dempster, J.P. The sublethal effect of DDT on the rate of feedeng by the ground-beetle *Harpalus rufipes* / J.P. Dempster // Entomol. Exp. Appl. – 1968. – Vol. 11, n° 1. – P. 51–54.

Dennis, P. The temporal and spatial distribution of arthropod predators of the aphids *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Sitobion avenae* (F.) in cereals next to field-margin habitats / P. Dennis // Norw. J. Agr. Sci. – 1991. – Vol. 5, n° 1. – P. 79–88.

Dennis, P. Field manipulation of populations of individual staphylinid species in cereals and their impact on aphid populations / P. Dennis, S.D. Wratten // Ecol. Entomol. – 1991. – Vol. 16, n° 1. – P. 17–24.

Dennis, P. Mycophagy as a factor limiting predation of aphids (Hemiptera: Aphididae) by staphylinid beetles (Coleoptera, Staphylinidae) in cereals / P. Dennis, S.D. Wratten, N.W. Sotherton // Bull. Entomol. Res. – 1991. – Vol. 81, n° 1. – P. 25–31.

Desender, K. Ecological and faunal studies on Coleoptera in agricultural land. II. Hibernation of Carabidae in agroecosystems / K. Desender // Pedobiologia. – 1982. – Bd. 23, H. 3/4. – S. 295–303.

Dinther, J.B.M. van Use of radioactive phosphorus in studying egg predation by carabids in cauliflower fields / J.B.M. van Dinther, F.T. Mensink // Meded. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent. – 1971. – Vol. 36, n° 1. – P. 283–293.

Duelli, P. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: above-ground insects / P. Duelli, M.K. Obrist, D.R Schmatz // Agr., Ecosyst. Environ. – 1999. – Vol. 74, iss. 1/3. – P. 33–64.

Dunning, R.A. Carabids in sugar beet crops and their possible role as aphid predators / R.A. Dunning, A.N. Baker, R.F.Windley // Ann. Appl. Biol. – 1975.–Vol. 80, n° 1. – P. 125–128.

East, R. Predation on the soil-dwelling stages of the winter moth at Wythem woods, Berkshire / R. East // J. Anim. Ecol. – 1974. –Vol. 47, iss. 3. – P. 611–626.

The ecology of insect populations / L.R. Clark, P.W. Geier, R.D. Hughes, R.F. Morris. – London: Methuen, 1967. – 232 p.

Edwards, C.A. Studies on polyphagous predators of cereal aphids / C.A. Edwards, K.D. Sunderland, K.S. George // J. Appl. Ecol. – 1979. – Vol. 16, n° 3. – P. 811–823.

Ekbom, B.S. Can polyphagous predators control the bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) in spring cereals? / B.S. Ekbom, S. Wiktelius, P.A. Chiverton // Entomol. Exp. Appl. – 1992. – Vol. 65, n° 3. – P. 215–223.

El Titi, A. Die Ermittlung der wirtschaftlichen Schadensschwelle für die Kleine Kohlfliege (*Erioschia brassicae* Bouché) im Blumenkohlanbau. II. Quantifizierung der Eimortalitat / A. El Titi // Z. Pflanzenkrankh. und Pflanzenschutz. – 1977. – Bd. 84, Nr. 2.– P. 78–83.

El Titi, A. Weitere Untersuchungen zur Frage der wirtschaftlichen Schadensschwelle für die Kleine Kohlfliege (*Erioschia brassicae* Bouché) im Blumenkohlanbau / A. El Titi // Z. Pflanzenkrankh. und Pflanzenschutz. – 1979. – Bd. 86, Nr. 2. – S. 65–74.

Exposure of ground dwelling spider *Oedothorax apicatus* (Blackwall) (Erygonidae) to spray and residues of deltamethrin / J.W. Evert, B. Aukema, W.C. Mullié, A. van Gemerden, A. Rottier, R. van Katz, C.A.M. van Gestel // Arch. Environ. Contam. Toxicol. – 1991. – Vol. 20. – P. 13–19.

Fedorenko, D.N. Reclassification of world Dyschiriini, with a revision of the Palearctic fauna (Coleoptera, Carabidae) / D.N. Fedorenko. – Sofia; Moscow; St. Petersburg: Pensoft, 1996. – 224 p.

Fernández-Arhex, V. The functional response of parasitoids and its implications for biological control / V. Fernández-Arhex, K. Corley // Biocontrol Sci. Technol. – 2003. – Vol 13, iss. 4. – P. 403–413.

Finch, S. Effect of beetle size on predation of cabbage root fly eggs by ground beetles / S. Finch // Entomol. Exp. Appl. – 1996. – Vol. 81, n° 2. – P. 199–206.

Finch, S. A method for the continions rearing of the cabbage root fly *Erioschia brassicae* (Bch.) and some observations on its biology / S. Finch, T.H. Coaker // Bull. Entomol. Res. – 1969. – Vol. 58, n° 3. – P. 619–627.

Forsythe, T.G. Mouthparts and feeding of certain ground beetles (Coleoptera: Carabidae) / T.G. Forsythe // Zool. J. Linn. Soc. – 1983. – Vol. 79, n° 4. – P. 319–376.

Fox, C.J.S. Some Carabidae and Staphylinidae shown to feed on a wireworm, *Agriotes sputator* (L.), by the precipitin test / C.J.S. Fox, C.R. MacLellan // Can. Entomol. – 1956. – Vol. 88, n° 5. – P. 228–231.

Frank, J.H. The insect predators of the pupal stage of the winter moth *Operophtera brumata* (L.) (Lepidoptera: Hydriomenidae) / J.H. Frank // J. Anim. Ecol. – 1967. – Vol. 36, iss. 2. – P. 375–389.

Freude, H. Die Käfer Mitteleuropas. Bd. 4 / H. Freude, K.W. Harde, G.A. Lohse. – Krefeld: Goecke & Evers Verl., 1964. – 264 S.

Freude, H. Die Käfer Mitteleuropas. Bd. 5. / H. Freude, K.W. Harde, G.A. Lohse. – Krefeld: Goecke & Evers Verl., 1974. – 381 S.

Fuldner, D. Beiträge zur Morphologie und Biologie von *Aleochara bilineata* Gyll. und *A. bipustulata* L. (Coleoptera: Staphylinidae) / D. Fuldner // Z. Morph. Ökol. Tiere. – 1960. – Bd. 49, H. 3. – S. 312–386.

Geier, P.W. Population dynamics of codling moth, *Cydia pomonella* (L.) (Tortricidae), in the Australian Capital territory / P.W. Geier // Austr. J. Zool. – 1964. –Vol. 12, n° 3. – P. 381–416.

Gongalsky, K.B. Distribution of carabid beetles in agroecosystems across spatial scales – A review / K.B. Gongalsky, F.J. Cividanes // Baltic J. Coleopterol. – 2008. – Vol. 8, n° 1. – P. 15–20.

Gravesen, E. Grass fields as reservoirs for polyphagous predators (Arthropoda) of aphids (Homoptera, Aphididae) / E. Gravesen, S. Toft // J. Appl. Entomol. – 1987. – Vol. 104, n° 5. – P. 461–473.

Griffiths, E. Foraging by the carabid *Agonum dorsale* in the field / E. Griffiths, S.D. Wratten, G.P Vickerman // Ecol. Entomol. – 1985. – Vol. 10, n° 2. – P. 181–189.

Ground-dwelling predators can affect within-field pest insect emergence in winter oilseed rape fields / J.G. Zallen, D. Moser, T. Drapela, T. Frank // BioControl. – 2009. – Vol. 54, iss. 2. – P. 247–253.

Hagley, E.A.C. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as predators of the codling moth, *Cydia pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae) / E.A.C. Hagley, W.R. Allen // Can. Entomol. – 1988. – Vol. 120, n° 10. – P. 917–925.

Hagley, E.A.C. The green apple aphid, *Aphis pomi* DeGeer (Homoptera: Aphididae), as prey of polyphagous arthropod predators in Ontario / E.A.C. Hagley, W.R. Allen // Can. Entomol. – 1990. – Vol. 122, n° 11/12. – P. 1221–1228.

Halley, J.M. A model or the spatial dynamics of linyphiid spiders in farmland / J.M. Halley, C.F.G. Thomas, P.C. Jepson // J. Appl. Ecol. – 1996. – Vol. 33, n° 3. – P. 471–492.

Hance, Th. Impact of cultivation and crop husbandry practices / Th. Hance // The agroecology of carabid beetles. – Andover: Intercept, 2002. – P. 231– 250.

Hance, Th. An ELISA technique for the study of the food of carabids / Th. Hance, L. Renier // Acta Phytopathol. Entomol. Hung. – 1987. – Vol. 22, n° 1/4. – P. 363–368.

Harwood, J.D. Monoclonal antibodies reveal the potential of tetragnathid spider *Pachygnatha degeeri* (Araneae: Tetragnathidae) as an aphid predator / J.D. Harwood, K.D. Sunderland, W.O.C. Symondson // Bull. Entomol. Res. – 2005. – Vol. 95, n° 2. – P. 161–167.

Hassell, M.P. Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids / M.P. Hassell, J.H. Lawton, J.R. Beddington //J. Anim. Ecol. – 1977. – Vol. 46, iss. 1. – P. 249–262.

Hassell, M.P. The dynamics of arthropod predator-prey systems / M.P. Hassell. – Princeton: Princeton Univ. Press, 1978. – 237 p.

Hatley, C.L. Spider community organization: seasonal variation and the role of vegetation architecture / C.L. Hatley, J.A. MacMahon // Environ. Entomol. – 1980. – Vol. 9, n° 5. – P. 632–639.

Helenius, J. Integrated control of *Rhopalosiphum padi*, and the role of epigeal predators in Finland / J. Helenius // Bull. OILB / SROP. – 1991. – Vol. 14, n° 4. – P. 123–130.

Heydemann, B. Carabiden der Kulturfelder als ökologische Indikatoren / B. Heydemann // Wanderversammlung Deut. Entomol.: Ber. über die 7 (Berlin, 8–10 Sept. 1954). – Berlin: Deut. Akad. d. Ldwwiss. zu Berlin, 1955. – S. 172–185.

Heydemann, B. Über die Bedeutung der «Formalinfallen» für die zoologische Landesforshung / B. Heydemann // Faun. Mitt. N. dtsch. – 1956. – H. 6. – S. 19–24.

Holland, J.M. Some effects of polyphagous predators on an outbreak of cereal aphid (*Sitobion avenae* F.) and orange wheat blossom midge (*Sitodiplosis mosselana* Géhin) / J.M. Holland, S.R. Thomas, A. Hewitt // Agr., Ecosyst. Environ. – 1996. – Vol. 59, n° 3. – P. 181–190.

Holland, J.M. The effects of agricultural practices on Carabidae in temperate agroecosystems / J.M. Holland, M.L. Luff // Integrated Pest Management Reviews. – 2000. – Vol. 5, n° 3. – P. 109–129.

Holland, J.M. Carabids as indicators within temperate arable farming systems: implications from SCARAB and LINK Integrated Farming Systems Projects / J.M. Holland, G.K. Frampton, P.J. Van den Brink // The agroecology of carabid beetles. – Andover: Intercept, 2002. – P. 251–277.

Holling, C.S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation / C.S. Holling // Mem. Entomol. Soc. Can. – 1965. – No. 45. – P. 5–60.

Holopainen, J.K. Gut contents of ground beetles (Col., Carabidae), and activity of these and other epigeal predators during an outbreak of *Rhopalosiphum padi* (Hom., Aphididae) / J.K. Holopainen, J. Helenius // Acta Agr. Scandinavica. Sec. B, Soil & Plant Science. – 1992. – Vol. 42, n° 1. – P. 57–61.

Honěk, A. The effect of plant cover and weather on the activity density of ground surface arthropods in a fallow field / A. Honěk // Biol. Agr. Hort. – 1997. – Vol. 15. – P. 203–210.

Honěk, A. The effect of crop density and microclimate on pitfall trap catches of Carabidae, Staphylinidae (Coleoptera), and Lycosidae (Araneae) in cereal fields / A. Honěk // Pedobiologia. – 1988.– Bd. 32, H. 3/4.– S. 233–242.

Honěk, A. Rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) in an apple orchard / A. Honěk, M. Kocian, Z. Martinkova // Plant Protect. Sci. – 2012. – Vol. 48, n° 3. – P. 116–122.

Howard, L.O. The importation into the United States of the parasites of the gipsy moth and the brown-tail moth / L.O. Howard, W.F. Fiske // Bull. Bureau Entomol. U.S. Dept. Agr. – 1911. – No. 91. – P. 1–312.

Hughes, R.D. The natural mortality of *Erioschia brassicae* (Bouché) (Diptera, Anthomyiidae) during the egg stage of the first generation / R.D. Hughes // J. Anim. Ecol. – 1959. – Vol. 28, iss. 2. – P. 343–357.

Hughes, R.D. The natural mortality of *Erioschia brassicae* (Bouché) (Diptera, Anthomyiidae): life table and their interpretation / R.D. Hughes, B. Mitchell // J. Anim. Ecol. – 1960.– Vol. 29, iss. 2. – P. 359–374.

Hůrka, K. Carabidae of the Czech and Slovak Republics / K. Hůrka. – Zlín: Kabourek, 1996. – 566 p.

Influence of beetle banks on cereal aphid predation in winter wheat / K.L. Collins, N.D. Boatman, A. Wilcox, J.M. Holland, K. Chaney // Agr., Ecosyst. Environ. – 2002. – Vol. 93, iss. 1/3. – P. 337–350.

Intraguild predation: molecular detection of carabid-spider interactions within cereal crops / J. Davey [et al.] // Proc. XXIII Intl. Congr. of Entomol.: poster presentation (Durban, 6–12 July, 2008). – Durban: ICE, 2008. – P. 2375.

Janssen, J. Observation on the carabids *Pterostichus melanarius* (Illiger) and *Platynus dorsalis* (Pontoppidan) (Col., Carabidae) as predators of cereal aphids in winter wheat / J. Janssen, R. De Clercq // Meded. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent. – 1988. – Vol. 53, n° 3. – P. 1131–1136.

Johansen, N.S. Mortality of eggs, larvae and pupae and larval dispersal of the cabbage moth, *Manestra brassicae*, in white cabbage in south-eastern Norway / N.S. Johansen // Entomol. Exp. Appl. – 1997. – Vol. 83, n° 3. – P. 347–360.

Jonasson, T. *Aleochara suffusa* and *A. bilineata* (Col.: Staphylinidae) as parasitoids of brassica root flies in northen Norway / T. Jonasson, M. Ahlström-Olsson, T.J. Johansen // Entomophaga. – 1995. – T. 40, n° 2. – P. 163–167.

Jones, M.G. The effect of some insecticides on populations of frit fly (*Oscinella frit*) and its enemies / M.G. Jones // J. Appl. Ecol. – 1965. – Vol. 2, n° 2. – P. 391–401.

Jones, M.G. The effect of weather on frit fly (*Oscinella frit* L.) and its predators / M.G. Jones // J. Appl. Ecol. – 1969. – Vol. 6. – P. 425–441.

Jones, M.G. The predators of wheat-bulb fly / M.G. Jones // Ann. Appl. Biol. – 1975. – Vol. 80, n° 1. – P. 128–130.

Jones, M.G. The carabids and staphylinids fauna of winter wheat and fallow on clay with flint soil / M.G. Jones // J. Appl. Ecol. – 1976. – Vol. 12, n° 3. – P. 775–791.

Jørgensen, H.B. Role of granivory and insectivory in the life cycle of the carabid beetle *Amara similata* / H.B. Jørgensen, S. Toft // Ecol. Entomol. – 1997. – Vol. 22, n° 1. – P. 7–15.

Kabacik-Wasylik, D. Studies on the diet of three field species of Carabidae / D. Kabacik-Wasylik // Ekol. Polska. Ser. A. – 1971. – Vol. 19, n° 3. – P. 501–508.

Kielty, J.P. Prey preferences of six species of Carabidae (Coleoptera) and one Lycosidae (Araneae) commonly found in UK arable crop fields / J.P. Kielty, L.J. Allen-Williams, N. Underwood // J. Appl. Entomol. – 1999. – Vol. 123, n° 4. – P. 193–200.

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.

Krooss, S. The effect of different farming systems on epigeic arthropods: a five-year study on the rove beetle fauna (Coleoptera: Staphylinidae) of winter wheat / S. Krooss, M. Schaefer // Agr., Ecosyst. Environ. – 1998. – Vol. 69, n° 2. – P. 121–133.

Kyneb, A. Quality of two aphid species (*Rhopalosiphum padi* and *Sitobion avenae*) as food for the generalist predator *Tachyporus hypnorum* (Col., Staphylinidae) / A. Kyneb, S. Toft // J. Appl. Entomol. – 2004. – Vol. 128, n° 9/10. – P. 658–663.

Laboratory studies of weed seed predation by carabid beetles / J. Tooley, R.J. Froud-Williams, N.D. Boatman, J.M. Holland // The BCPC conf.: proc. of an Intl. conf. (Brighton, 1999). – Farnham: British Crop Protection Council, 1999. – P. 571–572.

Larsson, S.G. Entwicklungstypen und entwicklungszeiten der dänischen Carabiden / S.G. Larsson // Entomol. medd. – 1939. – Bd. 20. – S. 274–560.

Life history comparison between two competitive *Aleochara* species in the cabbage root fly, *Delia radicum*: implications for their use in biological control / S. Fournet, J.O. Stapel, N. Kasem, J.P. Nenon, E. Brunel // Entomol. Exp. Appl. – 2000. – Vol. 96, n° 3. – P. 205–211.

Lindroth, C.H. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark / C.H. Lindroth. – Leiden; Copenhagen: Scand. Sci. Press Ltd., 1985. – P. 1–227. – (Fauna Entomol. Scand.; Vol. 15. Pt. 1)

Lindroth, C.H. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark / C.H. Lindroth. – Leiden; Copenhagen: Scand. Sci. Press Ltd., 1986. – P. 228–500. – (Fauna Entomol. Scand.; Vol. 15. Pt. 2)

Lövei, G.L. Ecology and bechavior of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) / G.L. Lövei, K.D. Sunderland // Ann. Rev. Entomol. – 1996. – Vol. 41. – P. 231–256.

Łuczak, J. Ecologycal groups of spiders of potato and rye fields / J. Łuczak // Bull. Academ. polon. sci. Ser. Sci. biol. – 1974. – Vol. 22, n° 6. – P. 377–383.

Łuczak, J. Spiders in agrocenozes / J. Łuczak // Pol. Ecol. Stud. – 1979. – Vol. 5. – P. 151–200.

Luff, M.L. Some features influencing the efficiency of pitfall traps / M.L. Luff // Oecologia. – 1975. – Vol. 19, n° 4. – P. 345-357.

Luff, M.L. Carabid assemblage organization and species composition / M.L. Luff // The agroecology of carabid beetles. – Andover: Intercept, 2002. – P. 165–214.

Luka, H. Auswirkungen verschiedener Ackerkulturen auf die Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae) / H. Luka, L. Priffner, U. Niggly // Mitt. entomol. Ges. Basel. – 2000. – Bd. 50, Nr. 1. – S. 18–38.

Madsen, M. Microcosm studies on control of aphids by generalist arthropod predators: Effect of alternative prey / M. Madsen, S. Terkildsen, S. Toft // BioControl. – 2004. – Vol. 49, iss. 5. – P. 483–504.

Malschi, D. Protection and use of entomophagous arthropods fauna in cereals / D. Malschi, D. Mustea // Romanian agr. res. – 1995. – No. 4. – P. 93–99.

Mansour, F. Functional response of the spider *Chiracanthium mildei* (Arachnida: Clubionidae) to prey density / F. Mansour, D. Rosen, A. Schulov // Entomophaga. – 1980. – T. 25, n° 3. – P. 313–316.

Mansour, F. Evaluation of Lycosid and Linyphiid spiders as predators of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera, Aphidiidae) and their functional response to prey density: laboratory experiments / F. Mansour, U. Heimbach // Entomophaga. – 1993. – T. 38, n° 1. – P. 79–87.

Martinková, Z. Consumption of fresh and buried seed by ground beetles (Coleoptera: Carabidae) / Z. Martinková, P. Saska, A. Honěk // Eur. J. Entomol. – 2006. – Vol. 103. – P. 361–364.

May, R.M. Biological populations obeying difference equations stable points, stable cycles, and chaos / R.M. May // J. Theor. Biol. – 1975. – Vol. 49, n° 2. – P. 511–524.

Menalled, F.D. Manipulating carabid beetle abundance alters prey removal rates in corn fields / F.D. Menalled, J.C. Lee, D.A. Landis // BioControl. – 1999. – Vol. 43, iss. 4. – P. 441–456.

Monsrud, C. The aggregative numerical response of polyphagous predators to aphids in cereal fields: attraction to what? / C. Monsrud, S. Toft // Ann. Appl. Biol. – 1999. – Vol. 134, n° 3. – P. 265–270.

Mukerji, M. Major factors in survival of the immature stage of *Hylemya brassicae* (Diptera, Anthomyiidae) on cabbage / M. Mukerji // Can. Entomol. – 1971. – Vol. 103, n° 5. – P. 717–728.

Murdoch, W.W. Life history patterns of some British Carabidae (Coleoptera) and their ecological significance / W.W. Murdoch // Oikos. – 1967. – Vol. 18, n° 1. – P. 25-32.

Myers, J.H. How many insect species are necessary for the biological control of insects? / J.H. Myers, C. Higgins, E. Kovacs // Environ. Entomol. – 1989. – Vol. 18, n° 4. – P. 541–547.

Nakamura, K. A model for the functional response of a predator to varying prey densities; based on the feeding ecology of wolf spiders / K.A. Nakamura // Bull. Natl. Inst. Agr. Sci. Ser. C. – 1977. – No. 31. – P. 29–89.

Nawrocka, B. Integrirowana metoda ochrony kapusty głowiastej, kalafiora i brokulow / B. Nawrocka // Ochr. rosl. – 1984. – R. 28, ć. 4. – S. 29–31.

Nilsson, P.A. Predator behaviour and prey density: evaluating density-dependent intraspecific interactions on predator functional responses / P.A. Nilsson // J. Anim. Ecol. – 2001. – Vol. 70, iss. 1. – P. 14–19.

Nunney, L. The influence of the type III (sigmoid) functional response upon the stability of predator-prey models / L. Nunney // Theor. Popul. Biol. – 1980. – Vol. 18, n° 2. – P. 257–278.

Nyffeler, M. Prey selection of spiders in the field / M. Nyffeler // J. Arachnol. – 1999. – Vol. 27. – P. 317–324.

Nyffeler, M. Spider in natural pest control: A review / M. Nyffeler, G. Benz // J. Appl. Entomol. – 1987. – Vol. 103, n° 4. – P. 321–339.

Nyffeler, M. Feedeng ecology and predatory importance of wolf spiders (*Pardosa* spp.) (Araneae, Lycosidae) in winter wheat fields / M. Nyffeler, G. Benz // J. Appl. Entomol. – 1988. – Vol. 106, n° 2. – P. 123–134.

Nyffeler, M. Insectivorous activities of spiders in United States field crops / M. Nyffeler, W.L. Sterling, D.A. Dean // J. Appl. Entom. – 1994. – Vol. 118, n° 2. – P. 113–128.

Nyffeler, M. Spiders feeding on earthworms / M. Nyffeler, H. Moor, R.F. Foelix // J. Arachnol. – 2001. – Vol. 29. – P. 119–124.

Oelbermann, K. Effects of prey type and mixed diets on survival, growth and development of a generalist predator, *Pardosa lugubris* (Araneae:

Lycosidae) / K. Oelbermann, S. Scheu // Basic Appl. Ecol. – 2002. – Vol. 3, n° 3. – P. 285–291.

Palmgren, P. Studies on the spider populations of the surroundings of the Tvärminne Zoological Station, Finland / P. Palmgren // Soc. Sci. Fenn. Comment. Biol. – 1972. – Vol. 52. – P. 1–133.

Platnick, N.I. The world spider catalog, version 10.0 / N.I. Platnick. – 2009. – Am. Mus. Natur. Hist. – URL: http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/

Prasad, R.P. Predator interference limits fly egg biological control by a guild of ground-active beetles / R.P. Prasad, W.E. Snyder // Biol. control. – 2004. – Vol. 31, n° 3. – P. 428–437.

Prey selection and baculovirus dissemination by carabid predators of Lepidoptera / S.D. Vasconcelos, T. Williams, R.S. Hails, J.S. Cory // Ecol. Entomol. – 1996. – Vol. 21, n° 1. – P. 98–104.

Prey selection and foraging behaviour by *Pterostichus cupreus* L. (Col., Carabidae) under laboratory conditions / C.A. Mundy, L.J. Allen-Williams, N. Underwood, S. Warrington // J. Appl. Entomol. – 2000. – Vol. 124, iss. 9/10. – P. 349–358.

Purvis, G. The influence of weeds and farmyard manure on the activity of Carabidae and other ground-dwelling arthropods in a sugar beet crop / G. Purvis, J.P. Curry // J. Appl. Ecol. – 1984. – Vol. 12, n° 1. – P. 271–283.

Renkonen, O. Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnishen Bruchmoore / O. Renkonen // Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. – 1938. – T. 6, n° 1. – P. 1–231.

Renkonen, O. Die Carabiden und Staphyliniden bestande eines Seeufers in SW-Finland. Ein Beitrag zur Theorie der statistischen Insectsynecologie / O. Renkonen // Ann. Entomol. Fenn. – 1944. – Bd. 10, H. 1/2. – S. 33–104.

Saska, P. Composition of weed community determines carabid assemblage: preliminary results / P. Saska // XIII European carabidologist meeting (Blagoevgrad, August 20–27, 2007). – Sofia; Moscow: Pensoft, 2007. – P. 52.

Scheller, H.V. Pitfall trapping as a basis for studying ground beetle (Carabidae) predation in spring barley / H.V. Scheller // Tidsskr. planteavl. – 1984a. – Vol. 88, n° 3. – P. 317–324.

Scheller, H.V. The role of ground beetles (Carabidae) as predators on early populations of cereal aphids in spring barley / H.V. Scheller // Z. angew. Entomol. – 1984b. – Bd. 97, H. 5. – S. 451–463.

Scherney, F. Der biologische Wirkungseffekt von Carabiden der Gattung *Carabus* auf Kartoffelkäferlarven / F. Scherney // Verhandlungen des IV Inter.

Pflanzenschutz Kongresses (Hamburg, 1957). – Braunschweig, 1959a. – S. 1035–1038.

Scherney, F. Unsere Laufkäfer: ihre Biologie und wirtschaftliche Bedeutung / F. Scherney. – Wittenberg; Lutherstadt: A. Ziemsen Verl., 1959b. – 80 S.

Scherney, F. Beiträge zur Biologie und ökonomischen Bedeutung räuberisch lebender Käferarten. Beobachtungen und Versuche zur überwinterung, Aktivität und Ernährungsweise der Laufkäfer (Carabidae). Teil III / F. Scherney // Z. angew. Entomol. – 1961. – Bd. 48, H. 2. – S. 163–175.

Schmidt, D.A. Materials and methods for rearing selected species of the subfamilies Paederinae and Staphylininae (Coleoptera, Staphylininae) / D.A. Schmidt // Coleopt. Bull. – 1999. – Vol. 53, n° 2. – P. 104–114.

Schwerdtfeger, F. Über die Ursachen des Massenwechsels der Insecten / F. Schwerdtfeger // Z. angew. Entomol. – 1941. – Bd. 28. – S. 254–303.

Siddique, A.B. Functional response of pacific damsel bug, Nabis kinbergii (Hemiptera, Nabidae) / A.B. Siddique, R.B. Chapman // Entomophaga. – 1987. – T. 32, n° 3. – P. 303–309.

Skuhravý, V. Metoda zemnich pasti / V. Skuhravý // Čas. Čs. Spol. entomol. – 1957. – R. 54, č. 1. – S. 27–40.

Skuhravý, V. Zur Anlockungsfähigkeit von Formalin für Carabiden in Bodenfallen / V. Skuhravý // Beitr. Entomol. – 1970. – Bd. 20, Nr. 3/4. – S. 371-374.

Solomon, M.E. The natural control of animal populations / M.E. Solomon // J. Anim. Ecol. – 1949. – Vol. 18, n° 1. – P. 1–35.

Solomon, M.E. Analysis of processes involved in the natural control of insects / M.E. Solomon // Advances in Ecological Research. – London; New York: Academic Press, 1964. – Vol. 2. – P. 1–58.

Solomon, M.E. Elements in the development of population dynamics / M.E. Solomon // Dynamics of populations: proc. of the advanced study institute on dynamics of numbers in populations (Oosterbeek, 1970). – Wageningen: Pudoc, 1971. – P. 29–40.

Sopp, P. Rates of consumption of cereal aphids by some polyphagous predators in the laboratory / P. Sopp, S.D. Wratten // Entomol. Exp. Appl., 1986. – Vol. 41, n° 1. – P. 69–73.

Sopp, P.I. Observations on the number of cereal aphids on the soil in relation to aphid density in winter wheat / P.I. Sopp, K.D. Sunderland, D.S. Coombes // Ann. Appl. Biol. – 1987. – Vol. 111, n° 1. – P. 53–57.

Sotherton, N.W. Predation of a chrysomelid beetle (*Gastrophysa polygoni*) in cereals by polyphagous predators / N.W. Sotherton // Ann. Appl. Biol. – 1982. – Vol. 101, n° 2. – P. 196–199.

Sotherton, N.W. The distribution and abundance of predatory arthropods overwintering on farmland / N.W. Sotherton // Ann. Appl. Biol. – 1984. – Vol. 105, n° 3. – P. 423–429.

Spatial dynamics of predation by carabid beetles on slugs / D.A. Bohan, A.C. Bohan, D.M. Glen, W.O.C. Symondson, Ch.W. Wiltshire, L. Hughes // J. Anim. Ecol. – 2000. – Vol. 69, iss. 3. – P. 367–379.

Spiders as predators of arthropod eggs / M. Nyffeler, R.G. Breene, D.A. Dean, W.L. Sterling // J. Appl. Entomol. – 1990. – Vol. 109, n° 5. – P. 490–501.

Spinnen Mitteleuropas. Bestimmungsschlüssel / W. Nentwig, A. Hänggi, A. Kropf, T. Blick. – Version 8.12. 2003. – URL: http://www.araneae.unibe.ch

A study of aphid feeding by polyphagous predators on cereal aphids using ELISA and gut dissection / K.D. Sunderland, N.E. Crook, D.L. Stacey, B.J. Fuller // J. Appl. Ecol. – 1987. – Vol. 24, n° 3. – P. 907–933.

Sundby, R.A. Surveys of parasites of *Hylemya brassicae* (Bouché) and *H. floralis* (Fallen) (Diptera, Muscidae) in Norway / R.A. Sundby, G. Taksdal // Norsk entomol. Tidsskrift. – 1969. – Vol. 16, n° 2. – P. 97–106.

Sunderland, K.D. The diet of some predatory arthropods in cereal crops / K.D. Sunderland // J. Appl. Ecol. – 1975. – Vol. 17, iss. 2. – P. 389–396.

Sunderland, K.D. The role of polyphagous predators in limiting the increase of cereal aphids in winter wheat / K.D. Sunderland, D.L. Stagey, C.A. Edwards // Bull. WPRS/ SROP. – 1980a. – Vol. 3, n° 4. – P. 85–91.

Sunderland, K.D. Aphid feeding by some polyphagous predators in relation to aphid density in cereal fields / K.D. Sunderland, G.P. Vickerman // J. Appl. Ecol. – 1980b. – Vol. 17, n° 2. – P. 389–396.

Sunderland, K.D. Field and laboratory studies on money spiders (Linyphiidae) as predators of cereal aphids / K.D. Sunderland, A.M. Frazer, A.F.G. Dixon // J. Appl. Ecol. – 1986. – Vol. 29, n° 2. – P. 367–375.

Sunderland, K.D. Effect of agricultural diversification on the abundance, distribution and pest control potential of spiders: a review / K.D. Sunderland, F. Samu // Entomol. Exp. Appl. – 2000. – Vol. 95, n° 1. – P. 1–13.

Sunderland, K.D. Invertebrate pest control by carabids / K.D. Sunderland // The agroecology of carabid beetles. – Andover: Intercept, 2002. – P. 165–214.

Symondson, W.O.C. Can generalist predators be effective biocontrol agents? / W.O.C. Symondson, K.D. Sunderland, M.H. Greenstone // Ann. Rev. Entomol. – 2002. – Vol. 47. – P. 561–594.

Szwejda, J. Wrogowie naturalni smietki kapuscianej – *Hylemya brassicae* (Bouché) (Diptera, Anthomyiidae) / J. Szwejda // Pol. pismo entomol. – 1974. – Vol. 44, n° 4. – P. 845–865.

Taboada, A. Effect of structural and chemical properties of soils on the distribution patterns of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) / A. Taboada, D.J. Kotze, E. Marcos // XIII European carabidologist meeteng (Blagoevgrad, August 20–27, 2007). – Sofia; Moscow: Pensoft, 2007. – P. 49.

Takahashi, F. Functional response to host density in a parasitic wasp, with reference to population regulation / F. Takahashi // Res. Pop. Ecol. – 1968. – Vol. 10. – P. 54–68.

Thayer, M.K. Chapter 11.7. Staphylinidae Latreille, 1802 / M.K. Thayer // Handbuch of zoology. A natural history of the phyla of the animal kingdom. Vol. IV: Arthropoda: Insecta; eds. N.P. Kristensen, R.G. Beutel / Coleoptera, beetles. Vol. 1: Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim); vol. eds. R.G. Beutel, R. A. B. Leschen. – Berlin: Walter de Gruyter GmbH & Co. KG; New York: Walter de Gruyter, Inc., 2005. – P. 296–344.

Thiele, H.-U. Carabid beetles in their environment. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour / H.-U. Thiele. – Berlin etc.: Springer-Verl., 1977. – 367 p.

Tod, M.E. Notes on beetle predators of mollusks / M.E. Tod // Entomologist. – 1973. – Vol. 106, n^{o} 1324. – P. 196–201.

Toft, S. Value of the aphid *Rhopalosiphum padi* as food for cereal spiders / S. Toft // J. Appl. Ecol. – 1995. – Vol. 32, n^{o} 3. – P. 552–560.

Toft, S. Influence of diet quality on the respiratory metabolism of a wolf spider *Pardosa prativaga* / S. Toft, S.A. Nielsen // Proc. 16th Europ. Colloq. of Arachnol. (Wyższa szkoła rolniczo-pedagogiczna, Siedlce, Poland, 1997). – Siedlce, 1997 – P. 301–307.

Toft, S. Grouth, development, and survival of a generalist predator fed single-and mixed-species diets of different quality / S. Toft, D.H. Wise // Oecologia. – 1999. – Vol. 119, iss. 2. – P. 191–197.

Toft, S. Species and age effects in the value of cereal aphids as food for a spider (Araneae) / S. Toft // Ekológia. – Bratislava, 2000 – Vol. 19, suppl. 3. – P. 273–278.

Toft, S. The quality of aphids as food for generalist predators: implications for natural control of aphids / S. Toft // Eur. J. Entomol. – 2005. – Vol. 102. – P. 371–383.

Tooley, J. Weed seed predation by carabid beetles / J. Tooley, G.E. Brust // The agroecology of carabid beetles. – Andover: Intercept, 2002. – P. 215–230.

Tuphen, R.J. *Harpalus rufipes* (Degeer) (Carabidae) on wheat ears infected with grain aphid / R.J. Tuphen, M.R. Yeomans // Plant Pathol. – 1980. – Vol. 29, n^{o} 4. – P. 202–203.

Valike, K. Some factors influencing the efficiecy of trapping two underground beetle species / K. Valike, N. Tone // Zool. Anz. – 1980. – Bd. 205, Nr. 5/6. – S. 323–332.

Vickerman, G.P. The potential of *Tachyporus* spp. (Coleoptera: Staphylinidae) as predators of cereal aphids fields / G.P. Vickerman, W. Dowie, K. Playle // Integrated crop protection in cereals. – Rotterdam: Brookfield, 1988. – P. 69–80.

Wallin, H. Spatial and temporal distribution of some abundant carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in cereal fields and adjacent habitats / H. Wallin // Pedobiologia. – 1985. – Bd. 28, H. 1. – S. 19–34.

Wallin, H. Dispersal and migration of carabid beetles inhabiting cereal fields / H. Wallin // Acta Phytopathol. Entomol. Hung. – 1987a. – Vol. 22, n° 1/4. – P. 449–453.

Wallin, H. 1987. Distribution, movements and reproduction of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) inhabiting cereal fields: thes. diss. / H. Wallin // Plant protection reports. Dissertations / Swedish Univ. Agr. Sci. – Uppsala, 1987b. – Avhandlin. 15. – 25 p.

Wallin, H. The effects of spatial distribution on the development and reproduction of *Pterostichus cupreus* L., *P. melanarius* Ill., *P. niger* Schall. and *Harpalus rufipes* DeGeer (Col., Carabidae) on arable land / H. Wallin // J. Appl. Entomol. – 1988. – Vol. 106, n° 5. – P. 483–487.

Wheater, C.P. Prey detection by some predatory Coleoptera (Carabidae and Staphylinidae) / C.P. Wheater // J. Zool. – 1989. – Vol. 218, pt. 2. – P. 171–185.

Winder, L. Assessing the cereal aphid control potential of ground beetles with a simulation model / L. Winder, N. Carter, S.D. Wratten // Proc. Brighton crop protection conf. – pests and diseases. – Thornton Heath, 1988. – Vol. 3. – P. 1155–1160.

Winder, L. Predation of the cereal aphid *Sitobion avenae* by polyphagous predators on the ground / L. Winder // Ecol. Entomol. – 1990. – Vol. 15, n° 1. – P. 105–110.

Wishart, G. Notes on beetles as predators of eggs of *Hylemya brassicae* (Bouché) (Diptera, Anthomyiidae) / G. Wishart, J.F. Doane, G.E. Maybee // Can. Entomol. – 1956. – Vol. 88, n° 11. – P. 634–639.

Wissinger, S.A. Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats: a template for biological control in annual crop systems / S.A. Wissinger // Biol. Control. – 1997. – Vol. 10, n° 1. – P. 4–15.

Wolak, M. The significance of ummanaged «island» habitats for epigeic spiders in a uniform agricultural landscape / M. Wolak // Europ. Arachnol. Proc. 20th Europ. Colloq. of Arachnol. (Szombathely, Hungary, 22–26 July, 2002). – Szombathely, 2002. – P. 327–336.

Wratten, S.D. The role of field boundaries as reservoirs of beneficial insects / S.D. Wratten // Environmental management in agriculture: European perspectives. – New York: Bellhaven Press, 1988. – P.144–150.

Wright, D.W. The effect of certain predators on the numbers of cabbage root fly (*Eryoschia brassicae* (Bouché) and on the subsequent damage caused by the pest / D.W. Wright, R.D. Hughes, J. Worral // Ann. Appl. Biol. – 1960. – Vol. 48, n^{o} 4. – P. 756–763.

Wyss, E. The impact of spiders on aphids populations in a strip-managed apple orchard / E. Wyss, U. Niggli, W. Nentwig // J. Appl. Entomol. – 1995. – Vol. 119, n^{o} 7. – P. 473–478.

Приложение 1

Аннотированный список жужелиц (Coleoptera, Carabidae) агроландшафтов Северо-Запада России

Cicindela campestris Linnaeus, 1758

На возделываемых полях встречается редко. Предпочитает как участки с травянистой растительностью, так и открытые места обитания (Крыжановский, 1965; Hůrka, 1996).

Cicindela hybrida Linnaeus, 1758

На полях Северо-Запада России вид встречается редко. В Скандинавии предпочитает обитать на торфянистых почвах (Lindroth, 1985).

Cychrus caraboides (Linnaeus, 1758.)

Отмечен нами только на заросших кустарником обочинах полей и опушках лесов. Это преимущественно лесной вид. Предпочитает лиственные леса, где обычно встречается в сырых местах и на почвах с высоким содержанием гумуса (Lindroth, 1985).

Calosoma auropunctatum (Herbst, 1784)

Один экземпляр отмечен на поле вико-овсяной смеси в д. Меньково Гатчинского района Ленинградской области (самая северная точка регистрации вида на Северо-Западе России). Также 1 экземпляр этого вида был собран в окрестностях г. Псков (Псковском р-не Псковской обл.).

Carabus cancellatus Illiger, 1798

Самый массовый в агроландшафтах вид рода. Встречается как на открытых, так в затененных местах – на полях и в лиственных лесах (Крыжановский, 1965; Hůrka, 1996).

Carabus glabratus Paykull, 1790

Отмечен на обочинах полей, около заросших кустарником канав и в лесах. Только один экземпляр обнаружен на поле пшеницы в Гатчинском районе Ленинградской области. Является преимущественно лесным видом (Lindroth, 1985).

Carabus granulatus Linnaeus, 1758

Встречается преимущественно в садах и на полях с густым травостоем. Является массовым видом только в агроландшафтах с влажной почвой. Эвритопный, гигрофильный вид. Обитает как в открытых, так и в закрытых стациях (Hůrka, 1996).

Carabus hortensis Linnaeus, 1758

Встречается в лесах и на заросших кустарником обочинах полей. По данным К. Линдрота (Lindroth, 1985), этот карабус обитает в лиственных и смешанных ласах – преимущественно в сухих местах с высоким содержанием почвенного перегноя.

Carabus nemoralis O.F. Müller, 1764

Встречается в садах, парках, лесах, на обочинах полей и на возделываемых землях с густым травостоем. Избегает чрезмерно увлажненных участков. Индикатор биотопов с сильным затенением (Heydemann, 1955).

Carabus nitens Linnaeus, 1758

На Северо-Западе России встречается довольно редко, преимущественно на лугах. Вид с дневной активностью, предпочитает открытые и влажные места (Hůrka, 1996).

Leistus ferrugineus Linnaeus, 1758

Отмечен в подстилке лесов и старых садов, а также на обочинах полей. В Фенноскандии и Дании встречается на участках с густой травянистой растительностью на умеренно сухих почвах (Lindroth, 1985).

Leistus terminatus Hellwig in Panzer, 1793

Изредка встречается в лесах и на опушках, на заросших кустарником берегах рек и обочинах полей. Преимущественно лесной вид (Lindroth, 1985), встречается в лиственных и смешанных лесах (Крыжановский, 1965).

Nebria rufescens Stroem, 1768

На Северо-Западе регистрируется в сырых лесах и старых садах (особенно на берегах рек, ручьев и каналов), где может являться одной из наиболее массовых жужелиц. По данным Д.Н. Федоренко (Федоренко, 1988), в Московской области встречается очень локально.

Notiophilus biguttatus Fabricius, 1779

Встречается в садах, парках, на заросших кустарником обочинах полей и в лесах, изредка – на берегах водоемов с густой растительностью. Эвритопный вид (Hůrka, 1996).

Notiophilus palustris (Duftschmid, 1812)

Отмечается в садах, парках, на заросших кустарником обочинах полей, в лесах. В Белоруссии встречается в подстилке лесов, единичные экземпляры – на полях (Александрович, 1991).

Elaphrus angusticollis F. Sahlberg, 1844

На обрабатываемых землях нами не зарегистрирован. Встречается на заросших травянистой растительностью берегах рек на некотором удалении от воды.

Elaphrus cupreus Duftschmid, 1812

В агроэкосистемах не отмечен. Чаще встречается на заросших травянистой растительностью берегах рек. В Скандинавии – на болотах и в лиственных лесах (Lindroth, 1985).

Elaphrus riparius (Linnaeus, 1758)

На возделываемых землях встречается редко. Обычно регистрируется по берегам пресных водоемов (Крыжановский, 1965). На Северо-Западе Европы отмечается на открытых освещаемых солнцем участках или в биотопах с редкой растительностью (Lindroth, 1985).

Loricera pilicornis (Fabricius, 1775)

На возделываемых землях предпочитает участки с густой растительностью. В Московской области встречается в основном во влажных лесах, по заболоченным, с густой растительностью берегам различных водоемов и в агроценозах (Федоренко, 1988).

Clivina fossor (Linnaeus, 1758)

На возделываемых землях относится к числу массовых видов, особенно на рыхлых почвах. Эвритопный вид. Очень обычен для открытых или слегка затененных влажных стаций – на лугах, берегах водоемов и др. (Lindroth, 1985; Hůrka, 1996).

Dyschirius globosus (Herbst, 1784)

Самый обычный в агроэкосистемах вид этого рода. Встречается у воды и вдали от нее (Крыжановский, 1965).

Dyschirius nigricornis (Motschulsky, 1844)

На возделываемых землях и в окружающих их биотопах встречается редко. В Московской области – по берегам рек на влажной глинистой почве (Федоренко, 1988).

Broscus cephalotes (Linnaeus, 1758)

Регулярно встречается на песчаных почвах возделываемых полей. По данным К. Линдрота (Lindroth, 1985), в Фенноскандии вид регулярно регистрируется на сухих открытых местах, которые часто могут быть с бедной, неплодородной почвой.

Blemus discus (Fabricius, 1792)

На возделываемых землях встречается редко, предпочитает влажные участки на берегах водоемов, где выбирает места с глинистыми почвами и густой растительностью (Lindroth, 1985).

Trechus quadristriatus (Schrank, 1781)

Нередко встречается в различных агроценозах. Этот вид предпочитает умеренно влажные и влажные стации. Индифферентен к затенению (Hůrka, 1996).

Trechus rubens (Fabricius, 1792)

На Северо-Западе России изредка встречается в садах и на влажных участках с густой растительностью. В условиях Чехии и Словакии обитает на берегах различных водоемов с суглинистой почвой (Hůrka, 1996).

Trechus secalis (Paukull, 1790)

Постоянно встречается в лесах и садах, отдельные экземпляры – на полях, занятых различными сельскохозяйственными культурами. В лесах Московской области часто доминирует среди других видов жужелиц (Федоренко, 1988).

Trechoblemus micros (Herbst, 1784)

В агроландшафтах Северо-Запада России очень редок. В Скандинавии встречается на влажных лугах. По биотопическому преферендуму близок к *Blemus discus* (Lindroth, 1985).

Asaphidion flavipes (Linnaeus, 1761)

Встречается на возделываемых полях, окружающих их естественных и полуестественных биотопах, в садах. Обычно предпочитает участки с влажными суглинистыми почвами или с супесчаными, расположенными возле воды (Lindroth, 1985).

Asaphidion pallipes (Duftschmid, 1812)

Изредка встречается на возделываемых землях и по берегам рек. Предпочитает песчаную и супесчаную почвы (Федоренко, 1988).

Bembidion argenteolum Ahrens, 1812

Обитает исключительно на песчаных берегах водоемов. Предпочитает незатененные биотопы, лишенные растительности (Hůrka, 1996).

Bembidion bruxellense Wesmael, 1835

Регулярно встречается на возделываемых землях с очень влажной почвой. В Московской области встречается по берегам водоемов, чаще – на глинистой почве (Федоренко, 1988).

Bembidion deletum Audinet-Serville, 1821

Нечасто встречается на берегах рек. Предпочитает влажные глины или глинистые почвы (Lindroth, 1985).

Bembidion dentellum Thunberg, 1787

Нами отмечался исключительно на берегах различных водоемов. Предпочитает умеренно илистые или суглинистые берега рек и стоячих вод и, как правило, затененные стации (Lindroth, 1985).

Bembidion femoratum Sturm, 1825

Систематически встречается на возделываемых землях с умеренно влажной почвой. В Средней Европе встречается по берегам водоемом с супесчаными почвами, а также в биотопах, расположенных далеко от воды (Hůrka, 1996).

Bembidion gilvipes Sturm, 1825

На участках с очень влажной почвой (как обрабатываемых, так и необрабатываемых) является массовым видом. В Скандинавских странах встречается на влажных суглинистых почвах в основном на болотах или на берегах водоемов с чистой водой (Lindroth, 1985).

Bembidion guttula (Fabricius, 1792)

На Северо-Западе России часто встречается на возделываемых землях и в окружающих биотопах; предпочитает влажные участки. В Московской области отмечен на глинистой почве по берегам разнообразных водоемов и луж (Федоренко, 1988).

Bembidion lampros (Herbst, 1784)

Довольно часто встречается на полях наряду с *Bembidion properans*, особенно на участках освещенных солнцем и с редкой растительностью. В садах за весь период наших исследований отмечен только один экземпляр этого вида. Очень эвритопен. Часто обитает даже на сухих песчаных почвах (Lindroth, 1985).

Bembidion litorale (Olivier, 1791)

Регистрируется на берегах различных водоемов. В условиях Средней Европы предпочитает сырые свободные от растительности незатененные берега и почвы от суглинистых до каменистых (Hůrka, 1996).

Bembidion properans (Stephens, 1828)

В условиях Северо-Запада России на полях с разреженной растительностью и умеренной влажностью является наиболее многочисленным и часто встречающимся представителем рода. В затененных биотопах встречается крайне редко. Никогда не встречается на сухих песчаных участках (Lindroth, 1985).

Bembidion semipunctatum (Donovan, 1806)

Обитает исключительно на берегах рек. Предпочитает глинистую или песчано-глинистую почву без растительности или с редкими растениями (Федоренко, 1988).

Bembidion tetracolum Say, 1823

Местами встречается часто: на берегах водоемов, в садах, реже на полях. В Московской области регистрируется также на болотах. Предпочитает глинистую почву, как с растительностью, так и без нее (Федоренко, 1988).

Bembidion quadrimaculatum (Linnaeus, 1761)

В агроландшафтах является наиболее массовым видом на участках, лишенных травянистой растительности. На обочинах полей, заросших разнотравьем и кустарниками, а также в садах встречаются отдельные экземпляры этого вида. Довольно эвритопен. Обитает на освещенных солнцем умеренно влажных участках с глинистой или супесчаной почвой и редкой растительностью. Часто встречается на наиболее сухих частях берегов водоемов с чистой водой (Lindroth, 1985).

Bembidion varium (Olivier, 1795)

Обитает на берегах различных водоемов. В Средней Европе этом вид регистрируется на влажных незатененных или частично затененных берегах, а также на болотах (Hůrka, 1996).

Patrobus atrorufus (Stroem, 1768)

Гигрофильный вид. В садах и среди зарослей кустарников является массовым. На полях отдельные его представители встречаются только на влажных участках среди густой растительности. По данным К. Линдрота (Lindroth, 1985), в Фенноскандии встречается во влажных лиственных лесах и вблизи водоемов.

Stomis pumicatus (Panzer, 1796)

Отдельные экземпляры вида встречаются в садах, лесах, на заросших кустарником обочинах полей. В Московской области, по данным Д.Н. Федоренко (Федоренко, 1988), – почти исключительно в лиственных лесах. В Фенноскандии регулярно регистрируется в норах («гнездах») кротов и грызунов (Lindroth, 1986).

Poecilus cupreus (Linnaeus, 1758)

В агроландшафтах Северо-Запада России является наиболее массовым представителем семейства. На заросших кустарником и разнотравьем обочинах полей, в садах и на залежных землях встречается реже. В лесной и лесостепной зонах европейской части России предпочитает задерненные почвы, обитает на лугах, полях, лесных полянах (Касандрова, 1970; Попова, 1985; Шарова, 1998).

Poecilus lepidus (Leske, 1785)

Встречается редко, почти исключительно на полях. По данным К. Линдрота (Lindroth, 1986) в Скандинавии вид отмечается среди редкой растительности на открытых, освещаемых солнцем участках.

Poecilus versicolor (Sturm, 1824)

На Северо-Западе России встречается часто на полях многолетних трав, опушках лесов и залежных землях. Вид более ксерофилен по сравнению с *Poecilus cupreus* и охотнее предпочитает участки с песчаными почвами и немногочисленными растениями (Lindroth, 1986).

Pterostichus aethiops Panzer, 1797

Изредка встречается в лесах. В Московской области предпочитает хвойные леса (Федоренко, 1988), в Фенноскандии отмечается чаще всего среди мхов и под корой как в хвойных, так и в лиственных лесах (Lindroth, 1986).

Pterostichus anthracinus Illiger, 1798

Встречается редко во влажных местах. По данным К. Гурки (Hůrka, 1996), этот вид индифферентен к затенению и в Средней Европе обитает на лугах, на заросших берегах водоемов и в затапливаемых лесах.

Pterostichus diligens (Sturm, 1824)

Встречается в лесах и на болотах. В Фенноскандии встречается по берегам рек и озер, на лугах, болотах. Отмечается как в лесах, так и на

открытых участках. Предпочитает бедные почвы с низким содержанием азота (Lindroth, 1986).

Pterostichus melanarius (Illiger, 1798)

Встречается в лесах, садах, на лугах и полях с густой растительностью и влажными почвами. В лесной и лесостепной зонах европейской части России встречается в лесах, парках, садах, а также на лугах, полях и огородах (Шарова, 1981, 1997, 1998; Душенков, 1982; Попова, 1985).

Pterostichus niger (Schaller, 1783)

Встречается в лесах, садах, на заросших разнотравьем и зарослями кустарников обочинах полей, лугах. Отдельные экземпляры этого вида можно встретить на полях с густой растительностью. Лесной вид (Крыжановский, 1965; Шарова, 1997).

Pterostichus nigrita (Paykull, 1790)

Отдельные экземпляры этого вида встречаются в агроэкосистемах Северо-Запада России на сильно увлажненных почвах. В Московской области – в сырых лесах, на болотах и по заболоченным берегам рек и озер, реже – на лугах и полях (Федоренко, 1988).

Pterostichus oblongopunctatus (Fabricius, 1787)

В агроландшафтах Северо-Запада России встречается в относительно сухих лесах, садах, на заросших кустарником обочинах полей, лишь изредка – на полях с густой растительностью. Эвритопный лесной вид (Lindroth, 1986).

Pterostichus rhaeticus Heer, 1837

Близок к *Pterostichus nigrita*. Довольно редок. Отмечен на сырых лугах и в старых заросших садах. Безразличен к затенению. В Средней Европе регистрируется на кислых и торфянистых почвах (Hůrka, 1996).

Pterostichus strenuus (Panzer, 1797)

Отдельные экземпляры встречаются на полях с влажной почвой и густой растительностью, чаще в садах. В лесах относится к числу доминирующих видов. Обитает по берегам, также во влажных лесах и на лесных болотах (Крыжановский, 1965).

Pterostichus vernalis (Panzer, 1796)

В некоторых садах относится к числу доминирующих видов. На полях встречается редко, преимущественно на участках с густой растительностью. Отмечается также в лесах и на заросших кустарником берегах водоемов.

Platynus assimilis (Paukull, 1790)

Часто встречается в садах и относительно сухих лесах, на заросших кустарником обочинах полей. Является массовым видом на заросших кустарником берегах рек. Преимущественно лесной вид, часто встречается около воды (Lindroth, 1986).

Platynus krynickii (Sperk, 1835)

Встречается редко. Стенотопный вид. Обитает в сырых, болотистых темных местах лиственных лесов, как правило, среди богатой травянистой растительности. Особи этой жужелицы чаще всего регистрируют в лесной подстилке или под корой штамбом деревьев, часто вместе с *Platynus assimilis* (Lindroth, 1986).

Anchomenus dorsalis (Pontoppidan, 1763)

На возделываемых землях и в окружающих биотопах, за исключением чрезмерно увлажненных участков, встречаются отдельные представители этого вида. В Чехии и Словакии особи этой жужелицы отмечаются в сухих и умеренно влажных биотопах: полях, степях, пастбищах, на опушках небольших лесов (Hůrka, 1996).

Agonum duftschmidi J. Schmidt, 1994

В агроландшафтах Северо-Запада России встречается очень редко и только во влажных местах. В Скандинавских странах отмечается на более или менее затененных участках глинистых или илистых берегов эвтрофных озер и прудов (Lindroth, 1986).

Agonum fuliginosum (Panzer, 1809)

Встречается довольно редко на влажных с густой растительностью участках агроландшафтов. В Московской области отмечается на болотах и по берегам, более или менее поросшим тростником и осокой (Федоренко, 1988).

Agonum muelleri (Herbst, 1784)

Представители этого вида систематически встречаются на отдельных полях, предпочитая участки с густым травостоем. В садах, на обочинах полей, в лесах и на их опушках нами не зарегистрирован. По данным Д.Н. Федоренко (Федоренко, 1988), в Московской области указанный вид также обычен в агроценозах, отмечается и на пойменных лугах. По берегам водоемов в этом регионе он встречается значительно реже.

Agonum piceum (Linnaeus, 1758)

Встречается относительно редко на полях с густой растительностью и обочинах, заросших разнотравьем и кустарниками. В Фенноскандии регистрируется по берегам озер, прудов и медленно текущих рек в основном на глинистых или илистых почвах с богатым разнотравьем (Lindroth, 1986).

Agonum sexpunctatum (Linnaeus, 1758)

Встречается на полях, особенно часто на участках, занятых многолетними травами и озимыми зерновыми, иногда также на обочинах полей, опушках лесов и заболоченных лугах. В Скандинавии является индикатором открытых, незатененных участков (Heydemann, 1955).

Oxypselaphus obscurus (Herbst, 1784)

В агроландшафтах Северо-Запада России регистрируется в сырых местах лесов, на опушках, иногда на полях с густым травостоем. В Московской области этот вил отмечается в заболоченных лесах и на болотах, реже по берегам (Федоренко, 1988).

Synuchus vivalis (Illiger, 1798)

Встречается в различных биотопах – в лесах, садах, парках, а на полях картофеля относится к числу массовых видов. В Фенноскандии – преимущественно на сухих землях открытых участков. Предпочитает песчаные или каменистые почвы (иногда встречается и на глинистой) с редким разнотравьем (Lindroth, 1986).

Calathus erratus (C.R. Sahlberg, 1827)

В агроландшафтах нами отмечался на полях и в садах. В Скандинавии предпочитает открытые участки, сухие луга и редкие леса (Lindroth, 1986). Предпочитает легкие почвы (Федоренко, 1988).

Calathus melanocephalus (Linnaeus, 1758)

Относится к числу наиболее массовых видов жужелиц на обрабатываемых землях Северо-Запада России. Встречается также в окружающих поля полуестественных и естественных биотопах – на обочинах полей и в лесах. В Скандинавии предпочитает открытые участки с относительно сухой почвой и негустой растительностью (Lindroth, 1986).

Calathus micropterus (Duftschmid, 1812)

Встречается в лесах и на заросших кустарником обочинах полей. В Московской области встречается преимущественно в хвойных лесах, где часто по численности преобладает над другими видами жужелиц (Федоренко, 1988).

Amara aenea (DeGeer, 1774)

Часто встречается на возделываемых землях. В Скандинавии живет на открытых участках на сухой почве с невысокой растительностью (Lindroth, 1986). Эвритопный вид, обитающий в открытых биотопах – полях, степях и рудеральных ценозах (Hůrka, 1996).

Amara aulica (Panzer, 1797)

Отдельные особи этого вида систематически регистрировались на возделываемых землях в различных районах. В Скандинавии чаще всего встречается на лугах с высокой растительностью (Lindroth, 1986).

Amara apricaria (Paukull, 1790)

Встречается нечасто, главным образом на возделываемых землях. В Фенноскандии – чаще на сорной растительности на полях и в садах (Lindroth, 1986).

Amara bifrons (Gyllenhal, 1810)

Встречается нечасто на открытых сухих участках, в том числе на возделываемых землях. В Московской области регистрируется часто и отмечается на городских пустырях и газонах (Федоренко, 1988).

Amara communis (Panzer, 1797)

Встречается в различных биотопах, в числе доминирующих видов регистрируется только в садах и лесах Северо-Запада России. Эвритопный вид. В Фенноскандии отмечается на открытых участках (лугах, полях) с умеренно сухими почвами. Также может обитать в светлых лесах – подо мхом и сухими листьями (Lindroth, 1986).

Amara consularis (Duftschmid, 1812)

Отдельные особи этого вида встречаются на различных полях (от чистого пара до озимых зерновых культур и многолетних трав). В Средней Европе очень обычен, где предпочитает сухие и умеренно сухие незатененные биотопы – поля и степи (Hůrka, 1996).

Amara convexiuscula (Marscham, 1802)

На Северо-Западе России встречается редко, в основном на возделываемых землях. В условиях Чехии и Словакии предпочитает незатененные рудеральные ценозы, глиняные карьеры (ямы), а также солонцеватые почвы (Hůrka, 1996).

Amara erratica (Duftschmid, 1812)

Встречается редко, на необрабатываемых землях. По данным К. Гурки (Hůrka, 1996), в Средней Европе встречается в умеренно сухих биотопах – на пастбищах, прореженных лесах и альпийских лугах. В Фенноскандии этот вид обычно отмечается на не слишком сухих моренах, заросших растениями, особенно травянистыми (Lindroth, 1986).

Amara eurynota (Panzer, 1797)

Отдельные особи этого вида ежегодно встречаются на возделываемых землях Северо-Запада. В Московской области эта жужелица нередко регистрируется на лугах и полях, реже – на городских пустырях и газонах (Федоренко, 1988).

Amara famelica Zimmermann, 1832

В агроценозах и окружающих биотопах встречается нечасто. Этот вид нечасто отмечается и в Московской области, где он обитает преимущественно на лугах, реже – на окультуренных участках (Федоренко, 1988).

Amara familiaris (Duftschmid, 1812)

Часто встречается на возделываемых землях. Эвритопный вид. Очень обычен на полях и рудеральных ценозах (Hůrka, 1996).

Amara fulva (O.F. Müller, 1776)

На полях Северо-Запада России не редок. Вид довольно ксерофилен и отмечается в основном на песчаных или супесчаных почвах. В Фенноскандии

эта жужелица обитает на сухих участках песка, часто смешанным с гравием или глиной. Часто регистрируется на песках морского побережья, на песчаных берегах рек, в песчаных карьерах и на обрабатываемых землях (Lindroth, 1986).

Amara ingenua (Duftschmid, 1812)

Вид нами отмечен только на обрабатываемых землях, где встречался нечасто. В Московской области эта жужелица обитает в основном на окультуренных землях, где довольно обычна. Известна с антропоценозов гор. Москвы (Федоренко, 1988).

Amara littorea C.G. Thomson, 1857

Встречается редко и в основном – в агроценозах. В Фенноскандии отмечен на умеренно сухих открытых участках на глинистых или глиняно-каменистых почвах. Предпочитает обрабатываемые земли (Lindroth, 1986).

Amara majuscula (Chaudoir, 1850)

Отдельные особи этого вида систематически регистрируются на возделываемых землях. В Средней Европе обитает в сухих и умеренно сухих биотопах: поймах рек, лугах, садах, солончаках, пустырях, песчаных карьерах, каменоломнях и на обочинах полей (Hůrka, 1996).

Amara nitida (Sturm, 1825)

В агроландшафтах встречается относительно нечасто. В Фенноскандии отмечался на умеренно сухих участках, обычно на глиняно-каменистых почвах с редкой растительностью (Lindroth, 1986).

Amara plebeja (Gyllenhal, 1810)

Отдельные особи этого вида встречаются на умеренно влажных участках. Имаго питаются главным образом семенами трав (Lindroth, 1986).

Amara similata (Gyllenhal, 1810)

В агроэкосистемах Северо-Запада России является самым обычным представителем рода. Этот вид связан с сорняками из семейства крестоцветных, семена которых потребляют имаго (Lindroth, 1986).

Acupalpus exiguus Dejean, 1829

Встречается довольно редко на очень влажных участках, в том числе на полях с избыточным увлажнением. В Фенноскандии встречается в болотистых, отчасти затененных местах, как правило, по берегам прудов и луж как в лесах, так и в открытых биотопах (Lindroth, 1986).

Acupalpus meridianus (Linnaeus, 1761)

Отдельные особи этого вида систематически регистрируются на полях, в садах и лесах. Менее гигрофильный вид, чем остальные представители этого рода и поэтому может встречаться далеко от воды, в том числе и в агроценозах.

Acupalpus parvulus (Sturm, 1825)

В агроландшафтах Северо-Запада России регистрируется редко. В Московской области отмечается на болотах и в наносах растительного мусора по берегам рек (Федоренко, 1988).

Anisodactylus binotatus (Fabricius, 1787)

Встречается нечасто и преимущественно на обрабатываемых полях. Эвритопный вид. В Средней Европе особи этой жужелицы обитают на лугах, заросшим берегам водоемов, полям, рудеральным биотопам (Hůrka, 1996).

Dicheirotrichus rufithorax C.R. Sahlberg, 1827

Встречается редко. В Скандинавии – в основном синантропный вид. Отмечается в основном на глинистых почвах (в Финляндии также на песчаных) с редкой рудеральной растительностью (Lindroth, 1986).

Dicheirotrichus placidus (Gyllenchal, 1827)

Один экземпляр отмечен в Новоржевском районе Псковской области на поле под растительными остатками. В Московской области встречается нечасто, в открытых стациях и на почвах с богатой органикой (Федоренко, 1988).

Bradycellus caucasicus (Chaudoir, 1846)

Один экземпляр отмечен в Киришском районе Ленинградской области на поле чистого пара. В Скандинавии обитает в открытых биотопах на песчаных, каменистых и торфянистых почвах (Lindroth, 1986).

Harpalus affinis (Schrank, 1781)

Один из самых обычных видов на полях, лугах, залежных землях, в садах Северо-Запада России. Один из самых эвритопных видов рода. Встречается в разных открытых биотопах, особенно на песчаной почве с различной травянистой растительностью (Lindroth, 1986).

Harpalus distinguendus (Duftschmid, 1812)

На Северо-Западе России встречается редко, на открытых прогреваемых участках, в том числе на обрабатываемых полях. В Скандинавии регистрируется на сухих, солнечной экспозиции участках, особенно на супесях или каменистых почвах (Lindroth, 1986).

Harpalus laevipes Zetterstedt, 1828

Встречается редко на сухих прогреваемых участках, в том числе на полях. Чаще всего регистрируется в лесах, но иногда и в открытых биотопах, под кустарниками, на опушках лесов и на лугах с высоким разнотравьем (Lindroth, 1986).

Harpalus latus (Linnaeus, 1758)

Встречается в лесах, на заросших кустарником и разнотравьем обочинах полей и в садах, где может относиться к числу доминирующих

видов. Один экземпляр указанного вида отмечен на поле озимой ржи в окр. г. Пушкин.

Harpalus luteicornis (Duftschmid, 1812)

В агроландшафтах встречается не часто. Предпочитает незатененные или частично затененные биотопы, от умеренно влажных до сухих: луга, высокие заросшие берега водоемов, лиственные леса (Lindroth, 1986; Hůrka, 1996).

Harpalus rubripes (Duftschmid, 1812)

Встречается в агроландшафтах Северо-Запада не часто. В Московской области отмечен на лугах и полях (Федоренко, 1988).

Harpalus rufipes (DeGeer)

Встречается повсеместно на открытых участках (Lindroth, 1985). В агроландшафтах Северо-Запада России является одним из наиболее массовых и часто встречающихся видов жужелиц.

Harpalus smaragdinus (Duftschmid, 1812)

В условиях Северо-Запада России встречается редко на сухих прогреваемых участках. Ксерофил. Отмечен для сухих и очень сухих незатененных биотопов (степей, полей), чаще всего на песчаной почве (Lindroth, 1986; Hůrka, 1996).

Harpalus tardus (Panzer, 1797)

Встречается нечасто на сухих прогреваемых участках, в том числе на полях. Ксерофил. В Фенноскандии обитает в открытых биотопах (при большей или меньшей густоте растений) и на песчаных почвах. Иногда регистрируется и на глинистых почвах. Отмечен для пустошей на песчаных почвах и обрабатываемых землях (Lindroth, 1986).

Ophonus laticollis Mannerheim, 1825

Встречается нечасто на полях, обочинах и в старых заброшенных садах. Термофильный вид, живущий на умеренно сухих, особенно на каменистых и известковых почвах, часто богатых перегноем (Lindroth, 1986).

Ophonus rufibarbis (Fabricius, 1792)

Встречаются только отдельные экземпляры на полях и в окружающих биотопах. Менее ксерофильный *Ophonus*, обитающий в более или менее затененных биотопах. Предпочитает не слишком сухие почвы, особенно глинистые и богатые гумусом. Достаточно эвритопен. Регистрируется на лугах, в парках, садах, на пахотных землях, в редколесье (Lindroth, 1986).

Badister bullatus (Schrank, 1798)

Встречаются отдельные экземпляры в садах, среди зарослей кустарников и разнотравья. Более или менее эвритопен. Встречается как по берегам водоемов, так и вдали от них – в основном во влажных местах (Федоренко, 1988).

Badister lacertosus Sturm, 1815

Встречается редко, нами отмечен на заросших кустарником обочинах полей. В Средней Европе обитает на заросших берегах водоемов, болотах, сырых лугах (Hůrka, 1996).

Chlaenius nigricornis (Fabricius, 1787)

Встречается редко на очень влажных участках. В Московской области обитает на болотах и на заболоченных берегах водоемов, иногда в наносах растительного мусора (Федоренко, 1988).

Chlaenius nitidulus (Schrank, 1781)

Встречается редко, преимущественно на обочинах полей. Предпочитает влажные и, как правило, биотопы солнечной экспозиции и глиняной почвой (Lindroth, 1986).

Chlaenius vestitus (Paukull, 1790)

Встречается редко на очень влажных участках. В Московской области отмечен по берегам рек на песчано-галечниковых и каменистых отмелях (Федоренко, 1988).

Oodes helopioides (Fabricius, 1792)

В агроэкосистемах встречаются отдельные экземпляры на очень влажных участках. Отмечен на болотах и заболоченных лугах (Александрович, 1991), по берегам озер и рек (Lindroth, 1986).

Panagaeus cruxmajor (Linnaeus, 1758)

Встречается нечасто во влажных частях садов и на заросших кустарником обочинах полей. Гигрофильный вид. В Фенноскандии обитает вблизи озер и медленно текущих рек, а также на сырых лугах. Предпочитает мягкую глинистую почву с богатой растительностью (Lindroth, 1986).

Lebia chlorocephala (J.J.Hoffman, Koch, P. Müller et Linz, 1803)

В агроландшафтах встречается редко. В Фенноскандии предпочитает открытые биотопы на глинистых почвах: луга, пастбища, лесные поляны (Lindroth, 1986).

Lebia cruxminor (Linnaeus, 1758)

Встречается редко. В Фенноскандии: на лугах с богатой растительностью (на более или менее сухих каменистых почвах), на опушках лесов, на полянах (Lindroth, 1986).

Dromius fenestratus (Fabricius, 1794)

Отмечен в садах. Встречается преимущественно на деревьях (Крыжановский, 1965).

Philorhizus sigma (P. Rossi, 1790)

Встречается не часто. В Московской области в основнов по берегам рек в наносах растительного мусора (Федоренко, 1988).

Syntomus foveatus Fourcroy, 1785

Встречается редко. Ксерофил. Преимущественно на песчаной почве (Федоренко, 1988).

Syntomus truncatellus (Linnaeus, 1761)

Встречается довольно редко. Эвритопен. В подстилке, в наносах растительного мусора по берегам рек, а также на обнаженной влажной почве (Федоренко, 1988).

Microlestes minutulus (Goeze, 1777)

Встречается нечасто. Эвритопен. Безразличен к затенению. В Чехии и Словакии отмечается в степях и лесах.

Cymindis macularis Mannerheim in Fischer von Waldheim, 1824

Редок. Встречается на сухих участках с негустой растительностью (Lindroth, 1985).

Приложение 2

Аннотированный список стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) агроландшафтов Северо-Запада России

Megarthrus denticollis (Beck, 1817)

Изредка встречается на полях многолетних трав и заболоченных лугах.

Omalium caesum Gravenhorst, 1806

В агроландшафтах Ленинградской области встречается нечасто на обочинах полей, среди зарослей кустарников на опушках лесов и по берегам водоемов, отдельные экземпляры – на полях многолетних трав и в садах. В Московской области встречается повсеместно, предпочитает влажные леса (Тихомирова, 1982).

Anthobium atrocephalum (Gyllenhal, 1827)

Встречается редко на заболоченных лугах и сильно увлажненных полях многолетних трав, один экземпляр отмечен в Чудовском районе Новгородской области в молодом саду с залуженными междурядьями.

Olophrum assimile (Paykull, 1800)

Местами, особенно в садах, встречается часто.

Arpedium quadrum (Gravenhorst, 1806)

Систематически встречаются отдельные экземпляры как на полях, так и в окружающих биотопах.

Deliphrum tectum (Paykull, 1789)

Изредка встречается в садах.

Eucnecosum brachypterum (Gravenhorst, 1802)

Изредка встречается на заболоченных лугах.

Acidota crenata (Fabricius, 1792)

В Ленинградской области отдельные особи этого вида встречаются в лесах и на полях озимых зерновых культур. В Московской области предпочитает леса и болота с кислой реакцией гумуса (Тихомирова, 1982).

Anthophagus angusticollis Mannerheim, 1830

Единственный экземпляр обнаружен на опушке леса в Гатчинском районе Ленинградской области.

Anthophagus caraboides Linnaeus, 1758

Встречается редко.

Anotylus nitidulus (Gravenhorst, 1802)

В агроландшафтах Северо-Запада России систематически встречаются отдельные представители этого вида. В Московской области отмечались скопления этих жуков на полях в кучах гниющих растительных остатков (Тихомирова, 1982).

Anotylus rugosus (Fabricius, 1775)

Один из самых обычных для обрабатываемых земель видов. В окружающих эти земли естественных и полуестественных биотопах встречается реже.

Bledius gallicus (Gravenhorst, 1806)

Встречается редко.

Stenus biguttatus (Linnaeus, 1758)

Часто встречается только на сильно увлажненных почвах. В Московской области встречается повсеместно на илистых берегах водоемов (Тихомирова, 1982).

Stenus bimaculatus Gyllenhal, 1810

Встречается редко.

Stenus brunipes Stephens, 1833

В агроландшафтах Ленинградской области редок. В Московской области встречается на берегах водоемов (Тихомирова, 1982).

Stenus boops Ljungh, 1810

Встречается на берегах рек.

Stenus canaliculatus Gyllenhal, 1827

В Ленинградской области на полях встречается редко. В Московской области обычен на открытых сырых местах с разреженной травянистой растительностью (Тихомирова, 1982).

Stenus clavicornis (Scopoli, 1763)

В агроэкосистемах Северо-Запада встречается нечасто. В Московской области встречается повсеместно на лугах, в светлых березовых лесах, иногда и на полях (Тихомирова, 1982).

Stenus comma Leconte, 1863

В Ленинградской области часто встречается только в агроэкосистемах на сильно увлажненных почвах. В Московской области встречается повсеместно на открытых берегах водоемов и безлесных участках с разреженной травянистой растительностью (Тихомирова, 1982).

Stenus flavipes Stephens, 1833

Встречается редко.

Stenus fulvicornis Stephens, 1833

Встречается редко.

Stenus juno (Paukull, 1789)

Встречается редко.

Stenus kolbei Gerhardt, 1893

Единственный экземпляр обнаружен на обочине поля в Гатчинском районе Ленинградской области.

Stenus morio Gravenhorst, 1806

Встречается редко.

Stenus nanus Stephens, 1833

Встречается редко.

Stenus pusillus Stephens, 1832

В агроэкосистемах Северо-Запада редок. В Московской области встречается по берегам открытых водоемов (Тихомирова, 1982).

Stenus similis (Herbst, 1784)

В агроэкосистемах Северо-Запада редок. В Московской области встречается на берегах водоемов, среди травянистой растительности и на ней (Тихомирова, 1982).

Paederus fuscipes Curtis, 1826

Отмечен только на поле картофеля в Киришском районе Ленинградской области.

Rugilus erichsoni (Fauvel, 1867)

Встречается на заболоченных лугах, полях многолетних трав, на обочинах среди разнотравья.

Rugilus orbiculatus (Paykull, 1789)

Встречается редко.

Rugilus rufipes Germar, 1863

Преимущественно лесной вид. В агроэкосистемах встречается среди разнотравья.

Rugilus scutellatus (Motschulsky, 1858)

Один экземпляр отмечен на сильно переувлажненном поле в Тосненском районе Ленинградской области. В Московской области встречается у воды (Тихомирова, 1982).

Astenus gracilis (Paykull, 1789)

Единственный экземпляр отмечен на приусадебном участке в Чудовском районе Новгородской области.

Lathrobium brunnipes (Fabricius, 1792)

Встречается нечасто. В Московской области в лесах встречается повсеместно (Тихомирова, 1982).

Lathrobium fulvipenne Gravenhorst, 1806

На полях встречается чаще других представителей этого рода. В Московской области охотно заселяет возделанные поля и другие антропогенные ландшафты, а в лесах немногочислен (Тихомирова, 1982).

Lathrobium longulum Gravenhorst, 1802

Встречается редко в зарослях трав. В Московской области охотно заселяет возделанные поля благодаря обитанию в глубоких почвенных скважинах (Тихомирова, 1982).

Lathrobium quadratum (Paykull, 1789)

Встречается редко.

Lathrobium volgense Hochhuth, 1851

Встречается нечасто. В Московской области обычен повсюду, особенно в лесах (Тихомирова, 1982).

Ochthephilum fracticorne (Paykull, 1800)

Встречается нечасто, главным образом на лугах и полях многолетних трав.

Gyrohypnus angustatus Stephens, 1833

Встречается повсеметно, но редко относится к числу доминирующих видов. В Московской области этот вид обычен на возделанных полях (Тихомирова, 1982).

Gyrohypnus punctulatus (Paykull, 1789)

Изредка встречается на опушках лесов и обочинах полей.

Xantholinus laevigatus Jacobsen, 1847

Отдельные представители этого вида встречаются на обочинах полей, заросших разнотравьем и зарослями кустарников.

Xantholinus tricolor (Fabricius, 1787)

На Северо-Западе отдельные представители этого вида встречаются во всех типах агроэкосистем и в окружающих их биотопах. В Московской области заселяет почти все естественные ценозы, этот вид многочислен от луга до дубравы, но в культурные ландшафты выходит неохотно (Тихомирова, 1982).

Othius myrmecophilus Kiesenwetter,1848

Изредка встречается на опушках лесов и обочинах полей.

Othius punctatulus (Goeze, 1777)

Изредка встречается в лесах, на опушках и обочинах полей.

Gabrius breviventer Sperk, 1835

Изредка встречается на сильно увлажненных полях.

Gabrius osseticus (Kolenati, 1846)

Отдельные представители этого вида встречаются на полях, лугах, в садах и лесах.

Gabrius subnigritulus (Reitter, 1909)

Встречается редко.

Philonthus atratus (Gravenhorst, 1802)

Встречается нечасто.

Philonthus carbonarius (Gravenhorst, 1802)

В Ленинградской области в агроландшафтах встречается повсеместно.

Philonthus cognatus Stephens, 1832

В Ленинградской области встречается повсеместно, на возделываемых землях предпочитает участки с густой растительностью, на которых является одним из самых массовых видов стафилинид.

Philonthus concinnus (Gravenhorst, 1802)

В Ленинградской области встречается нечасто на различных полях и окружающих их территориях. В Московской области является одним из характернейших видов культурных ландшафтов (Тихомирова, 1982).

Philonthus cruentatus (Gmelin, 1890)

В Ленинградской области встречается в парках и на полях с густой растительностью. Особи этого вида отмечены на вытекающем соке деревьев. В Московской области этот вид отмечен в навозе (Тихомирова, 1982).

Philonthus decorus (Gravenhorst, 1802)

В Ленинградской области встречается в лесах, садах и на заросших кустарником обочинах полей, очень редко – на полях многолетних трав. В Подмосковье является обычным лесным видом (Тихомирова, 1982).

Philonthus ebeninus (Gravenhorst, 1802)

Единственный экземпляр собран в 1948 году Т.Г. Григорьевой в Киришском районе Ленинградской области в окр. д. Романова Гора.

Philonthus laminatus (Creutz, 1799)

Встречается нечасто, главным образом в густом травостое. В Московской области встречается в лесной подстилке (Тихомирова, 1982).

Philonthus laevicollis (Lacordaire, 1835)

Отмечен в садах Кировского района Ленинградской области (Гусева и др., 2010).

Philonthus mannerheimi Fauvel, 1868

Встречается нечасто, среди разнотравья и зарослей кустарников на обочинах полей и опушках лесов.

Philonthus succicola C.G. Thomson.

Встречается нечасто на участках с густой растительностью, на полях и среди разнотравья.

Philonthus rotundicollis (Ménétries, 1832)

В отдельные годы в массе встречается на полях с густым травостоем.

Philonthus rubripennis Stephens, 1832

Встречается редко.

Philonthus quisquiliarius (Gyllenhal, 1810)

Единственный экземпляр собран в 2008 году Т.Н. Жаворонковой в саду в Кировском районе Лениградской области.

Rabigus tenuis (Fabricius, 1792)

Отмечен только в Киришском районе Ленинградской области на огрехах полей.

Ontholestes murinus (Linnaeus, 1758)

Встречается нечасто, около падали. В Московской области обычно встречается в навозе (Тихомирова, 1982).

Ontholestes tesselatus (Geoffroy, 1785)

Изредка встречается на полях многолетних трав. В Московской области этот вид обычен, но немногочислен, встречается в навозе (Тихомирова, 1982).

Platydracus latebricola (Gravenhorst, 1806)

Изредка встречается в лесах и садах.

Staphylinus caesareus Cederhjelm, 1798

На Северо-Западе России чаще встречается в лесах, на опушках, обочинах полей и в садах. Отдельные экземпляры неоднократно отмечались на полях с густой растительностью.

Staphylinus erythropterus Linnaeus, 1758

Встречается в лесах, на обочинах полей, в садах и на полях, занятых многолетними травами. На обочинах полей встречается значительно чаще, чем *S. caesareus.*

Staphylinus pubescens DeGeer, 1874

Встречается редко. В Московской области отмечены редкие групповые находки в навозе (Тихомирова, 1982).

Tasgius melanarius (Heer, 1839)

Изредка встречается в садах.

Tasgius morsitans Rossi, 1790

Встречается редко.

Ocypus brunnipes (Fabricius, 1781)

Отмечен только в садах.

Ocypus compressus Marscham, 1802

Отмечен только в садах.

Ocypus nitens (Schrank, 1781)

Изредка встречается в садах.

Pseudocypus fuscatus Gravenhorst, 1802

Нередко встречается на лугах, обочинах и полях с густой растительностью.

Euryporus picipes (Paukull, 1800)

Встречается очень редко на заболоченных лугах в Тосненском районе Ленинградской области.

Quedius curtipennis Bernhauer, 1908

В Ленинградской области встречается в садах и на участках, занятых разнотравьем и зарослями кустарников. В Московской области встречается преимущественно в лесах (Тихомирова, 1982).

Quedius fulvicollis (Stephens, 1833)

Встречается очень редко на полях многолетних трав с густым травостоем.

Quedius fuliginosus (Gravenhorst, 1802)

В условиях Ленинградской области изредка встречается в садах. В Московской области этот вид обычен во влажных биотопах (Тихомирова, 1982).

Quedius molochinus (Gravenhorst, 1806)

В условиях Ленинградской области отдельные представители встречались на заболоченных лугах, опушках леса и полях многолетних трав. В Московской области встречается повсеместно (Тихомирова, 1982).

Mycetoporus bimaculatus Lacordaire in Boisduval et Lacordaire, 1835

Встречается редко.

Mycetoporus glaber Sperk, 1835

Встречается редко.

Mycetoporus lepidus Gravenhorst, 1806

Встречается редко.

Lordithon lunulatus Linnaeus, 1761

Встречается на опушках лесов, заболоченных лугах, а во влажные годы и на полях озимых зерновых культур в период наибольшего развития биомассы культурных растений.

Lordithon thoracicus (Fabricius, 1781)

Встречается редко на полях многолетних трав. В Московской области встречается в грибах, иногда в массе (Тихомирова, 1982).

Bolitobius formosus (Gravenhorst, 1806)

В условиях Ленинградской области отдельные представители этого вида систематически встречаются на полях с густым травостоем. Сравнительно мало влаголюбивый лесной вид (Тихомирова, 1982).

Ischnosoma splendida (Gravenhorst, 1806)

В Ленинградской области в агроландшафтах встречается на заболоченных лугах, заросших кустарником обочинах полей и опушках лесов. В Московской области этот вид многочислен в лесах с кислой слабогумусной подстилкой (Тихомирова, 1982).

Sepedophilus marschami (Stephens, 1832)

Встречается чаще других представителей рода на заросших кустарником обочинах полей, опушках лесов, в садах и только отдельные экземпляры – на полях с густой травянистой растительностью.

Sepedophilus immaculatus (Stephens, 1832)

Встречается нечасто среди разнотравья, на полях очень редок.

Sepedophilus pedicularius (Gravenchost, 1802)

Изредка встречается на обочинах полей, отдельные экземпляры встречаются на полях с густым травостоем.

Lamprinodes saginatus (Gravenhorst, 1806)

Единственный экземпляр отмечен на садовом участке в Чудовском районе Новгородской области.

Tachinus corticinus Gravenhorst, 1802

Встречается на полях пропашных, зерновых культур и многолетних трав, а также на заболоченных лугах, в садах и на заросших кустарником обочинах полей.

Tachinus laticollis Gravenhorst, 1802

Изредка встречается среди зарослей кустарников на опушках лесов и в садах. В Московской области обычен и многочислен во всех более влажных местообитаниях (Тихомирова, 1982).

Tachinus marginellus (Fabricius, 1781)

В агроэкосистемах Северо-Запада представители этого вида изредка встречаются в садах и на заросших кустарником обочинах полей. В Московской области этот вид характерен для липняков и ельников, где иногда встречается в массе (Тихомирова, 1982).

Tachinus proximus Kraatz, 1855

В агроэкосистемах Северо-Запада отдельные представители этого вида отмечены в садах. В Московской области этот вид встречается преимущественно в грибах (Тихомирова, 1982).

Tachinus signatus (Gravenhorst, 1802)

Наиболее часто встречается на полях многолетних трав, в садах и на обочинах полей. В Московской области отмечались большие скопления этих жуков на полях под кучами гниющих растительных остатков (Тихомирова, 1982).

Tachyporus atriceps Stephens, 1832

Встречается нечасто на полях пропашных культур и многолетних трав.

Tachyporus chrysomelinus (Linnaeus, 1758)

Самый обычный представитель рода. Часто встречается на открытых участках с травянистой растительностью, в том числе на засоренных полях и в садах.

Tachyporus dispar (Paykull, 1789)

По морфологическим признакам сходен с *T. chrysomelinus*, что вызывает большие трудности при изучении особенностей экологии этого вида.

Tachyporus formosus Matthews, 1838

Единственный экземпляр отмечен на приусадебном участке в Чудовском районе Новгородской области.

Tachyporus hypnorum (Fabricius, 1775)

Часто встречается на открытых участках с травянистой растительностью, в том числе на засоренных полях.

Tachyporus nitidulus (Fabricius, 1771)

В различных агроэкосистемах встречаются отдельные представители этого вида. В условиях Московской области избегает влажных местообитаний (Тихомирова, 1982).

Tachyporus obtusus (Linnaeus, 1767)

Встречается редко.

Tachyporus pusillus Gravenchost, 1806

Встречается редко.

Tachyporus transversalis Gravenchost, 1806

Встречается редко.

Cordalia obscura (Gravenchost, 1802)

Изредка встречается в садах.

Falagria caesa Erichson, 1837

Встречается редко на открытых участках с рыхлой почвой.

Falagria nigra (Gravenchost, 1802)

Изредка встречается в садах.

Drusilla canaliculata (Fabricius, 1787)

В массе встречается в лесах, на опушках и обочинах полей, заросших разнотравьем и зарослями кустарников. Отдельные представители отмечены на полях. В Московской области этот вид встречается во влажных лесах с мягким гумусом, чаще ассоциирован с муравьями рода *Myrmica*, хотя не является собственно мирмекофилом (Тихомирова, 1982).

Zyras cognatus (Märkel, 1842)

В условиях Ленинградской области встречается в лесах, на опушках и на участках, занятых разнотравьем и зарослями кустарников. Известен как мирмекофил (Тихомирова, 1982).

Zyras humeralis Gravenhorst, 1802

Встречается редко на опушках лесов.

Ocalea badia Erichson, 1837

Встречается на опушках и на участках, заросших разнотравьем и зарослями кустарников.

Oxypoda abdonimalis (Mannerheim, 1830)

Изредка встречается на опушках лесов и заросших кустарником обочинах полей.

Oxypoda alternans Gravenhorst, 1802

Встречается редко.

Oxypoda exoleta (Erichson, 1839)

Встречается на различных участках агроландшафтов от полей пропашных культур до садов и затененных участков на опушках лесов, предпочитает рыхлые почвы.

Oxypoda haemorrhoa (Mannerheim, 1830)

Встречается редко на полях пропашных культур с рыхлой почвой.

Oxypoda lividipennis Mannerheim, 1830

Встречается редко на полях пропашных культур с рыхлой почвой.

Autalia rivularis (Gravenhorst, 1802)

Единственный экземпляр отмечен на приусадебном участке в окр. г. Чудово Новгородской области.

Parocyusa rubicunda Erichson, 1837

Встречается очень редко.

Amischa analis (Gravenchost, 1802)

Встречается главным образом на открытых участках с рыхлой почвой.

Amischa bifoveolata (Mannerheim, 1830)

Встречается редко.

Amischa decipiens (Sharp, 1869)

Встречается редко.

Amischa nigrofusca (Stephens, 1832)

Встречается локально, только на полях с рыхлой почвой.

Aloconota gregaria (Erichson, 1839)

В условиях Северо-Запада России на рыхлых, богатых гумусом, хорошо окультуренных и легких по механическому составу почвах на полях пропашных и яровых зерновых культур является самым многочисленным многоядным хищником, активно уничтожающим на поверхности почвы мелких вредителей. Отмечалась частая встречаемость особей этого вида среди высохших органических веществ животного происхождения (Freude et al, 1974).

Atheta atramentaria (Gyllenhal, 1810)

Встречается редко.

Atheta britteni Joy, 1913

Отмечен только один экземпляр в Новгородской области в окр. г Чудово на приусадебном участке.

Atheta laticollis (Stephens, 1832)

Встречается нечасто на различных участках агроэкосистем от полей пропашных культур до садов.

Atheta sodalis (Erichson, 1837)

Отмечен только в Тосненском районе Ленинградской области на опушке соснового леса.

Acrotona aterrima (Gravenchost, 1802)

Встречается локально, только на полях с рыхлой почвой.

Acrotona fungi (Gravenchost, 1806)

Встречается повсеместно на различных участках агроландшафтов от чистого пара до садов и затененных участков на опушках лесов, однако предпочитает рыхлые почвы.

Acrotona orphana (Erichson, 1837)

Встречается редко.

Acrotona pygmaea (Gravenchost, 1802)

Встречается редко.

Dinaraea angustula (Gyllenhal, 1810)

На открытых участках с рыхлой почвой является одним из самых многочисленных представителей семейства.

Geostiba circellaris (Gravenchost, 1806)

Изредка встречается на обочинах полей и в садах, на полях отмечен только на сильно увлажненных участках.

Aleochara bilineata (Gyllenhal, 1810)

Местами на полях встречается очень часто. Является копрофилом (Freude et al., 1974).

Aleochara binotata Kraatz, 1856

Встречается редко.

Aleochara bipustulata (Linnaeus, 1761)

Местами на полях встречается очень часто. Является копрофилом (Freude et al., 1974).

Aleochara brevipennis (Gravenchost, 1806)

В Ленинградской области встречается главным образом на обрабатываемых землях.

Aleochara curtula (Goeze, 1777)

На возделываемых землях встречается нечасто. В Московской области этот вид отмечен на падали (Тихомирова, 1982).

Aleochara laevigata (Gyllenchal, 1819)

Отмечен единственный экземпляр на поле картофеля в Тосненском районе Ленинградской области.

Приложение 3

Аннотированный список пауков (Arachnida, Aranei) агроландшафтов Северо-Запада России

Linyphiidae – пауки-пигмеи

Agyneta fuscipalpis (C.L. Koch, 1836)

Отдельные экземпляры отмечены на полях картофеля в Гатчинском районе Ленинградской области.

Araeoncus humilis (Blackwall, 1841)

На Северо-западе России изредка встречается на полях, занятых различными сельскохозяйственными культурами. В Московской области этот вид отмечен как субдоминант на поле озимой пшеницы (Сейфулина, 2005), в Свердловской области относится к числу субдоминантных видов на полях яровой пшеницы (Бельская, Есюнин, 2003). В юго-восточном Приладожье изредка встречается на влажных лугах и болотах (Олигер, 2010).

Cnephalocotes obscurus (Blackwall, 1834)

В агроэкосистемах Северо-Запада, также как и в Московской области (Сейфулина, 2005) крайне редок. В юго-восточном Приладожье обычен на лугах и лесных опушках (Олигер, 2010).

Diplostyla concolor (Wider, 1834)

В агроэкосистемах Северо-Запада редок, в Московской области отмечен как субдоминант на поле озимой пшеницы (Сейфулина, 2005). В юго-восточном Приладожье обычен в разреженных лесах, на опушках и прилегающих участках лугов (Олигер, 2010).

Erigone dentipalpis (Wider, 1834)

В агроэкосистемах Северо-Запада часто встречается на полях различных сельскохозяйственных культур и в садах. В юго-восточном Приладожье изредка встречается на опушках сосняков и на открытых берегах водоемов (Олигер, 2010). В Московской области отмечен как субдоминант на поле озимой пшеницы, в окружающих биотопах редок (Сейфулина, 2005), в Свердловской области относится к числу доминантных видов на полях яровой пшеницы (Бельская, Есюнин,

2003). В Западной Европе также часто встречается на обрабатываемых землях (Keer et al., 1989).

Helophora insignis (Blackwall, 1841)

Единственный экземпляр отмечен на поле озимой тритикале в Гатчинском районе Ленинградской области. В Московской области изредка встречается в окружающих поля биотопах (Сейфулина, 2005).

Microlinyphia pusilla Sundevall, 1829

В агроэкосистемах Северо-Запада России, как и в Московской области (Сейфулина, 2005), встречается редко.

Minyriolus pusillus (Wider, 1834)

Изредка встречается на полях, занятых различными сельскохозяйственными культурами. В юго-восточном Приладожье обычен во влажных, но не сильно затененных лесах (Олигер, 2010).

Oedothorax apicatus (Blackwall, 1850)

Является наиболее многочисленным видом на полях пропашных культур с обрабатываемыми междурядьями, часто встречается на полях яровых зерновых культур, реже – на полях многолетних трав. Среди разнотравья и в садах встречается намного реже. В Нижне-Свирском заповеднике Ленинградской области за двадцать лет наблюдений был обнаружен только один экземпляр этого вида (Олигер, 2010). На юге Финляндии часто встречается на песчаных островках со скудной растительностью (Palmgren, 1972). В Московской и Свердловской областях на полях озимой и яровой пшеницы относится к числу доминирующих видов (Сейфулина, 2005; Бельская, Есюнин, 2003). На территории Бельгии предпочитает участки с высокой растительностью (Keer, 1989).

Oedothorax retusus (Westring, 1851)

В агроэкосистемах Северо-Запада России, как и в Московской области (Сейфулина, 2005), встречается редко. В юго-восточном Приладожье обычен на лугах и открытых берегах водоемов, в лесах (Олигер, 2010).

Porrhomma convexum (Westring, 1851)

В агроэкосистемах Северо-Запада России, как и в Московской области (Сейфулина, 2005), встречается редко. В юго-восточном Приладожье также отмечен только один экземпляр этого вида в сосняке (Олигер, 2010).

Saaristoa abnormis (Blackwall, 1841)

Встречается редко.

Savignya frontata (Blackwall, 1833)

В агроэкосистемах Северо-Запада России, как и в Московской области (Сейфулина, 2005), встречается редко. В юго-восточном Приладожье обычен на лугах, в лесах и на болотах (Олигер, 2010).

Walckenaeria vigilax (Blackwall, 1853)

В агроэкосистемах Северо-Запада России, как и в Московской области (Сейфулина, 2005), встречается редко.

Theridiidae – пауки-тенетники

Crustulina guttata (Wider, 1834)

Очень редок.

Robertus arundineti (O. P.-Cambrige, 1871)

Отдельные представители этого вида систематически встречаются на полях, занятых различными сельскохозяйственными культурами и чистым паром.

Theridion mystaceum (L. Koch, 1870)

В агроэкосистемах встречается редко.

Theridion sisyphium (Clerck, 1758)

Отмечен единственный экземпляр на поле яровой пшеницы в Гатчинском районе Ленинградской области.

Tetragnathidae – тетрагнатиды

Pachygnatha degeeri (Sundervall, 1830)

В агроэкосистемах Северо-Запада России является наиболее многочисленным представителем семейства. Часто встречается на полях зерновых культур и многолетних трав, в садах с залуженными междурядьями, реже – на полях, занятых пропашными культурами. В юго-восточном Приладожье изредка встречается на лугах, опушках и открытых берегах водоемов с травянистой растительностью (Олигер, 2010). В Московской области на обрабатываемых землях является одним из наиболее массовых видов (Сейфулина, 2005). В Польше охотно заселяет поля зерновых культур (Wolak, 2002).

Pachygnatha clercki (Sundervall, 1823)

На Северо-Западе России изредка встречается в садах с залуженными междурядьями. В Московской области отдельные представители этого вида встречались на поле озимой пшеницы и в окружающих биотопах (Сейфулина, 2005). В юго-восточном Приладожье обычен на опушках лесов, лугах и болотах (Олигер, 2010).

Tetragnatha pinicola (L. Koch, 1870)

Систематически встречается на полях зерновых культур и многолетних трав. В юго-восточном Приладожье обычен на лугах, полянах и в лесах (Олигер, 2010).

Araneidae – пауки-кругопряды

Araneus diadematus Clerck, 1757

Отдельные экземпляры встречаются на заросших разнотравьем обочинах полей и полях озимых зерновых культур. В юго-восточном Приладожье обычен всюду (в лесах и на полянах), кроме низкотравных лугов и клюквенных болот (Олигер, 2010).

Araneus sturmi (Hahn, 1831)

В агроэкосистемах Северо-Запада России является наиболее многочисленным представителем семейства, однако лишь отдельные

представители этого вида встречаются на полях зерновых культур и многолетних трав. В Ленинградской области (в юго-восточном Приладожье) обитает преимущественно в лесах (Олигер, 2010).

Araniella cucurbitina (Clerck, 1758)

Изредка встречается на полях многолетних трав.

Araniella proxima (Kulczynski, 1885)

Единственный экземпляр отмечен в Гатчинском районе Ленинградской области на поле яровой пшеницы в растительном ярусе.

Hypsosinga pygmaea (Sundervall, 1831)

Единственный экземпляр отмечен на поле козлятника в Тосненском районе Ленинградской области.

Synga hamata (Clerck, 1757)

Единственный экземпляр отмечен на злаках на обочине поля в Гатчинском районе Ленинградской области.

Lycosidae – пауки-волки

Alopecosa fabrilis (Clerck, 1757)

За весь период наших наблюдений отмечено только два экземпляра на поле клевера с тимофеевкой и озимой ржи в экспериментальном севообороте МОС АФИ. По Ленинградской области в целом редок, включен в список «Красной книги природы» (Красная книга…, 2002). В Финляндии изредка встречается на поросших сосной песчаных дюнах (Palmgren, 1972).

Alopecosa pulverulenta (Clerck, 1757)

Один экземпляр отмечен на поле озимой тритикале в д. Меньково Гатчинского района Ленинградской области. В юго-восточном Приладожье встречается преимущественно на лугах, опушках лесов, в разреженных лесах и на болотах (Олигер, 2010).

Pardosa agrestis (Westring, 1861)

Часто встречаются на полях, занятых различными сельскохозяйственными культурами и чистым паром. На полях зерновых культур всегда относится к числу наиболее массовых видов. В юго-восточном Приладожье встречается преимущественно на открытых песчаных пляжах по берегам водоемов и на лугах (Олигер, 2010).

Pardosa albatula (Roewer, 1951)

Изредка встречается на полях многолетних трав и озимых зерновых культур.

Pardosa amentata (Clerck, 1758)

Изредка встречается на полях многолетних трав, яровых и озимых зерновых культур. В юго-восточном Приладожье часто встречается на лугах, опушках лесов, в разреженных лесах и на открытых берегах водоемов (Олигер, 2010).

Pardosa fulvipes (Collett, 1875)

Часто встречается на обрабатываемых землях с загущенным травостоем, особенно на полях многолетних трав, где обычно относится к числу доминантных видов. В юго-восточном Приладожье часто встречается на лугах, опушках лесов и в разреженных лесах (Олигер, 2010).

Pardosa hyperborea (Thorell, 1872)

На обрабатываемых землях за весь период наблюдений отмечен только один экземпляр на поле многолетних трав в д. Меньково Гатчинского р-на Ленинградской области. В юго-восточном Приладожье обычен на клюквенных болотах и граничащих с ними заболоченных сосновых молодняках, реже встречается на влажных лугах и лесных опушках (Олигер, 2010).

Pardosa lugubris (Walckenaer, 1802)

На обрабатываемых землях за весь период наблюдений отмечен только один экземпляр на поле овса с подсевом вики в д. Меньково Гатчинского р-на Ленинградской области. В юго-восточном Приладожье обычен во всех биотопах заповедника, кроме открытых сфагновых болот (Олигер, 2010).

Pardosa paludicola (Clerck, 1758)

Изредка встречается на полях многолетних трав и озимых зерновых. В юго-восточном Приладожье обычен на лугах, полянах, опушках, по берегам водоемов и в редколесьях (Олигер, 2010).

Pardosa palustris (Linnaeus, 1758)

На обрабатываемых землях является массовым видом. В юго-восточном Приладожье обычен на лугах, болотах, полянах и опушках (Олигер, 2010).

Pardosa prativaga (L. Koch, 1870)

Встречается на полях многолетних трав и озимых зерновых. В юго-восточном Приладожье изредка встречается на лугах, лесных опушках и сфагновых болотах (Олигер, 2010).

Pardosa pullata (Clerck, 1758)

Часто встречается на обрабатываемых землях. В юго-восточном Приладожье обычен на лугах, полянах, в том числе заболоченных, а также на опушках и по берегам водоемов (Олигер, 2010).

Pirata hygrophilus Thorell, 1872

Отмечен на полях различных сельскохозяйственных культур, на участках с хорошо развитым травостоем является массовым видом. В юго-восточном Приладожье является обычным видом во влажных и заболоченных лесах и открытых биотопах всех типов (Олигер, 2010).

Pirata knorri (Scopoli, 1763)

Один экземпляр отмечен в пос. Ушаки Тосненского района Ленинградской области на поле козлятника восточного.

Pirata piraticus (Clerck, 1757)

Особи этого вида были отмечены только в пос. Ушаки Тосненского района Ленинградской области на поле козлятника восточного.

Trochosa ruricola (DeGeer, 1778)

Встречается на полях различных сельскохозяйственных культур. В юго-восточном Приладожье является обычным видом на лугах и болотах (Олигер, 2010).

Trochosa spinipalpis (F.O.P.-Cambridge, 1895)

Отдельные экземпляры встречаются на полях многолетних трав в д. Меньково Гатчинского района Ленинградской области. В юго-восточном Приладожье является обычным видом в лесах и на лугах (Олигер, 2010).

Xerolycosa miniata (C.L. Koch, 1834)

Один экземпляр отмечен на поле озимой тритикале в д. Меньково Гатчинского района Ленинградской области. В юго-восточном Приладожье является обычным видом на оголенных песчаных участках почвы в разреженных лесах, на опушках и по берегам водоемов (Олигер, 2010).

Titanoecidae– титаноециды

Titanoeca schineri L. Koch, 1872

За весь период наблюдений отмечено 3 экземпляра на поле картофеля в пос. Ушаки Тосненского района Ленинградской области.

Clubionidae – клубиониды

Clubiona frutetorum L. Koch, 1867

Единственный экземпляр обнаружен на приусадебном участке в Чудовском районе Новгородской области.

Clubiona kulczynskii Lessert, 1905

За весь период наблюдений отмечен 1 экземпляр на поле козлятника в пос. Ушаки Тосненского района Ленинградской области.

Clubiona lutescens Westring, 1851

Единственный экземпляр отмечен на приусадебном участке в окр. г. Пушкин.

Liocranidae – лиокраниды

Phrurolithus festivus (C.L. Koch, 1835)

Изредка отдельные экземпляры встречаются на полях картофеля в пос. Ушаки Тосненского района Ленинградской области. В юго-восточном Приладожье встречается в сосняках и на опушках сосняков (Олигер, 2010).

Zoridae – зориды

Zora spinimana (Sundevall, 1832)

На обрабатываемых землях встречаются только отдельные представители этого вида. В лесах юго-восточного Приладожья является обычным видом (Олигер, 2010).

Gnaphosidae – гнафозиды

Drassylus lutetianus (L. Koch, 1866)

Встречается на полях различных сельскохозяйственных культур. Обычен также на лугах, лесных опушках и в разреженных лесах (Олигер, 2010).

Haplodrassus signifer (C.L. Koch, 1839)

На полях встречается редко. Обычен в лесах (Олигер, 2010).

Philodromidae – филодромиды

Philodromus emarginatus (Schrank, 1803)

Встречается редко.

Philodromus rufus Walckenaer, 1826

Отдельные экземпляры встречаются на полях зерновых культур и многолетних трав.

Tibellus oblongus (Walckenaer, 1802)

Встречается редко.

Thomisidae – пауки-крабы, или бокоходы

Coriarachne depressa (C. Koch, 1837)

Встречается редко на полях многолетних трав.

Diaea dorsata (Fabricius, 1777)

Встречается редко.

Misumena vatia (Clerck, 1758)

Отдельные экземпляры встречаются на полях различных сельскохозяйственных культур. Обычен на лугах, полянах и в разреженных лесах (Олигер, 2010).

Ozyptila pracicola (C.L. Koch, 1837)

Единственных экземпляр отмечен на приусадебном участке в пос. Синявино Ленинградской области.

Oziptila trux (Blackwall, 1846)

Отмечен на приусадебных участках в Ленинградской и Новгородской областях. Обычен на лугах и в лесах (Олигер, 2010).

Xysticus audax (Schrank, 1803)

Встречается на полях различных сельскохозяйственных культур. Обычен в лесах (Олигер, 2010).

Xysticus bifasciatus (C.L. Koch, 1837)

На полях многолетних трав является наиболее многочисленным представителем рода (Гусева, Коваль, 2007б).

Xysticus cristatus (Clerck, 1758)

Встречается на полях зерновых культур и многолетних трав. Обычен на лугах и в лесах (Олигер, 2010).

Xysticus chippewa (Gertsch, 1953)

Единственный экземпляр отмечен на поле многолетних трав, определение проведено С.В. Овчинниковым (Киргизия, Бишкек). Нахождение этого вида на территории России считается спорным (Михайлов, 1997).

Xysticus erraticus (Blackwall, 1834)

Отдельные экземпляры встречаются на полях зерновых культур и многолетних трав.

Xysticus kochi Thorell, 1872

Встречается на полях зерновых культур и многолетних трав.

Xysticus ulmi (Hahn, 1831)

Встречается на полях различных сельскохозяйственных культур, чаще всего на посевах многолетних трав. Обычен на лугах, полянах, в светлых лесах и на открытых берегах водоемов (Олигер, 2010).

Salticidae – пауки-скакунчики

Euophrys frontalis (Walckenaer, 1802)

Встречается редко.

Приложение 4

Особенности гигропреферендума жужелиц и их встречаемость в агроэкосистемах с различными почвами в условиях Ленинградской области

Вид	Группа гигропреферендума	Механический состав почвы и место проведения исследований				Отношение к почвенным условиям
		средуглинистая, пос. Ушаки	легкосуглинистая с примесью супесей, г. Пушкин		супесчаная, д. Меньково	
			А	Б		
Cicindela campestris L.	МК	-	-	-	+	Встречается на торфянистых, суглинистых и песчаных почвах (Lindroth, 1985)
C. hybrida L.	К	-	-	-	+	Типичен на сухих песчаных участках (Lindroth, 1985)
Leistus ferrugineus L.	М	-	+	+	-	Встречается на умеренно сухих песчаных почвах (Lindroth, 1985)
L. terminatus Pz.	МГ	+	+	-	+	Встречается на почвах различных типов
Nebria rufescens Stroem	М	-	+	-	-	Отношению к почвенным условиям не выявлено
Carabus cancellatus Ill.	М	+	+	+	+	Индикатор полей с умеренно влажной почвой (Heydemann, 1955)
*C. glabratus*Pk.	М	-	-	-	+	На участках с избыточным увлажнением не встречается.
C. granulatus L.	Г	+	+	+	+	Индикатор полей с очень сырой почвой (Heydemann, 1955)
C. nemoralis O.F. Müll.	М	-	+	+	+	Не встречается на участках с избыточным увлажнением
Notiophilus biguttatus F.	М	-	+	-	-	Отношению к почвенным условиям не выявлено
Notiophilus palustris Duft.	МГ	+	+	+	+	Отношению к почвенным условиям не выявлено
Loricera pilicornis F.	Г	+	+	+	+	Индикатор полей с очень сырой почвой (Heydemann,

						1955)
Clivina fossor L.	МГ	+	+	+	+	Предпочитает рыхлую почву (Heydemann, 1955)
Dyschirius globosus Hbst.	МГ	+	+	+	+	Один из наиболее эвритопных представителей рода (Fedorenko, 1996)
D. nigricornis Motsch.	Г	+	+	-	-	На влажной глинистой и суглинистой почве (Fedorenko, 1996)
D. politus Dej.	Г	-	+	-	-	На влажной глинистой и суглинистой почве (Fedorenko, 1996)
Broscus cephalotes L.	МК	-	-	-	+	Характерен для полей с сухой супесчаной почвой (Heydemann, 1955)
Blemus discus F.	Г	+	+	+	-	Предпочитает глинистую почву (Lindroth, 1985)
Trechus rubens F.	М	+	+	-	-	Встречается на суглинистой и торфянистой почве (Lindroth, 1985)
T. quadristriatus Schrnk.	М	+	+	+	+	Обычен на песчаной, часто встречается и на суглинистой почве (Lindroth, 1985)
T. secalis Pk.	МГ	+	+	+	+	Обычен на глинистой почве, менее часто встречается на песчаной (Lindroth, 1985)
Trechoblemus micros Hbst.	Г	-	+	-	-	Встречается на торфянистой почве, смешанной с глиной (Lindroth, 1985)
Asaphidion flavipes L.	МГ	-	+	+	+	Индикатор полей с умеренно влажной почвой (Heydemann, 1955)
A. pallipes Duft.	МГ	+	-	-	+	Встречается на слегка влажной песчаной или глинистой почве (Lindroth, 1985)
Bembidion bruxellense Wesm.	Г	+	+	+	-	Встречается на всех типах влажной почвы (Lindroth, 1985)
B. femoratum Sturm	МГ	-	+	+	+	Встречается на глинистой почве или песчаной, смешанной с глиной (Lindroth, 1985)
B. gilvipes Sturm	МГ	+	+	+	+	На влажных глинистых почвах (Lindroth, 1985)
B. guttula F.	МГ	+	+	+	+	На влажных глинистых почвах (Александрович, 1991, Lindroth, 1985)
B. lampros Hbst.	М	+	+	+	+	Очень эвритопен, обычен на сухих песчаных почвах

						(Lindroth, 1985)
B. properans Steph.	М	+	+	+	+	Обычен на глинистой или смешанной с глиной почве (Lindroth, 1985)
B. tetracolum Say.	М	-	+	+	-	Очень эвритопен (Lindroth, 1985)
B. quadrimaculatum L.	М	+	+	+	+	Встречается на глинистых почвах или песчаных, смешанных с глиной (Lindroth, 1985)
Patrobus atrorufus Stroem	МГ	+	+	+	-	Предпочитает глинистые почвы (Lindroth, 1985)
Stomis pumicatus Pz.	М	+	+	+	+	Преимущественно на глинистых почвах (Lindroth, 1986)
Poecilus cupreus L.	М	+	+	+	+	Предпочитает глинистые почвы (Lindroth, 1986), является индикатором полей с умеренно влажной почвой (Heydemann, 1955)
P. lepidus Leske	К	-	-	-	+	Встречается на открытых участках с песчаной почвой (Lindroth, 1986)
P. versicolor Sturm	М	+	+	+	+	Предпочитает сухую песчаную почву (Lindroth, 1986)
Pterostichus melanarius Ill.	М	+	+	+	+	Очень эвритопен, однако на сухой песчаной почве встречается реже (Lindroth, 1986)
P. niger Schall.	МГ	+	+	+	+	Обычен во влажных биотопах (Hůrka, 1996)
P. nigrita F.	МГ	+	-	-	-	Предпочитает глинистые почвы (Lindroth, 1986)
P. oblongopunctatus F.	М	-	+	-	+	Не встречается на участках с избыточным увлажнением
P. strenuus Pz.	МГ	+	+	+	+	Характерен для влажных глинистых участков (Heydemann, 1955)
P. vernalis Pz.	МГ	+	+	+	+	На болотах, заболоченных лугах (Lindroth, 1986, Александрович, 1991)
Platynus assimilis Pk.	МГ	-	+	+	+	Не встречается на участках с избыточным увлажнением
Anchomenus dorsalis Pont.	М	-	+	+	+	Обычно на глинистой, часто известняковой почве (Lindroth, 1986)

Europhilus piceus L.	Г	-	-	+	-	Встречается на глинистой почве (Lindroth, 1986)
Agonum fuliginosum Pz.	Г	-	+	-	+	Обитает на различных типах влажной почвы (Lindroth, 1986)
A. muelleri Hbst.	МГ	+	+	+	+	Индикатор полей с умеренно влажной почвой (Heydemann, 1955)
A. sexpunctatum L.	МГ	+	+	+	+	Встречается на почвах различных типов
Oxypselaphus obscurus Hbst.	МГ	-	-	-	+	Обитает на различных типах почвы (Lindroth, 1986)
Synuchus vivalis Ill.	М	+	+	+	+	Обитает на песчаной, иногда на глинистой почве (Lindroth, 1986)
Calathus erratus C.R. Sahlb.	МК	-	-	-	+	Характерен для полей с сухой песчаной почвой (Heydemann, 1955)
C. melanocephalus L.	М	+	+	+	+	Обилен на песчаных почвах (Lindroth, 1986)
Amara aenea DeGeer	М	+	+	+	+	Встречается на открытых участках с песчаной или глинистой почвой (Lindroth, 1986)
A. aulica Pz.	М	+	+	+	+	Предпочитает глинистую почву (Lindroth, 1986)
A. apricaria Pk.	МК	-	+	+	-	Живет на всех типах относительно сухой почвы (Lindroth, 1986)
A. bifrons Gyll.	МК	-	+	+	+	Живет на участках с песчаной почвой (Lindroth, 1986)
A. communis Pz.	М	+	+	+	+	Эвритопный вид (Lindroth, 1986)
A. consularis Duft.	МК	-	+	+	+	Характерен для полей с сухой супесчаной почвой (Heydemann, 1955)
A. convexiuscula Marsch.	М	-	+	+	-	Связан с песчаными почвами (Lindroth, 1986)
A. erratica Duft.	М	-	-	+	-	Предпочитает не очень сухие травянистые участки (Lindroth, 1986)
A. eurynota Pz.	М	+	+	+	+	Обычен на почве, смешанной с глиной

						(Lindroth, 1986)
A. famelica Zimm.	М	-	+	-	-	Встречается на смешанных с глиной песчаных почвах (Lindroth, 1986).
A. familiaris Duft.	М	+	+	+	+	Эвритопный вид, встречается на почвах всех типов (Lindroth, 1986)
A. fulva DeGeer	МК	-	+	+	+	Характерен для полей с супесчаной почвой (Heydemann, 1955)
A. ingenua Duft.	М	+	+	+	-	Встречается на полях как с песчаной, так и с суглинистой почвой (Lindroth, 1986)
A. littorea Thoms.	М	+	-	-	+	Встречается на относительно сухих открытых участках (Lindroth, 1986)
A. majuscula Chd.	МК	+	+	+	+	Встречается как на песчаных, так и на суглинистых почвах (Lindroth, 1986)
A. nitida Sturm	М	+	-	+	-	Обитает на умеренно сухой, обычно смешанной с глиной гравийной почве (Lindroth, 1986)
A. plebeja Gyll.	МГ	+	+	-	+	Встречается на почвах различных типов (Lindroth, 1986)
A. similata Gyll.	М	+	+	+	+	Обычен в открытых биотопах (Александрович, 1991, Lindroth, 1986)
Acupalpus exiguus Dej.	Г	+	-	-	-	Характерен для влажных суглинистых участков (Heydemann, 1955)
A. meridianus L.	М	+	+	+	+	Встречается на глинистой почве или песчаной, смешанной с глиной (Lindroth, 1986)
A. parvulus Sturm	МГ	+	+	-	+	Характерен для влажных суглинистых участков (Heydemann, 1955)
Anisodactylus binotatus F.	МГ	+	+	-	+	Встречается на песчаных почвах, смешанных с глиной (Lindroth, 1986)
Harpalus affinis Schrnk.	М	+	+	+	+	Встречается повсеместно на открытых участках (Lindroth, 1986)

H. distinguendus Duft.	М	-	+	+	-	Исключительно на песчаной почве, смешанной с глиной (Lindroth, 1986)
H. laevipes Zett.	МК	-	-	-	+	Предпочитает участки с сухими песчаными почвами (Lindroth, 1986)
H. latus L.	М	-	+	+	+	Эвритопен, наиболее многочислен на не очень сухой смешанной с глиной гравийной почве (Lindroth, 1986)
H. luteicornis Duft.	МК	-	-	-	+	Предпочитает песчаные почвы (Lindroth, 1986)
H. rubripes Duft.	М	-	+	-	-	Встречается на песчаной, иногда смешанной с глиной почве (Lindroth, 1986)
H. rufipes DeGeer	М	+	+	+	+	Встречается на различных почвах, предпочитает рыхлые участки
H. smaragdinus Duft.	К	-	+	-	+	Встречается на песчаных почвах (Lindroth, 1986)
H. tardus Pz.	К	-	+	-	+	Предпочитает легкие почвы (Lindroth, 1986)
Ophonus laticollis Mnnh.	МК	-	+	+	-	Обитает на умеренно сухой, особенно гравийной и известняковой почве (Lindroth, 1986)
O. rufibarbis F.	МК	-	+	+	+	Обитает преимущественно на глинистой почве, богатой гумусом (Lindroth, 1986)
Badister bullatus Schrnk.	МГ	-	+	-	-	Встречается на влажной глинистой почве (Lindroth, 1986)
Chlaenius nigricornis F.	Г	+	-	+	-	Предпочитает суглинистые почвы (Lindroth, 1986).
Ch. vestitus Pk.	Г	+	-	-	-	Предпочитает суглинистые почвы (Lindroth, 1986)
Oodes helopioides F.	Г	+	-	-	-	Встречается на открытых участках с очень влажной почвой
Lebia chlorocephala Hoffm.	М	-	+	-	-	На умеренно влажной, обычно глинистой почве (Lindroth, 1986)
L. cruxminor L.	М	-	-	+	-	На более или менее сухой гравийной почве (Lindroth, 1986)

Dromius fenestriatus F.	М	-	-	+	-	Отношение к почвенным условиям не выявлено
Microlestes minutulus Gz.	М	+	+	-	+	На песчаной, иногда на суглинистой почве (Lindroth, 1986)
Cymindis macularis F.	МК	-	+	-	-	Встречается на сухой песчаной почве (Lindroth, 1986)
Итого видов		53	74	60	63	

Примечание. А – опытное поле ВИЗР и прилегающие к нему территории; Б – опытные поля ЛСХИ (СПбГАУ) и поля совхоза «Шушары» (АОЗТ «Шушары»); Группы гигропреферендума: К – ксерофилы, МК – мезоксерофилы, М – мезофилы, МГ – мезогигрофилы, Г – гигрофилы.

Приложение 5

Описание математической модели DELIA

Таблица 1. – Список динамических переменных модели DELIA
(по: Гусева, Вол, 1994)

№	Имя переменной	Описание переменной
1	STATE	Состояние популяции (диапауза, выход из диапаузы, развитие)
2	LDATE	Число дней с момента устойчивого перехода температуры через 0^o C
3	TEMP	Средняя суточная температура
4	SUMT	Сумма температур с момента устойчивого перехода температуры через 0^o C
5	SEG	Сумма эффективных температур при пороге 7.2^o C
6	Y1	Численность капустных мух на 1 растение
7	IFAZA	Фаза развития капустных мух
8	LLAR	Возраст личинок (в сутках)
9	LPUP	Возраст куколок
10	LIM	Возраст имаго
11	PRED	Численность хищников на 1 $м^2$
12	SIM	Доля выживших имаго (с учетом энтомофтороза)
13	FOOD	Масса кормового растения
14	ISYSD	День месяца
15	ISYSM	Месяц
16	ISYSY	Год
17	N	Номер дня с начала года

Таблица 2. – Список рабочих (рассчитываемых) характеристик модели DELIA (по: Гусева, Вол, 1994)

№	Имя характеристики	Описание характеристики
1	AEGG	Число яиц на 1 растение
2	ALAR	Число личинок на 1 растение
3	ALARF	То же 1-го возраста на 1 растение
4	ALARS	То же 2-го возраста на 1 растение
5	ALART	То же 3-го возраста на 1 растение
6	APUP	Число куколок на 1 растение
7	AIMN	Численность самок второго поколения на 1 растение
8	NP	Номер субпопуляции
9	BORN	Изменение численности при откладке яиц
10	DEAD	Смертность в преимагинальных фазах
11	DPRED	Доля яиц, погибших за сутки в результате деятельности хищников
12	DTEM	Доля яиц, погибших под воздействием температуры
13	DETRT	Доля мух, погибших от обработки инсектицидом
14	DPPR	Смертность куколок от хищников
15	EMER	Доля отродившихся самок
16	OVIP	Плодовитость самок
17	PUP	Масса куколок
18	MDATE	Дата начала вылета имаго
19	IDATE	Дата откладки яиц
20	IDATEP	Дата окукливания
21	AM	Потенциальное число яиц, которое могут отложить перезимовавшие мухи
22	PRT	Доля яиц, приходящихся на определенную субпопуляцию
23	TEMPM	Средняя температура за период развития яиц определенной субпопуляции

Алгоритм модели DELIA (по: Гусева, Вол, 1994)

I. *Диапауза*. Период определяется календарными датами – с 1 октября по 1 марта.

II. *Выход из диапаузы*. Дата начала вылета имаго вычисляется на основании уравнения, предложенного Н.В. Вилимайтысом (Вилимайтыс, 1983). В соответствии с ним в зависимости от величины TEMPM – средней температуры за период с момента устойчивого перехода температуры через 0^o C (JDATE) до текущей даты (NDATE) вычисляется продолжительность периода от JDATE до начала вылета имаго (DUR):

$$DUR=EXP(DR1–DR2*LG(TEMPM)) \quad (1)$$

Значения параметров этого и других уравнений представлены в таблице 3 данного приложения (с. 342).

В период выхода из диапаузы величина DUR вычисляется каждые сутки. Когда она впервые становится меньше фактического интервала от JDATE до текущей даты (NDATE), происходит вылет имаго. Популяция переходит к следующему, III этапу.

III. *Развитие*. Предполагается, что яйца капустных мух, отложенные в течение одних суток, дают начало условной «субпопуляции». Распределение по субпопуляциям происходит весной, а при уходе на зимовку популяции синхронизируются. Число субпопуляций равняется средней продолжительности периода откладки яиц, который по нашим наблюдениям составил 28 суток. Для каждого временного шага (в модели принят суточный шаг во времени) и каждой субпопуляции рассчитывается ее численность и фаза развития. Рассматриваются четыре фазы развития – яицо, личинка, куколка и имаго.

Предполагается, что продолжительность эмбрионального развития зависит от температуры. В фазе яйца показателем развития служит сумма активных температур (SEG). За температурный порог развития яиц принята температура 7.2^o C (Finch, Coaker, 1969). Считается, что субпопуляция переходит в фазу личинки, когда SEG превышает 40^o C.

В рассматриваемой модели длительность фазы личинки принята равной 28 суткам (1-й возраст – 8 суток, 2-й возраст – 10 суток, 3-й возраст – 10 суток), а длительность фазы куколки – 10 суткам. Длительность фазы имаго принимается равной 7 суткам.

Численность популяции для каждого шага по времени (шаг по времени принят равным 1 суткам) рассчитывается по формуле:

$$Y2(1) = Y1(1) + BORN – DEAD \quad (2)$$

Где Y1(1) и Y2(1) – численность субпопуляции номер 1 к текущим и следующим суткам соответственно. Далее в обозначениях номер субпопуляции не указывается.

Для перезимовавшего поколения число яиц, отложенных имаго, вычисляется по формуле:

$$BORN = AM*PRT*SIM*(1–DETRT) \quad (3)$$

Для второго поколения мы принимаем:

$$BORN = Y1*(OVIP–1)*SIM*(1–DETRT) \quad (4)$$

Полевые и лабораторные опыты (Finch, Coaker, 1969; Гусева, 1988в) показали, что плодовитость самок зависит от массы находящихся в пупариях куколок. Поэтому в модель введена зависимость плодовитости самки второго поколения от массы пупариев (PUP) соответствующей субпопуляции:

$$OVIP = OMAX/(1+EXP(OV1–OV2*PUP)) \quad (5)$$

Масса куколок зависит от массы кормового растения к моменту окукливания личинок и суммарной численности личинок 3-го возраста на 1 растение (ALART). Эта численность складывается из численности личинок всех субпопуляций, показатель развития которых соответствует третьему возрасту. На основе результатов полевых наблюдений (Гусева, 1988в) было составлено уравнение:

$$PUP = WP1 + WP2*FOOD – WP3*LOG10(ALART) \quad (6)$$

Функция DEAD рассчитывается дифференцированно в зависимости от фазы развития субпопуляции. Так, в фазу яйца гибель капустных мух определяется главным образом деятельностью хищников (DPRED):

$$DPRED = 1 – (DPR1 – DPR2)/(1 + EXP(DPR3*PRED – DPR4)) + DPR2 \quad (7)$$

При отрождении личинок учитывается также зависимость гибели яиц от температуры, доля жизнеспособных яиц и смертность при внедрении личинок.

Доля яиц, погибших в результате воздействия неблагоприятных погодных условия (DTEM), зависит от средней температуры за период развития яиц (TTM) (Водинская, 1928; Забиров, 1965):

$$DTEM = 1 – TT1^{TT2TTM} \quad (8)$$

Доля жизнеспособных яиц принята за константу – 0.892 (Гусева, 1988в).

Доля личинок, погибших при внедрении в кормовое растение, вычисляется в зависимости от отношения суммарной численности личинок 1-го возраста на 1 растение (ALARF) к массе кормового растения в текущий момент времени (FOOD):

$$DIN = 1 – C2 + C3*ALARF/FOOD1 \quad (9)$$

После внедрения в растение численность погибших за сутки личинок (DEAD) принимается пропорциональной численности личинок, принадлежащих к данной субпопуляции (Y1):

$$DEAD = DF*Y1^2 \quad (10)$$

Доля куколок, погибших от паразитов, принята за константу – 0.31. Доля куколок, погибших от хищников (DPPR), определяется в зависимости от

числа суток, прошедших с момента окукливания личинок до вылета имаго (T):

$$DPPR = DPP1 + DPP2*LOG(T) \quad (11)$$

При отрождении имаго проводится вычисление доли вылетевших самок (EMER). Этот показатель зависит от массы куколок, принадлежащих к данной субпопуляции (PUP):

$$EMER = EM1 + EM2*PUP \quad (12)$$

Смертность зимующих куколок принята постоянной и равной 0.397, в соответствии с данными Г.Н. Макаренко (Макаренко, 1968).

Описание сезонного изменения зараженности имаго весенней капустной мухи энтомофторозом проведено на основе результатов полевых экспериментов (Гусева, 1988в). Доля имаго капустных мух, выживших до начала откладки яиц (SIM), определяется в зависимости от номера текущих суток с начала года (N):

$$SIM = (1 – V1)/(1 +EXP(V2*N – V3)) + V1 \quad (13)$$

Численность многоядных напочвенных хищных жесткокрылых в период с мая по июнь включительно (первый пик численности) описывается следующим уравнением:

$$PRED = (R1 + (R2 – R3* N)*N)*N + R32 \quad (14)$$

Численность этих энтомофагов в период с июля по август рассчитывается по уравнению:

$$PRED = (R4 + (R5 – R6*N)*N)*N – R61 \quad (15)$$

Масса кормового растения вычисляется в зависимости от массы рассады (FMIN), номера текущих суток с начала года (N) и номера суток, в которые производилась высадка рассады (NCDATE):

$$FOOD = FMAX/(1+EXP(FD1 – FD2*(N – NCDATE)) + FMIN \quad (16)$$

На основе значений средних многолетних температур (по данным метеостанции г. Пушкин) была получена зависимость средней суточной температуры (TEMP) от номера суток с начала года (N):

$$TEMP = (TM2 + (TM3 – TM4*N)*N)*N – TM31 \quad (17)$$

В случае необходимости этот блок модели может быть заменен на другой, содержащий описание фактической температуры в текущем году.

В первый условный год работы модели общее количество яиц, отложенных перезимовавшими мухами, принято равным среднему значению – 48 яиц на 1 растение, а срок высадки рассады капусты – 15 мая.

Если календарная дата соответствует 1 октября, развитие заканчивается, популяция уходит в диапаузу, при этом происходит суммирование численности куколок капустных мух по всем субпопуляциям, затем цикл повторяется.

Таблица 3. – Список параметров модели DELIA (по: Гусева, Вол, 1994)

№	Имя параметра	Значение параметра	Источник
1	DR1	6.410	Вилимайтыс, 1983
2	DR2	1.400	Тот же
3	OMAX	140	На основе данных: Finch, Coaker, 1969
4	OV1	5.345	Тот же
5	OV2	0.320	Тот же
6	WP1	7.779	На основе результатов полевых наблюдений
7	WP2	0.006	Тот же
8	WP3	1.899	Тот же
9	DPR1	1.000	Тот же
10	DPR2	0.100	Тот же
11	DPR3	0.025	Тот же
12	DPR4	2.700	Тот же
13	TT1	0.997	На основе данных Ш.М. Забирова (1956) и К.И. Водинской (1928)
14	TT2	1.254	Тот же
15	C2	0.662	На основе результатов полевых наблюдений
16	C3	0.629	Тот же
17	DF	0.031	Тот же
18	DPP1	0.152	Тот же
19	DPP2	0.108	Тот же
20	EM1	0.145	Тот же
21	EM2	0.047	Тот же
22	TM2	0.178	На основе данных метеостанции г. Пушкин
23	TM3	$1.012*10^{-3}$	Тот же
24	TM4	$4.7*10^{-6}$	Тот же
25	TM31	21.461	Тот же
26	FMAX	1500	На основе данных полевых наблюдений
27	FD1	5.903	Тот же
28	FD2	$8.89*10^{-2}$	Тот же
29	R1	–28.652	Тот же
30	R2	0.195	Тот же
31	R3	$4.33*10^{-4}$	Тот же
32	R31	1379.922	Тот же
33	R4	8.606	Тот же
34	R5	$–1.77*10^{-3}$	Тот же
35	R6	$5.1*10^{-5}$	Тот же
36	R61	1181.256	Тот же
37	V1	0.429	Тот же
38	V2	$3.896*10^{-2}$	Тот же
39	V3	8.455	Тот же