

УДК 631.95: 632.6/7

ФОРМИРОВАНИЕ АГРОЭКОСИСТЕМ И СТАНОВЛЕНИЕ СООБЩЕСТВ ВРЕДНЫХ ВИДОВ БИОТРОФОВ

В.А. Павлюшин, Н.А. Вилкова, Г.И. Сухорученко, Л.И. Нефедова

Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург

Обобщены сведения о динамических процессах, протекающих в экосистемах различных типов, в том числе и агробиоценозах, свидетельствующие о трансформации их структурно-функциональной организации под воздействием усиливающихся антропогенных факторов. Проведен поиск и научное обоснование новых методологических и методических подходов к ограничению численности и вредоносности опасных видов биотрофов и предотвращению отрицательных экологических последствий. Рассмотрены исторические аспекты формирования и становления структурно-функциональной организации разных типов агроэкосистем и особенности реактивности сообществ экосистем на экзогенные воздействия. Приведены примеры истории становления биологической системы «растение-фитофаг». На основе системного подхода к анализу становления и эволюции экосистем различных типов, в том числе агробиоценозов, специфики их структурной организации и функционирования, особенностей взаимодействий растений-эдификаторов и вредных биотрофов разработана новая парадигма, определяющая дальнейшее развитие фундаментальных основ защиты растений и стратегии ее практической реализации. Такой подход делает возможным управление не только динамикой численности вредных и полезных видов в агробиоценозах, но и их ответными реакциями на экзогенные воздействия.

Ключевые слова: экосистемы, агробиоценозы, структурно-функциональная организация агроэкосистем, антропогенные факторы, сообщества биотрофов, фитосанитарная оптимизация агроэкосистем, новая парадигма, концепция.

Введение

Накопившиеся к настоящему времени сведения о динамических процессах, протекающих в экосистемах различных типов, в том числе и агробиоценозах, свидетельствуют о глубокой трансформации их структурно-функциональной организации, происходящей под влиянием интенсификации антропогенного воздействия. В агробиоценозах отмечено повышение численности и вредоносности ряда видов членистоногих фитофагов, фитопатогенов и сорных растений, учащение случаев их массовых размножений, расширение видовых ареалов и ареалов вредоносности, что приводит к резкому ухудшению фитосанитарного состояния посевов и посадок сельскохозяйственных культур на фоне общего обеднения биоразнообразия биологических сообществ.

Фитосанитарное и экологическое неблагополучие агробиоценозов делает защиту растений одним из важнейших рычагов сохранения урожая сельскохозяйственных растений, улучшения качества получаемой продукции, снижения ее себестоимости и оптимизации экологической обстановки. Фитосанитарная дестабилизация агроэкосистем, наблюдаемая в ряде регионов РФ, предъявляет особые требования к выбору средств и технологий как ограничения численности и вредоносности наиболее опасных видов биотрофов, так и путей предотвращения отрицательных экологических последствий проводимых против них защитных мероприятий.

Решение сложнейших стратегических задач оптимизации фитосанитарного состояния агробиоценозов в условиях их трансформации требует дальнейшей разработки как теоретических основ науки по защите растений, так и поиска и обоснования новых методологических и методических подходов при реализации защитных мероприятий. Необходимость пересмотра основных положений как теоретической, так и практической защиты растений диктуется кардинальными преобразованиями, происходящими в настоящее время, как в биологических науках, так и в сельскохозяйственном производстве, в частности в изме-

нениях в земледелии и переходом на новые технологии возделывания сельскохозяйственных культур.

Защита растений представляет собой заключительное звено технологий возделывания сельскохозяйственных культур и по существу определяет эффективность других звеньев, входящих в состав технологических регламентов возделываемых культур. Основу современной практической защиты растений, как одной из важнейших отраслей земледелия, составляет концепция фитосанитарной оптимизации агроэкосистем как совокупности сельскохозяйственных угодий и элементов внутрихозяйственного устройства. Концепция сформировалась как результат последовательного развития теоретических и практических разработок в области защиты растений, важнейшим этапом технологической реализации которой являлась «Система интегрированной защиты растений». В этой системе в соответствии с тенденциями развития земледелия и растениеводства предусматривается гармоничное сочетание всех имеющихся в арсенале защиты растений методов и средств, направленных на долговременное сдерживание численности вредных видов биотрофов ниже экономического порога вредоносности (ЭПВ), поскольку ни один из названных отдельно взятых элементов не позволяет обеспечивать оптимальное фитосанитарное состояние агроэкосистем. Только технологическая реализация всех разработок в области защиты растений, важнейшим этапом которой является практическая защита растений позволяет обеспечить мощный совокупный эффект от применения фитосанитарных мероприятий, начальным этапом которой следует считать фитосанитарное проектирование агроэкосистем. В то же время разработанная система, хотя и базируется на преимущественном использовании нехимических средств защиты растений, но фактически нацелена на получение высокого защитного эффекта без всесторонней оценки экологического риска применяемых средств.

Рассматривая защиту растений как единое целое двух самостоятельных составляющих сложной научной мульт-

тидисциплины и практической проблемы оптимизации фитосанитарного состояния агробиоценозов, в ВИЗР разработана новая парадигма дальнейшего развития, как фундаментальных основ науки, так и стратегии ее практической реализации. Решение этой крупной стратегической задачи стало возможным лишь на основе системного подхода к сравнительному анализу становления и эволюции экосистем различных типов, в том числе агроэкосистем, специфики их функционирования и особенностей взаимодействий, образующих эту систему сообществ биотрофов.

Основополагающей позицией новой парадигмы и ее концептуального выражения послужило представление об агробиоценозах как антропогенной монодоминантной системе, отличающейся от природных экосистем спецификой структурно-функциональной организации и своеобразием взаимодействий растений-эдификаторов и консументов первого и второго порядков. Агробиоценоз создается человеком в рамках сложных природных экосистем и целью его функционирования является получение максимальной продукции от возделываемых сельскохозяйственных растений.

На этой основе разработана новая концепция оптимизации фитосанитарного состояния агробиоценозов, предусматривающая биоценотический подход к построению защитных мероприятий, направленных на управление структурно-функциональной организацией агроэкосистем, в том числе процессов флуктуаций и сукцессий, то есть изменениями видового состава сообществ, усиления средоулучшающих и ресурсовозобновляющих функций агробиоценозов, агроэкосистем и агроландшафтов. Такой подход делает возможным управление не только ди-

намикой численности вредных и полезных видов в агробиоценозах, но и их ответными реакциями на экзогенные воздействия. При этом основной мишенью построения систем управления функционированием агробиоценозов является триотроф: растение-продуцент – консументы первого порядка (фитофаги) – консументы второго порядка (энтомофаги).

В то же время ориентация стратегии защиты растений на разработку методов и приемов биоценотического регулирования функционированием агроэкосистем выдвигает сложнейшие для их теоретической и практической реализации проблемы, поскольку касается управления весьма сложными биологическими системами, к которым относятся агроэкосистемы и агроландшафты. Это, в свою очередь, потребует определенного уровня научного обеспечения. Исходя из этого к числу основных проблем теоретической и практической защиты растений следует отнести проблему разработки на новой основе мероприятий, направленных на предотвращение или сдерживание возникновения стрессовых ситуаций в агроэкосистемах под влиянием человеческой деятельности, в том числе и в результате нерегламентированного применения средств защиты растений.

Таким образом, совершенствование систем защиты сельскохозяйственных культур от вредных организмов путем перехода к антропогенному управлению динамикой численности и адаптивными реакциями гетеротрофов в агроэкосистемах является одной из важнейших народнохозяйственных, социальных и природоохранных проблем, связанных с фитосанитарной безопасностью агроэкосистем.

Часть 1

Формирование агроэкосистем. Во второй половине XIX и особенно в XX столетии в результате роста народонаселения, интенсификации промышленного производства, сельского хозяйства возросло антропогенное воздействие на глобальные природные процессы в биосфере Земли. Многие из этих процессов в силу глубины и широты проявлений приобрели общепланетарный характер, что, по мнению ряда специалистов, может спровоцировать глобальный экологический кризис [Завадский, Колчинский, 1977; Федоров, 1977; Жерихин, 1979, 2003; Реймерс, 1983; Трусов, 1983; Будыко, 1984; Алимов и др., 2004; Васильев, 2005; Васильев, Васильева, 2005 и др.].

Антропогенные факторы часто оказывают более значительное воздействие на биосферу по сравнению с естественными факторами, что по своим масштабам сопоставимо с геологическими катаклизмами, коренным образом изменяющими животный и растительный мир планеты. Человеческое общество, по свидетельству К.М.Завадского, Э.И. Колчинского [1977], стало новым фактором эволюции, под влиянием которого все более интенсивно перестраиваются не только отдельные сообщества, но и вся биосфера в целом. Б.С.Соколов [2011] считает, что эволюция земной биосферной системы, охватывающая и другие геофизические оболочки, прошла через ряд планетарных кризисов, изменяясь в своем темпе. Можно полагать, что происходящие в настоящее время негативные процессы в биосфере Земли являются одним из очередных подобных кризисов, связанных с антропогенными причинами.

Учитывая возрастающее влияние человеческой деятельности на биосферу, в системе геосферных оболочек Земли по предложению Д.Н.Анучина [1902] была выделена особая оболочка – антропосфера. Эта созданная человеком сфера делится на агросферу (где функционируют агроэкосистемы) и техносферу, включающую урбосферу. Агросфера, по свидетельству Л.О.Карпочевского, Н.И. Шевяковой, Т.А. Зубковой, М.В.Бганцевой и Ю.Г.Маджудиной [2009], в настоящее время занимает под посевами и посадками сельскохозяйственных растений 17% суши, и на 20% суши располагаются пастбища и сенокосы [Соколов, 2011]. При этом считается, что агросфера сохраняет зависимость от абиотических факторов среды (рельефа, климата, почвы, образующей породы и т.д.).

Обсуждая проблему экологического прогнозирования последствий антропогенного воздействия на биосферу, В.В. Жерихин [1979] считает необходимым выделение, как особых категорий, локальных или местных нарушений и «глобальных» нарушений – т.е. суммарных реакций биомов и биосферы в целом, протекающих в ответ на суммарный эффект деятельности человека.

Н.П. Федоренко и Н.Ф. Реймерс [1983], анализируя отрицательные последствия антропогенного воздействия на биосферу Земли, выделяют три пространственных уровня экологических изменений – локальный, региональный и глобальный. Локальные проявления действия антропогенных факторов авторы относят к первому пространственному уровню. Второй пространственный уровень отри-

цательного антропогенного воздействия – региональный, который выражается в деструкции крупных экологических систем. Глобальные воздействия хозяйственной деятельности человека на биосферу в целом авторы относят к третьему пространственному уровню. По их мнению, в случае проявлений глобальных антропогенных воздействий меры, используемые для предотвращения локальных и региональных последствий, бесполезны. Аналогичного деления последствий антропогенного воздействия на биосферу при разработке системы экологического мониторинга придерживаются и М.И. Будыко [1980], В.А. Ковда и А.С. Керженцев [1983] и др.

Накопленные к настоящему времени в мировой литературе сведения о локальных и региональных уровнях экологических изменений под влиянием все усиливающегося антропогенного воздействия свидетельствуют о глубокой трансформации как природных, так и искусственных экосистем, что отражается на их структурно-функциональной организации и динамических процессах [Трусов, 1983; Будыко, 1984; Жученко, 1994, 2004; Васильев, 2005; Пегов, 2007, 2009; Павлюшин, 2009, 2011].

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. При этом нарушения структурной организации и функционирования экосистем резко изменяют их динамические качества, повышают как эволюционную, так и циклическую подвижность, снижают степень интегрированности и надежности систем [Холинг, 1982; Реймерс, 1983; Жерихин, 2003]. Одним из фундаментальных выводов биоэкологической теории, как считает И.В. Круть [1978], явилось установление противоречий между стратегиями природы и человека. Природа стремится к усложнению и поддержанию структурно-таксономического многообразия экосистем, в то время как деятельность человека нарушает природное разнообразие в целях получения максимальной продукции.

В связи с этим одной из важнейших задач, стоящих перед человечеством в современный период антропогенеза, является поиск, разработка и практическая реализация методов предотвращения и ликвидации негативных изменений как глобальной экологической системы, так и экологических систем более мелких масштабов. Эти задачи, как подчеркивают К. Уатт [1971], Е.К. Федоров [1977], В.В. Жерихин [1979], Н.Ф. Реймерс [1983], А.Ф. Емельянов [2004] и А.Г. Васильев [2005], необычайно многообразны и сложны для решения в связи с особенностями структурно-функциональной организации крупных биологических систем и специфики их реактивности на экзогенные воздействия. Существование в экосистемах каналов управления, цепных реакций и неустойчивых состояний создает возможность «сдвига в сторону от нормы» крупных стихийных процессов относительно малыми средствами.

По современным представлениям вся эволюция биологических систем включает в себя этапы зарождения, возникновения и становления жизни, завершившиеся развитием многоклеточных организмов. Последний этап разделяется на периоды, характеризующиеся различной сте-

пенью усложнения организации организмов и повышении их функциональной роли в ценозах.

Анализируя генезис функциональной системы живой природы на основе принципов дивергенции и интеграции элементов, К.М. Хайлов [1970] выделил несколько этапов становления связей в системе биогеоценоза: 1) система первичного ценоза, связанная с появлением органических высокомолекулярных структур, способных к обмену с окружающей средой, но не обладающих ни гетеротрофным, ни автотрофным синтезом; 2) система биоценоза, возникшая как результат разделения функций между автотрофами и гетеротрофами (к этому этапу относят и начало становления первичных биоценологических связей); 3) становление разнообразных связей в системе биогеоценоза, ознаменовавшееся формированием фито-и-зооценозов.

Одним из основных путей эволюции организмов справедливо считают эволюцию типов питания и энергообмена [Покровский, 1966; Слоним, 1971; Уголев, 1985 и др.]. На основе многообразия типов питания и обмена веществ возникли пищевые отношения между организмами в ценозах. Дальнейшая эволюция органического мира породила новые типы межвидовых отношений – бинарные и полиарные формы: появились симбиоз и паразитизм.

Существование в сообществах обеспечивается свойствами организмов противостоять вредным действиям биотических и абиотических компонентов среды. Присущая всем живым организмам толерантность выступает в сообществах как главнейшее средство, позволяющее организму не только приспосабливаться к факторам живой и неживой природы, но и утилизировать все полезное для своего существования, развития и размножения.

Все многообразие взаимоотношений на организменном уровне делится на две категории, являющиеся двумя сторонами процесса эволюции биосферы: 1) связи генеалогические, объединяющие отношения предков и потомков в пределах одного вида; 2) связи экологические, отражающие различные формы взаимодействия между особями разных видов. Необходимо подчеркнуть, что как генеалогическая, так и экологическая категория связей включает три формы взаимосвязей между организмами: вещественный, энергетический и информационный. Несмотря на то что в известной мере от предков к потомкам передается некоторый запас вещества и энергии, главным в первой категории связей является информационный канал. Информационные и энергетические связи относятся к основным компонентам биологических систем, в том числе и надорганизменным – биогеоценозам и агробиоценозам.

Природные биогеоценозы, формирующиеся путем длительной сопряженной эволюции продуцентов и консументов всех уровней, принято считать одним из важнейших уровней целостности [Арнольди К.В., Арнольди Л.В., 1963; Бей-Биенко, 1967; Ляпунов, 1970; Тимофеев-Ресовский, 1970; Камшилов, 1974; Абакумов, 1975 и др.]. Под естественными биогеоценозами Н.Ф. Реймерс [1980, 1990] понимает «саморазвивающиеся и самоорганизующиеся открытые (вещественно или только термодинамически), определенным образом упорядоченные вещественно-энергетические совокупности однородных или разнородных составляющих, существующие и управляемые как относительно устойчивое единое целое за счет

закономерного взаимодействия, распределения и перераспределения имеющихся поступающих извне и продуцируемых совокупностью веществ, энергии и информации и обеспечивающие преобладание внутренних связей над внешними». Аналогичного мнения придерживаются О.П. Негрбов, В.Д. Логвиновский, Ю.В. Яковлев [2010]. Биогеоценозы представляют собой сложные высокоорганизованные динамические системы, сбалансированные по степени разнообразия видов и обладающие упорядоченностью вещественно-энергетических и информационных связей между компонентами. Эти экологические системы характеризуются наличием генетических, ауто- и синэкологических и эволюционных регуляторов, определяющих структурно-функциональную целостность разнообразия видов. Биогеоценозы выполняют в биосфере важнейшие функции, заключающиеся в непрерывно текущем процессе биогенного накопления, трансформации и перераспределения поступающей от Солнца к Земле энергии и поддержания на планете круговорота химических веществ [Ковда, 1974].

Согласно Е.М. Лавренко [1959] биогеоценоз является функционально-хорологической единицей биоценологического покрова. Структурно его можно изобразить так: биогеоценоз = биоценоз (фитоценоз+зооценоз) + биотоп. Как правило, границы отдельного биогеоценоза определяются фитоценозом. Фитоценоз относят к наиболее существенной части биогеоценоза, ему принадлежит наибольшая биогеоценообразующая роль, именно в нем происходит процесс связывания солнечной энергии в растениях [Федоров, Гильманов, 1980]. Растения, составляющие фитоценоз, определяют уровень и характер (специфику) вещественно-энергетических взаимодействий гетеротрофного населения биогеоценоза, темпы, направленность их дивергентной и конвергентной эволюции. Фитоценоз формирует специфическое информационное или так называемое «сигнальное поле»; определяет пространственные и временные границы, облик сообществ, структуру популяций, облик гетеротрофов различной систематической принадлежности.

По мнению Е.М. Лавренко [1959], растениям и их сочетаниям – растительным сообществам принадлежит основная роль во всех процессах, сформировавших биосферу. Эти процессы преобразования непрерывны и их характер в большей степени зависит от состава и структуры фитоценозов. Особенно большую роль, как утверждает автор, в средообразовании и трансформации вещества и энергии играют доминирующие растения (эдификаторы), т.е. господствующие виды.

К числу важнейших механизмов обеспечения биоценологической стабильности в экосистемах следует отнести иммуногенетические свойства как растений-продуцентов, так и консументов всех трофических уровней.

Существование в пищевых цепях возможно лишь при наличии совершенных приспособлений для добычи пищи, совершенных механизмов защиты от выедания на всех уровнях организации, т.е. при наличии у организмов системы защиты – иммунитета. В то же время, согласно основным положениям трофологии (термин А.М. Уголева), организмы в цепях питания должны обладать известной фагичностью, т.е. иметь питательную ценность и способность быть ассимилированными, и в связи с этим

становится очевидной известная относительность защитных функций иммуногенетических систем организмов.

Бурное развитие в последние годы теоретических разработок как в области общей иммунологии о становлении, эволюции и функциях иммунитета у разных таксономических групп организмов к стрессам различной природы, так и в области биоценологии способствовало развитию представлений о структурной организации иммуногенетической системы семенных растений и ее функционировании в ценозах.

Накопленные к настоящему времени сведения о проявлении устойчивости организмов разных таксономических групп к повреждающему воздействию биотических и абиотических факторов свидетельствуют, что иммунитет разнообразен по своему происхождению, механизмам, но имеет общебиологическое значение и общие для всех организмов функции.

С эволюционных позиций иммунитет рассматривается в качестве механизма защиты структуры и функционирования как индивидуализированных экологических систем, то есть видов, так и многокомпонентных биологических сообществ. Выступая в качестве важнейшего механизма стабильности сосуществования организмов в цепях питания, иммунитет, тем самым, обеспечивает устойчивость функционирования экологических систем. Арсенал защитных механизмов того или иного биологического вида, в том числе и растений, определяется особенностями его структурно-функциональной организации и местом в эволюционной иерархии видов [Галактионов, 1975; Петров, 1976; Вилкова, 1980; Румянцев, 1984; Шапиро, 1985; Вилкова, Иващенко, 2001; Вилкова, Фасулати, 2001; Вилкова и др., 2004, 2005; Павлюшин и др., 2008а]. Согласно общим положениям иммунологии иммунитет того или иного вида проявляется только в процессе взаимодействия между членами специфических экологических систем, выступая в форме взаимодействия фенотипов.

Все это определяет высокую степень способности природных экосистем к саморегуляции и стабильности функционирования. Такие системы характеризуются преобладанием стабилизирующей формы естественного отбора над его движущей формой. Это приводит к тому, что все эволюционные процессы в природных биогеоценозах происходят плавно и замедленно, под жестким контролем механизмов ценотической регуляции, без резких изменений в составе видов, населяющих биоценоз, и в структуре их популяций, и при сохранении биоценологических связей. Эволюционные явления такого типа именуют «когерентной эволюцией», т.е. согласованной между всеми компонентами ценоза, обладающей чрезвычайно высоким буферным эффектом [Красилов, 1969, 1986; Жерихин, 1979; Васильев, 2005]. Считается, что реальные темпы эволюции в живой природе на 5–6 порядков ниже потенциальных.

При экзогенной трансформации экосистем, важнейшими причинами которой в настоящее время являются длительные и массированные неблагоприятные антропогенные воздействия, эволюционные процессы приобретают форму так называемой «некогерентной эволюции» (не согласованной между компонентами ценоза), когда регулирующее действие ценотических механизмов ослабевает и определяющими в таких случаях становятся лишь популяционно-генетические механизмы [Жерихин, 1979,

2003]. Типичными примерами несбалансированных экосистем с нарушенными биоценозными структурами, где складываются особые условия для проявления некогерентной эволюции, являются вторичные искусственные культурные экосистемы – агробиоценозы, пастбищные экосистемы, культурные лесные экосистемы [Красилов, 1969, 1986; Ковда, 1974; Завадский, Колчинский, 1977; Жерихин, 1979, 2003; Жученко, 2004; Васильев, 2005; Васильев, Васильева, 2005 и др.].

Искусственные биоценозы – *агробиоценозы* составляют особую категорию экосистем. Агробиоценозы рассматриваются как рукотворные экосистемы, составляющие в системе живой природы один из уровней структурной организации биосферы [Усков, 1974].

Различают два типа искусственных систем – агробиоценозы полевых культур и агробиоценозы защищенного грунта, характеризующиеся спецификой онтогенетического формирования, особенностей взаимодействий продуцентов-растений и консументов первого и второго порядка.

Касаясь классификации функционирующих в настоящее время агроэкосистем, А.А.Жученко [2010] предлагает различать их в зависимости:

- от целевого использования – пашенные, садовые, луговые, пастбищные и др. агроэкосистемы;
- от технологии возделывания – полевые (богарно-орошаемые) и защищенного грунта;
- от доминирующих видов растений – зерновые, садовые, овощные, кормовые и др.;
- от использования фитомассы – пастбищные, сенокосные и др.;
- от влияния на окружающую среду – природоохранные, природодеградационные, средоулучшающие, ресурсообеспечивающие;

от специализации – животноводческие и комплексные.

Г.Я. Бей-Биенко [1972], проводя анализ функционирования агробиоценозов, отмечает, что «агробиоценозы существенно отличаются от первичных ценозов не только высоким доминированием отдельных немногих видов, но другими признаками, а именно: а) растительный покров агробиоценозов составляет человек и слагается из одного или немногих видов возделываемых культурных растений; б) устойчивость растительного покрова, а отсюда и всего комплекса организмов в агробиоценозе определяется деятельностью человека, без которого агробиоценозы самостоятельно существовать не могут; в) регулярное изъятие биологической продукции в виде урожая восполняется применением соответствующей агротехники; г) смена агробиоценозов в результате замены одного вида культурного растения другим». На эти же различия указывает и А.А.Жученко (2010), который подчеркивает, что бесспорно, принципиальное отличие агроэкосистем от естественных природных комплексов заключается в регулярном изъятии человеком большей части биопродукции первых, чем нарушается естественная система пищевых цепей и трофических уровней.

По мнению В.Н. Сукачева [1974] и А.Н. Ускова [1974], этот тип организации биоценозов, имеющий сравнительно короткую историю по отношению к природным биоценозам, создается человеком по заранее намеченному плану на месте уничтоженных растительных сообществ и

является легко разрушаемым образованием, не способным сколько-нибудь длительно существовать без поддержки человека.

В искусственных биогеоценозах снизилось значение естественного отбора до минимума, но вслед за этим появился мощный фактор, действующий на все компоненты сообществ – деятельность человека, что зачастую отрицательно сказывается на их функционировании, фитосанитарном состоянии и продуктивности. Структура комплексов агробиоценоза как монодоминантных систем определяется возделываемой культурой [Бей-Биенко и др., 1966; Шапиро и др., 1979]. В то же время А.А. Жученко [2004] подчеркивает общепланетарное значение самих агроэкосистем, оказывающих существенное влияние на динамику биосферных процессов на Земле. Автор приходит к выводу о неизбежности негативных последствий этого влияния при ориентации господствующих ныне систем агропроизводства на преимущественно химико-технологическую интенсификацию. Планетарная роль агроэкосистем, по его мнению, проявляется в ускоренной деградации среды обитания человека и других живых организмов за счет все возрастающих масштабов водной и ветровой эрозии почв, их опустынивания и засоления, загрязнении окружающей среды токсическими веществами (пестицидами, тяжелыми металлами, радионуклидами и др.).

Агробиоценозы начали формироваться в неолите, точнее в кампинийском периоде неолита, датируемом X–V тысячелетиями до н.э. [Синская, 1969], что связано с началом земледелия в период одомашнивания растений и расширения площадей их возделывания. Одомашнивание растений привело к изменению экологической и социальной обстановки на Земле, что создало предпосылки для первого демографического взрыва [Вишневецкий, 1973].

Настоящее полеводство сформировалось значительно позднее – лишь в железном веке. Для каждого из исторических этапов развития человеческого общества характерны определенные системы земледелия и каждый из этих этапов отражался на эволюции агробиоценозов [Шапиро, Вилкова и др., 1979; Шапиро, 1988; Шапиро, Вилкова, 1989]. Для раннего земледелия характерны полидоминантные агробиоценозы, представленные смесью различных культур. Введение паровой системы выращивания сельскохозяйственных культур способствовало возделыванию монодоминантных посевов [Туганов, Киреева, 1986]. Первыми были введены в культуру наиболее важные для человека растения – зерновые злаки (пшеница, полба двузернянка, ячмень, рожь, просо), горох, бобы, чечевица, лен, конопля и др. И.Д.Шапиро [1985], рассматривая генезис агробиоценозов, подробно описывает их становление и развитие на разных этапах развития земледелия. Автор отмечает, что в начале формирования, в периоды рабовладельческого и феодального строя это были небольшие разрозненные массивы в горных и предгорных зонах и по долинам рек. И только с переходом к капиталистическому (товарному) способу производства удельный вес угодий расширяется и агробиоценозы получают существенное развитие. Поражает в истории земледелия, пишет П.М.Жуковский [1971], что почти все современные культурные растения были одомашнены еще за несколько тысяч лет до нашей эры. И, несмотря на то, что доместикация осуществлялась в пределах ничтожно малого в

масштабах эволюции, промежутка времени, в ее процессе произошла значительная реорганизация свойств окультуренных растений по сравнению с их исходными формами, что явилось закономерным результатом так или иначе осуществляемой селекции. Прimitивный отбор, наряду с переносом диких форм в новые условия, начался еще на самых ранних этапах окультуривания растений. При этом основной тенденцией в селекционных преобразованиях растений, сохранившей свое значение и в современной селекции, явилось получение форм с улучшенными хозяйственно-ценными признаками [Вавилов, 1966, 1987; Синская, 1955, 1969; Жуковский, 1971; Жученко, 1988, 2004; Павлюшин, 2009 и др.]. В результате, именно для этих частей растений характерен наиболее ярко выраженный полиморфизм.

В качестве основной базы осуществляемой селекции человек использовал полиморфизм исходных популяций растений. Отбор человеком растений шел по пути повышения их общей продуктивности, обогащения используемых органов растений веществами в легкоусвояемой форме, с одной стороны, и, с другой стороны – в направлении снижения уровня содержания веществ, ухудшающих качество продукции. Культурные формы растений стали отличаться от своих дикорастущих сородичей значительно более высокой фотосинтетической активностью, что обеспечило интенсивное накопление ими вещественно-энергетических ресурсов. В результате в настоящее время биологическая продуктивность агроэкосистем более чем в тысячу раз превышает продуктивность природных фитоценозов [Жученко, 1988, 2004].

Однако, как указывает А.А.Жученко [2004], «...ни один признак нельзя изменить изолированно от остальной генетической системы, поскольку самый незначительный отбор действует на организм в целом». В связи с этим селекция изменила не только непосредственно селективируемый признак, но и привела в порядке коррелируемого ответа к существенному изменению многих строго стабилизированных в процессе предшествующей эволюции свойств растений. Особенно серьезные изменения в архитектонике и биологии возделываемых растений произошли в середине XX века, когда для конструирования новых форм селекционеры стали широко применять межвидовую гибридизацию, а затем и методы генной инженерии.

Генетическая природа культурных форм растений часто гораздо сложнее, чем у их диких сородичей, на что указывал еще Н.И. Вавилов [1966]. При этом важно отметить, что в процессе доместикиции растений подверглась существенной трансформации и их иммуногенетическая система, в результате чего снизилась ее защитная функция. Иными словами, селекция растений на высокую потенциальную продуктивность нередко ведет к значительному ослаблению иммунологических свойств у возделываемых форм растений по сравнению с дикорастущими и приводит к снижению их экологической устойчивости [Шапиро, Вилкова, 1981; Шапиро, 1985; Вилкова, 1980, Вилкова и др., 2001; Жученко, 1988, 2004 и др.].

Созданные человеком формы растений не способны длительно существовать в дикой природе, они немедленно элиминировались бы естественным отбором. К одной из важных причин этого конечно следует отнести и снижение защитных свойств иммунологических барьеров. Создав необходимые формы растений, человек был вынужден

взять на себя заботу о них, в том числе и защиту от вредных организмов. В то же время общепризнано, что использование устойчивых к вредителям и болезням сортов сельскохозяйственных культур является основой фитосанитарной оптимизации агроэкосистем. Стало очевидно, что устойчивые к биотическим и абиотическим воздействиям сорта сельскохозяйственных культур наиболее полно решают задачи энерго- и ресурсосбережения, охраны биосферы от загрязнения пестицидами и управления продуктивностью и фитосанитарным состоянием агроэкосистем. Широкое использование стрессустойчивых сортов сельскохозяйственных культур является одним из важнейших рычагов снижения численности популяций вредных и полезных организмов и их адаптивной изменчивости в агроэкосистемах [Шапиро, 1966, 1976, 1985, 1988; Шапиро и др., 1976, 1979; Фадеев, Новожилов, 1984].

Вопрос об историческом возрасте становления системы «растение – фитофаг» решается в основном исходя из возраста растения-хозяина. Переход фитофагов с естественных биогеоценозов на искусственные произошел, по мнению В. Тишлера [1971] и И.Д.Шапиро [1985], с началом земледельческой культуры и в той или иной мере осуществляется и в настоящее время.

С началом земледельческой культуры связан новый этап в развитии взаимосвязей растений и их консументов. Возникновение изолированных друг от друга очагов земледелия, характеризующихся разными экологическими условиями и отсутствием обмена между племенами, способствовало развитию полиморфизма растений и изменило взаимоотношение фитофагов с продуцентами.

Селекция на повышение продуктивности растений и улучшение качества продукции без учета фитосанитарного фактора, что особенно характерно для селекции сегодняшнего дня, способствовало обострению проблем защиты растений [Шапиро, 1966; Шапиро, Вилкова, 1972; Шапиро, Новожилов, Вилкова, 1975].

Скопления на больших площадях однородных растений создало не только благоприятные условия для их использования в пищу гетеротрофами, но и сказалось на микроклимате и других экологических условиях, определивших характер специализации многих видов фитофагов. Принципиальные отличия агробиоценозов – это смена экологической обстановки на полях в пространстве и времени, и концентрация одного какого-либо вида растений на значительных территориях с резко ослабленной иммунной защитой вследствие окультуривания растений. По мере совершенствования сельскохозяйственного производства изменялся сортовой состав и технология выращивания различных культур. Воздействие человека на агробиоценозы прогрессивно усиливается за счет использования наиболее интенсивных сортов и широкого одностороннего использования удобрений и крупномасштабного применения пестицидов, что усилило пресс на гетеротрофный компонент агроценозов. Это приводит к дальнейшему обеднению видового разнообразия, снижению численности и эффективности энтомофагов.

Примером исторической давности формирования взаимосвязей растений и насекомых могут служить пшеница и ее широко распространенные специализированные вредители – шведские мухи, переход которых на культурные злаки произошел, по оценкам разных авторов, примерно

10–15 тыс. лет назад. И.Д.Шапиро [1964] полагает, что первой культурой, освоенной шведскими мухами, была пшеница. Это находит подтверждение в том, что пшеница оказалась общим кормовым растением для дифференцировавшихся в дальнейшем двух видов мух – овсяной (*Oscinella frit* L.) и ячменной. (*O. pusilla* Meig.). Считают, что вслед за этой культурой шведские мухи перешли на питание ячменем, который начал выращиваться в Египте 6–7 тыс. лет до нашей эры [Вульф, 1944], а в Швейцарии – 5 тыс. лет до нашей эры [Жуковский, 1950]. Наиболее «молодыми» из культурных злаков считают овес и рожь: первые упоминания о культуре песчаного овса относятся к 4-му веку до нашей эры, рожь как культура известна, начиная с бронзового века.

Значение многих видов, как серьезных вредителей, возросло сравнительно недавно – лишь с началом перехода сельского хозяйства к товарному производству [Шапиро, 1964]. Об этом свидетельствуют многие факты. Так, первичной родиной культурного винограда считают Евразию. На родине филлоксеры (*Viteus vitifolii* Fitch.) в юго-восточной части Северной Америки в результате сопряженной эволюции винограда с филлоксерой, милдью и оидиумом возникли резистентные виды, такие как *Vitis riparia*, *V. berlandieri*, *V. cordifolia*, *V. rupestris*, *V. cinerea* [Жуковский, 1971; Вердеревский, Войтович, Найденова, 1972]. В то же время за пределами эндемичного ареала этих видов все виды винограда сильно повреждаются филлоксерой. Этот вид проник в Европу в XIX веке из юго-восточной части Северной Америки и стал постоянной угрозой корнесобственного винограда.

Представитель средиземноморской фауны – стеблевой мотылек *Ostrinia nubilalis* Hbn., характеризующийся широкой полифагией, с переходом на питание культурными растениями приобрел ряд приспособительных черт, способствовавших становлению его агрессивным вредителем [Фролов, 1993, 1994, 1994а]. Появление в районах Юго-Западной Европы кукурузы, которое датируют концом XV – началом XVI века, можно считать началом становления взаимоотношений этой культуры с новым для нее вредителем – стеблевым мотыльком. В южных районах бывшего СССР переселение мотылька на кукурузу произошло позднее, вместе с введением кукурузы в широко возделываемую культуру [Шапиро, 1976].

Еще в доколумбовские времена культура картофеля широко распространилась в Америке. Несмотря на отсутствие в Южной Америке колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say), П.М.Жуковский [1971] считает применимой к этому вредителю концепцию сопряженной эволюции хозяина и паразита на их родине. Колорадский жук и *Lycopersicon* не имеют узко локализованной общей родины. Большинство видов рода *Leptinotarsa* обитает в Мексике и питается на диких пасленовых [Богданов-Катков, 1947; Жуковский, 1971; Тишлер, 1971]. Завоевание Мексики повлекло за собой переселение народов, а вслед за ними переселение и пасленовых в новые районы. Вид *Leptinotarsa multilineata* Stål, считавшийся исходной формой *L. decemlineata* Say, последовал за кормовыми растениями. И лишь в XIX веке, т.е. всего около 120 лет тому назад, колорадский жук перешел на культурный картофель, что вызвало экологический взрыв его размножения. В Европу колорадский жук проник во времена первой

мировой войны и распространился в настоящее время на восток Евразии.

Предпосылки для очагового повышения уровня численности вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) могли сложиться после окультуривания человеком пшениц и формирования значительных площадей, занятых посевами [Вилкова, Виноградова, Поляков, Шапиро, 1969; Дерев, 1975]. Стихийная селекция, приведшая к преобладанию в посевах неустойчивых к этому вредителю сортов пшеницы, подготовила условия для появления частых и устойчивых периодов массовых размножений черепашки [Шапиро, 1965, 1966; Шапиро, Вилкова, 1968, 1969, 1973; Вилкова, Виноградова, Поляков, Шапиро, 1969; Шапиро, Новожилов, Вилкова, 1976].

Как правило, переход насекомых с дикой растительности на культурную значительно повышает их биотический потенциал и расширяет ареал. Показательны в этом отношении примеры распашки прерий в США, целины в Казахстане и превращения их в территории, занятые посевами культурных злаков. В Казахстане из 330 видов вредителей, обитавших до массовой распашки целины на посевах пшеницы, сохранилось лишь 142 вида. Однако одновременно с обеднением видового состава плотность вредителей значительно возросла [Бей-Биенко 1961; Григорьева, 1965]. Одной из основных причин огромного по масштабам, массового размножения серой зерновой совки (*Apamea anceps* Schiff.) в бывшем СССР в зоне освоения целинных и залежных земель было появление огромных территорий, занятых посевами пшеницы, что привело к улучшению условий питания вредителя. Льянной скрытнохоботник (*Ceutorrhynchus sareptanum* Schultz) в центральной Сибири перешел со своего основного кормового растения – дикого многолетнего льна – *Linum perenne* на культурный лен – *L. usitatissimum*. Благодаря широким кормовым возможностям (посевы культурного льна) ареал долгоносика стал энергично расширяться [Лукиянович, 1937].

Аналогичный пример произошел с капустной совкой (*Barathra brassicae* L.), вспышка размножения которой началась в 1964 г. в центральных областях европейской части бывшего СССР [Шапиро, 1966]. История еще не знала такого массового размножения этого вида. Численность гусениц на полях достигала в 1965 г. 500 и более особей на квадратный метр. Обычно же этот широко распространенный многоядный вид отмечался в различных частях своего ареала в умеренной численности. Капустная совка повреждает многие культурные растения, принадлежащие к самым различным семействам (Brassicaceae=Cruciferae, Fabaceae=Leguminosae, Moraceae, Papaveraceae, Chenopodiaceae, Asteraceae=Compositae, Liliaceae и многие другие), однако наиболее известна как вредитель капусты. В результате на территории ряда областей центральной черноземной полосы РСФСР и Украины, где капустная совка развивается в двух поколениях, в 1964 и 1965гг. она проявила себя как небывало агрессивный вредитель, уничтожавший почти все, что встречалось на ее пути. Капустная совка не только погубила посевы многих полевых культур (гороха, сахарной свеклы, кукурузы, подсолнечника и др.), но и сильно повреждала многолетние насаждения (кустарники, яблоня, вишня и др.).

Свекловичный долгоносик (*Bothynoderes punctiventris* Germar) перешел с маревых растений азиатских солончаковых степей на питание нитрофильными растениями и стал серьезным вредителем сахарной свеклы на территории бывшего СССР и ФРГ. Почти одновременно с этим видом стала сильно вредить свекле и свекловичная муха (*Pegomyia betae* Curtis.), ранее питавшаяся дикорастущими маревыми.

Таким образом, история формирования агробиоценозов свидетельствует о том, что превращение ряда фитофагов и фитопатогенов в экономически значимые виды на основных сельскохозяйственных культурах, по сути дела, является результатом хозяйственной деятельности человека.

Широкое распространение и высокая вредоносность многих вредных видов биотрофов зерновых злаков, бобо-

вых, пасленовых, технических и других культур вынуждает ежегодно осуществлять крупномасштабные мероприятия по их химической защите. Это потребовало развития, как теоретических основ науки, так и решения практических задач оптимизации фитосанитарного состояния агроэкосистем.

Характер функционирования и отклики разных типов агробиоценозов на экзогенные воздействия, обусловленные спецификой возделываемых культур, свойств их сортов, процессами адаптации растений и гетеротрофов, а также частотой и радикальностью изменений экологической обстановки будут рассмотрены во второй части следующей статьи.

Библиографический список (References)

- Абакумов В.А. Иерархичность организации биосферы. Методологические аспекты исследований биосферы. М.: 1975. С. 159–168.
- Алимов А.Ф. и др. (коллектив авторов) Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. Фундаментальные зоологические исследования. Теория и метод. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2004. 436 с.
- Анучин Д.Н. О задачах и методах антропологии. Русский антропологический журнал, 1902. N 1.
- Арнольди К.В., Арнольди Л.В. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме // Зоологический журнал. 1963. Т. 42. N 2. С. 161–183.
- Бей-Биенко Г.Я. О некоторых закономерностях изменения фауны беспозвоночных при освоении целинной степи // Энтомологическое обозрение. 1961. Т. 39. С. 5–33.
- Бей-Биенко Г.Я. Советская энтомология за 50 лет (1917–1967) // Энтомологическое обозрение. 1967. Т. 46. N 3. С. 505–550.
- Бей-Биенко Г.Я. и др. (сост.). Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Насекомые с неполным превращением. Л.: Наука. 1972. Т.1. 323 с.
- Богданов-Катьков Н.Н. Колорадский жук. М.: Огиз-Сельхозгиз. 1947. 197 с.
- Будыко М.И. Изменение термического режима атмосферы в фанерозое // Метеорология и гидрология. 1984. N 10. С. 5–10.
- Вавилов Н.И. Избранные сочинения. М.: 1966. 559 с.
- Вавилов Н.И. Происхождение и география культурных растений. Л.: Наука. 1987. 440 с.
- Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург. Академкнига. 2005. 640 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А. Эпигенетические перестройки популяций как вероятностный механизм наступления биоценологического кризиса. Вестник Нижегородского университета им. Н.И.Лобачевского. Серия биология. //Материалы VIII Всероссийского семинара «Популяции в пространстве и времени» (11–15 апреля 2005 г.) N 1. 2005. С. 27–38.
- Вилкова Н.А., Физиологические основы теории устойчивости растений к вредителям: автореф. дисс. докт. с.-х. наук. Л.: 1980. 48 с.
- Вилкова Н.А., Иващенко Л.С. Иммунитет растений к вредителям и его роль в биорегуляции агроэкосистем // Труды РЭО. Т. 72. 2001. С. 74–75.
- Вилкова Н.А., Фасулати С.Р. Изменчивость и адаптивная микроэволюция насекомых-фитофагов в агробиоценозах в связи с иммуногенетическими свойствами кормовых растений // Труды РЭО. СПб.: Наука. 2001. Т. 72. С. 107–129.
- Вилкова Н.А., Виноградова Н.М., Поляков И.Я., Шапиро И.Д. Состояние и перспективы разработки проблемы защиты посевов пшеницы от вредной черепашки *Eurygaster integriceps* Put. (Heteroptera, Scutelleridae) // Энтомологическое обозрение. 1969. N 1. С. 25–3.
- Вилкова Н.А., Сухорученко Г.И., Фасулати С.Р. Антропогенные факторы микроэволюции насекомых-фитофагов в агробиоценозах, включая трансгенные сорта картофеля // Трансгенные растения – новое направление в биологической защите растений // Материалы международной научно-практической конференции. Краснодар, 2003. С. 170–179.
- Вилкова Н.А., Сухорученко Г.И., Фасулати С.Р. Стратегия защиты сельскохозяйственных растений от адвентивных видов насекомых-фитофагов на примере колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) // Вестник защиты растений. СПб, 2005, N 3. С.3–15.
- Вишневский А.Г. Демографическая революция // Вопросы философии. 1973. N 2. С.53–64.
- Вульф Е.В. Историческая география растений. М.-Л.: 1944. 545с.
- Галактионов В.Г. Естественная природа иммунитета // Природа. 1975. N 12. С. 20–29.
- Григорьева Т.Г. Особенности формирования вредной фауны на полях пшеницы и задачи защиты растений в целинных районах Северного Казахстана и Заволжья // Труды ВЭО. 1965. N 50. С. 5–56.
- Деров А.И. Влияние кормовых растений на биотический потенциал вредной черепашки: автореф. дисс. канд. биол. наук. Пушкин. 1975. 25 с.
- Емельянов А.Ф. Эволюция наземной биоты в свете биогеографии. Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М.-СПб.: Товарищество научных изданий КМК. 2004. С. 216–242.
- Жерихин В.В. Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании. Экологическое прогнозирование. М.: Наука. 1979. С. 113–131.
- Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2003. 542 с.
- Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. Л.: Колос. 1971. 751 с.
- Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы). Кишинев. 1988. 767с.
- Жученко А.А. Стратегия адаптивной интенсификации сельского хозяйства (концепция). Пушино. ОНТИ ПНЦ РАН. 1994. 148 с.
- Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агрофиты (теория и практика). Монография. 2010. М.: Изд. Агрорус. 2004. Т. 1 – 690 с. Т. 2 – 466 с.
- Завадский К.М., Колчинский Э.И. Эволюция эволюции. Л.: Наука. 1977. 236 с.
- Карпачевский Л.О., Шевякова Н.И., Зубкова Т.А., Бганцова М.В., Маджугина Ю.Г. Город и биосфера. Международный научный и прикладной журнал «Биосфера». 2009. Т.1. N 2. С. 153–165.
- Камшилов М.М. Преобразование информации в ходе эволюции. М.: 1974. 64 с.
- Ковда В.А., Керженцев А.С. Экологический мониторинг: концепция, принципы организации // Региональный экологический мониторинг, М.: Наука. 1983. 264 с.
- Красилов В.А. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики. Материалы симпозиума. Владивосток. 1969. С. 12–30.
- Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток. ДВНЦ АН СССР. 1986. 140 с.
- Круть И.В. Введение в общую теорию Земли. 1978. Мысль. 368 с.
- Лавренко Е.М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. Полевая ботаника. М.: Изд. АН СССР. 1959. N 1. С. 13–70.
- Лежнев Э. Эволюция экосистем: основные этапы и возможные механизмы. // Журнал общей биологии. 2003. Т.64. N 5. С. 371–388
- Лукиянович Ф.К. Распространение льняного скрытнохоботника // Защита растений. 1937. В. 14. С. 25–39.
- Ляпунов А.А. О расселении биологии с позиций изучения живой природы как большой системы // Проблемы методологии системного исследования. М.: 1970. С. 184–226.
- Негров О.П., Логвинский В.Д., Яковлев Ю.В. Словарь эколога – 2-е издание переработанное. и дополненное. 2010. Воронеж. Издательско-полиграфический центр Воронежского государственного университета. 630 с.

- Павлюшин В.А., Вилкова Н.А., Сухорученко Г.И., Фасулати С.Р., Нефедова Л.И. Фитосанитарные последствия антропогенной трансформации агроэкосистем // Вестник защиты растений. 2008. N 3. С. 3–26.
- Павлюшин В.А., Вилкова Н.А., Сухорученко Г.И., Фасулати С.Р., Нефедова Л.И. Индуцированный иммунитет сельскохозяйственных растений и трансгенные сорта в решении проблем оптимизации функционирования агроэкосистем // АГРО-XXI. 2008а. 1–3. С. 9–14.
- Павлюшин В.А., Сухорученко Г.И., Фасулати С.Р., Вилкова Н.А. Колорадский жук: распространение, экологическая пластичность, вредоносность, методы контроля // Защита и карантин растений. 2009. N 3. С. 70–99.
- Пегов С. А. Устойчивое развитие биосферы. // Вестник Российской академии наук. 2007. Т. 77. N 12. С. 1069–1076.
- Пегов С. А. «Антропогенное воздействие на биосферу» // Труды института системного анализа РАН. 2009. Т.42. N 2.С. 140–149.
- Петров Р.В. Беседы о новой иммунологии. М.: Изд. Молодая гвардия. 1972. 224 с.
- Румянцев С.Н. Микробы, эволюция, иммунитет. Л.: Изд. Наука. 1984. 171 с.
- Реймерс Н.Ф. Экология человека: основные проблемы. Проблемы природоохранного просвещения. Новосибирск. 1980. С. 31–51.
- Реймерс Н.Ф. Системные основы природопользования // Философские проблемы глобальной экологии. Л.: Изд. Наука. 1983. С. 121–161.
- Синская Е.Н. Происхождение пшеницы // Проблемы ботаники, М.-Л.: Колос. 1963. II. С. 5–73.
- Синская Е.Н. Историческая география культурной флоры (на заре земледелия). Л.: Колос. 1969. 480 с.
- Слоним А.Д. Экологическая физиология животных. М.: Высшая школа. 1971. 448 с.
- Соколов Б.С. Палеонтология докембрия и акрозоны биосферной эволюции (к теории расширяющейся биосферы). Международный научный и прикладной журнал «Биосфера». 2011. Т.3. N 2. С. 155–163.
- Сукачев В.Н. Основные понятия о биогеоценозах и общее направление их изучения. Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука. 1974. С. 5–13.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. Структурные уровни биологических систем. Системные исследования. Ежегодник ин-та истории естествознания и техники. АН СССР. М.: Наука. 1970. С. 80–91.
- Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. М.: Колос. 1971. 465с.
- Трусов Ю.П. О предмете и основных идеях экологии. Философские проблемы глобальной экологии. М.: Наука. 1983. С. 79–92.
- Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. М.: Мир. 1971. 463 с.
- Уголев А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций: Элементы современного функционализма. Л.: Наука. 1985. 544 с.
- Фадеев Ю.Н., Новожилов К.В. Теоретические основы и практическое использование принципов интегрированной защиты растений. Научные основы защиты растений. М., Колос. 1984. С. 6–34.
- Федоренко Н.И., Реймерс Н.Ф. Экология и экономика – эволюция взаимоотношений. От «экономики природы» до «большой» экологии // Философские проблемы глобальной экологии. Наука. 1983. С. 230–277.
- Федоров Е.К. Экологический кризис и социальный прогресс. Л.: Гидрометеоздат. 1977. 176 с.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: Изд. МГУ. 1980. 464 с.
- Фролов А.Н. Изменчивость кукурузного мотылька и устойчивость к нему кукурузы: автореф. ... докт. дис. СПб, ВИЗР. 1993. 41с.
- Фролов А.Н. Формирование барьеров половой изоляции у кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis*: различие в стратегиях использования растений-хозяев // Общая биология. 1994. Т. 55, N 2. С. 189–197.
- Фролов А.Н. Закономерности расообразования растительноядных насекомых: *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera, Pyralidae) как модель // Общая биология. 1994а. Т. 55. 4–5. С. 464–476.
- Хайлов К.М. Системы и систематизация в биологии. // Проблемы методологии системного исследования. М.: Наука. 1970. С. 127–145.
- Холлинг К.С. Экологические системы. Адаптивная оценка и управление. М.: Мир. 1982. 396 с.
- Шапиро И.Д. Биологические основы построения систем мероприятий по защите кукурузы от шведской мухи: автореф. дисс. докт. биол. наук. Л.: ВИЗР. 1964. 46 с.
- Шапиро И.Д. Современное состояние проблемы устойчивости растений к вредителям. Общие вопросы теории иммунитета растений. Кишинев. 1965. С. 136–151.
- Шапиро И.Д. Проблема численности насекомых и селекция сельскохозяйственных культур // Общая биология. 1966. Т. 27. N 6. С. 423–435.
- Шапиро И.Д. Вопросы управления численностью вредных членистоногих в современных условиях научно-технического прогресса в сельском хозяйстве // Труды ВИЗР. 1976. 48. С. 5–13.
- Шапиро И.Д. Иммунитет полевых культур к насекомым и клещам. Л.: ЗИН АН СССР. 1985. 321 с.
- Шапиро И.Д. Экологические основы защиты растений от вредителей при возделывании сельскохозяйственных культур по интенсивной технологии на примере зерновых и зернобобовых культур. Л.: Изд. Лен. СХИ. 1988. 73 с.
- Шапиро И.Д., Вилкова Н.А. Иммунитет растений к вредителям // Сельскохозяйственная биология. 1969. Т. IV. N 6. С. 860–864.
- Шапиро И.Д., Вилкова Н.А. О природе иммунитета растений к вредителям // Сельскохозяйственная биология. 1972. Т. 7. N 6. С. 846–862.
- Шапиро И.Д., Вилкова Н.А. Значение пищевого фактора в проблеме вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) // Труды ВИЗР. 1976. 48. С. 14–29.
- Шапиро И.Д., Вилкова Н.А. Самозащита растений от вредителей: новая глава иммунологии. Будущее науки. Международный ежегодник. М.: Знание. 1981. 14. С. 244–261.
- Шапиро И.Д., Вилкова Н.А., Новожилов К.В., Воронин К.Е., Шапиро В.А. Эколого-физиологические основы триотрофа и стратегия защиты растений. Вопросы экологической физиологии насекомых и проблемы защиты растений // Труды ВИЗР. Л., 1979. С. 5–17.
- Шапиро И.Д., Новожилов К.В. Проблемы защиты растений от вредителей в условиях интенсификации и специализации сельскохозяйственного производства. Чтения памяти Н.А. Холодковского. Л.: Изд. Наука. 1979. С. 3–50.
- Шапиро И.Д., Новожилов К.В., Вилкова Н.А. Иммунитет растений к вредителям и вопросы стратегии и тактики защиты растений // Сельскохозяйственная биология. 1976. Т.1. С. 135–145.

Translation of Russian References

- Abakumov V.A. Hierarchy of organization in the biosphere. Methodological aspects of studies of the biosphere. Moscow: 1975. P. 159–168. (In Russian).
- Alimov A.F. et al. Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems. Fundamental zoological researches. Theory and methods. Moscow: KMK. 2004. 436 p. (In Russian).
- Anuchin D.N. About goals and methods of anthropology. *Russkii antropologicheskii zhurnal*, 1902. N 1. (In Russian).
- Arnoldi K.V., Arnoldi L.V. On the biocenosis as one of the basic concepts of ecology, its structure and volume. *Zool.* 1963. 42. N 2. P. 161–183. (In Russian).
- Bei-Bienko G.Y. et al. (Eds.). Insects and mites – pests of agricultural crops. Insects with incomplete metamorphosis. Leningrad: Nauka. 1972. V. 1. 323 p. (In Russian).
- Bei-Bienko G.Y. Some regularities in the change of the invertebrate fauna during the development of virgin steppe. *Entomologicheskoe obozrenie*. 1961. 39. N 1. P. 5–33. (In Russian).
- Bei-Bienko G.Y. Soviet entomology for 50 years (1917–1967). *Entomologicheskoe obozrenie*. 1967. V. 46. N 3. P. 505–550. (In Russian).
- Bogdanov-Katkov N.N. Colorado potato beetle. Moscow: Ogiz–Sel'khozgiz. 1947. 197 p (In Russian).
- Budyko M.I. Changes in the thermal regime of the atmosphere in the Phanerozoic. *Meteorologiya i gidrologiya*. 1984. N 10. P. 5–10. (In Russian).
- Derov A.I. Influence of forage plants on biotic potential of Sunn Pest. PhD in Biology Abstract. Pushkin. 1975. 25 p. (In Russian).
- Emel'yanov A.F. Evolution of terrestrial biota in the light of biogeography. Fundamental Zoological researches. Theory and methods. Moscow–St. Petersburg: KMK. 2004. P. 216–242. (In Russian).
- Fadeev Yu.N., Novozhilov K.V. Theoretical foundations and practical application of the principles of integrated plant protection. In: Scientific principles of plant protection. Moscow: Kolos. 1984. P. 6–34. (In Russian).
- Fedorenko N.A., Reimers N.F. Ecology and economy – evolution of the relationship. From «saving nature» to «big» ecology. In: Philosophical problems of global ecology. Science. 1983. P. 230–277. (In Russian).
- Fedorov E.K. Ecological crisis and social progress. Leningrad: Gidrometeoizdat. 1977. 176 p. (In Russian).
- Fedorov V.D., Gilmanov T.G. Ecology. Moscow: Izd. MSU. 1980. 464 p. (In Russian).
- Frolov A.N. Formation of reproductive barrier isolation against corn borer *Ostrinia nubilalis*: difference in strategies used by host plants. *Obshchaya biologiya*. 1994. V. 55, N 2. P. 189–197. (In Russian).

- Frolov A.N. Race formation in phytophagous insects: *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera, Pyralidae) as a model. *Obshchaya biologiya*. 1994a. V. 55. N 4–5. P. 464–476. (In Russian).
- Frolov A.N. Variability of corn borer and resistance of maize. DSc in Biology Abstract. St. Petersburg, VIZR. 1993. 41 p. (In Russian).
- Galaktionov V.G. Nature of natural immunity. *Priroda*. 1975. N. 12. P. 20–29. (In Russian).
- Grigorieva T.G. Peculiarities of formation of harmful fauna on fields of wheat and tasks of plant protection in virgin regions of Northern Kazakhstan and the Volga. *Trudy VEO*. 1965. N. 50. P. 5–56. (In Russian).
- Holing K.S. Ecological system. Adaptive assessment and management. Moscow: Mir. 1982. 396 p. (In Russian).
- Kamshilov M.M. Transformation of the information in the course of evolution. Moscow: 1974. 64 p. (In Russian).
- Karpachevskii L., Shevyakova N.A., Zubkova T.A., Bgantsova M.V., Madzugina Yu.G. City and the biosphere. *Biosfera*. 2009. V. 1. N. 2. P. 153–165. (In Russian).
- Khailov K. M. System and systematization in biology. In: Problems of methodology of system research. Moscow: Nauka. 1970. P. 127–145. (In Russian).
- Kovda V.A., Kerzhentsev A.S. Environmental monitoring: concept, principles of organization. Regional environmental monitoring, Moscow: Nauka. 1983. 264 p. (In Russian).
- Krasilov V.A. Phylogeny and systematics. In: Problems of phylogeny and systematics. Proceedings of the Symposium. Vladivostok: 1969. P. 12–30. (In Russian).
- Krasilov V.A. Unsolved problems in the theory of evolution. Vladivostok: DVNTs AN SSSR. 1986. 140 p. (In Russian).
- Krut I.V. Introduction to the general theory of the Earth. 1978. 368 p. (In Russian).
- Lavrenko E.M. Main regularities of plant communities and ways of learning. Field botany. Moscow: Izd. AN SSSR. 1959. N. 1. P. 13–70. (In Russian).
- Lekyavicius E. Ecosystem evolution: main stages and potential mechanisms. *Zhurnal obshchei biologii*. 2003. V. 64. N. 5. P. 371–388 (In Russian).
- Lukyanovich F.K. Distribution of linen weevil. *Zashchita rastenii*. 1937. V. 14. P. 25–39. (In Russian).
- Lyapunov A.A. On the biology from the standpoint of the study of nature as a great system. In: *Problemy metodologii sistemnogo issledovaniya*. Moscow: 1970. P. 184–226. (In Russian).
- Negrobov O.P., Logvinskiy V.D., Yakovlev Y.V. Ecologist's Dictionary. 2010. Voronezh: Voronezh State University. 630 p. (In Russian).
- Pavlyushin V.A., Sukhoruchenko G. I., Fasulati S.R., Vilkova N.A. Colorado potato beetle: distribution, ecological flexibility, harmfulness, monitoring methods. *Zashchita i karantin rastenii*. 2009. N 3. P. 70–99. (In Russian).
- Pavlyushin V.A., Vilkova N.A., Sukhoruchenko G.I., Fasulati S.R., Nefedova L.I. Phytosanitary consequences of anthropogenic transformation of agroecosystems. *Vestnik zashchity rastenii*. 2008. N 3. P. 3–26. (In Russian).
- Pavlyushin V.A., Vilkova N.A., Sukhoruchenko G.I., Fasulati S.R., Nefedova L.I. Induced immunity of agricultural plants and transgenic varieties in the solution of problems of optimization of functioning of agroecosystems. *AGRO–XXI*. 2008. N 1–3. P. 9–14. (In Russian).
- Pegov S.A. Human impact on the biosphere. *Trudy instituta sistemnogo analiza RAN*. 2009. 42. N. 2. With. P. 140–149. (In Russian).
- Pegov S.A. Sustainable development of the biosphere. *Vestnik Rossiiskoi akademii nauk*. 2007. V. 77. N 12. P. 1069–1076. (In Russian).
- Petrov R.V. Talks about new immunology. Moscow: Molodaya gvardiya. 1972. 224 p. (In Russian).
- Reimers N. F. Human ecology: basic problems. In: *Problemy prirodookhrannogo prosveshcheniya*. Novosibirsk: 1980. P. 31–51. (In Russian).
- Reimers N.F. Systemic way of nature. In: *Filosofskie problemy global'noi ekologii*. Leningrad: Nauka. 1983. P. 121–161. (In Russian).
- Rumyantsev S.N. Microbes, evolution, immunity. Leningrad: Nauka. 1984. 171 p. (In Russian).
- Shapiro I.D. Biological bases of construction of systems of measures for the protection of corn from *Oscinella*: DSc in Biology Abstract. Leningrad: VIZR. 1964. 46 p. (In Russian).
- Shapiro I.D. Current state of problem of plant resistance to pests. General theory of plant immunity. Chisinau. 1965. P. 136–151. (In Russian).
- Shapiro I.D. Ecological bases of protection of plants from pests during the cultivation of crops for intensive technologies on the example of grain and leguminous crops. Leningrad: Izd. Len. SKhL. 1988. 73 p. (In Russian).
- Shapiro I.D. Immunity of field crops to insects and mites. Leningrad: ZIN AN SSSR. 1985. 321 p. (In Russian).
- Shapiro I.D. Issues on the population management of harmful arthropods in modern conditions of scientific and technical progress in agriculture. *Trudy VIZR*. 1976. V. 48. P. 5–13. (In Russian).
- Shapiro I.D. Problem of insect populations and breeding of agricultural crops. *Obshchaya biologiya*. 1966. V. 27. N 6. P. 423–435. (In Russian).
- Shapiro I.D., Novozhilov K.V. Problems of plant protection from pests in conditions of intensification and specialization of agricultural production. *Chteniya pamyati N.A. Kholodkovskogo*. Leningrad: Nauka. 1979. P. 3–50. (In Russian).
- Shapiro I.D., Novozhilov K.V., Vilkova N.A. Immunity of plants to pests and the strategy and tactics of plant protection. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya*. 1976. V. 1. P. 135–145. (In Russian).
- Shapiro I.D., Vilkova N.A. On nature of immunity of plants to pests. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya*. 1972. V. 7. N 6. P. 846–862. (In Russian).
- Shapiro I.D., Vilkova N.A. Plant immunity to pests. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya*. 1969. V. 4. N 6. P. 860–864. (In Russian).
- Shapiro I.D., Vilkova N.A. Self-protection of plants from pests: next chapter in immunology. In: *Budushchee nauki. Mezhdunarodnyi ezhegodnik*. Moscow: Znanie. 1981. V. 14. P. 244–261. (In Russian).
- Shapiro I.D., Vilkova N.A. Value of food factor in the problem of *Eurygaster integriceps* Put. *Trudy VIZR*. 1976. V. 48. P. 14–29. (In Russian).
- Shapiro I.D., Vilkova N.A., Novozhilov K.V., Voronin K.E., Shapiro V.A. Ecological and physiological bases of triotroph and strategy of plant protection. *Trudy VIZR*. Leningrad: 1979. P. 5–17. (In Russian).
- Sinskaya E.N. Historical geography of cultivated flora (at the dawn of agriculture). Leningrad: Kolos. 1969. 480 p. (In Russian).
- Sinskaya E.N. Origin of wheat. In: *Problemy botaniki*. Moscow–Leningrad: Kolos. 1963. V. 2. P. 5–73. (In Russian).
- Slonim A.D. Environmental physiology of animals. Moscow: Vysshaya shkola. 1971. 448 p. (In Russian).
- Sokolov B.S. Paleontology of the Precambrian and acrochones of evolution of the biosphere (theory of expanding biosphere). *Biosfera*. 2011. V. 3. N. 2. P. 155–163. (In Russian).
- Sukachev V.N. Basic concepts about biogeocenoses and the general direction of their study. Program and method of biogeocenological research. Moscow: Nauka. 1974. P. 513. (In Russian).
- Tiller V. Agricultural ecology. Moscow: Kolos. 1971. 465. (In Russian).
- Timofeev-Resovskii N.V. Structural levels of biological systems – System studies. In: *Ezhegodnik in-ta istorii estestvoznaniya i tekhniki. AN SSSR*. Moscow: Nauka. 1970. P. 80–91. (In Russian).
- Trusov Y.P. On the subject matter and main ideas of ecology. In: *Philosophical problems of global ecology*. Moscow: Nauka. 1983. P. 79–92. (In Russian).
- Ugolev A.M. Evolution of digestion and principles of evolution of functions. In: *Elements of modern functionalism*. Leningrad: Nauka. 1985. 544 p. (In Russian).
- Vasiliev A.G. Epigenetic basis of phenetics: towards population meronomy. Ekaterinburg: Akademkniga. 2005. 640 p. (In Russian).
- Vasiliev A.G., Vasilieva I.A. Epigenetic restructuring of populations as probabilistic mechanism of occurrence of the biocenotic crisis. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N.I.Lobachevskogo. Seriya biologiya (Materials of VIII All-Russian seminar "Populations in space and time")* (11–15 April 2005). N. 1. 2005. P.27–38. (In Russian).
- Vavilov N. Selected works. Moscow. 1966. 559 p. (In Russian).
- Vavilov N.I. Origin and geography of cultivated plants. Leningrad: Nauka. 1987. 440 p. (In Russian).
- Vilkova N.A. Physiological basis for the theory of plant resistance to pests: author. DSc in Agriculture Abstract. Leningrad: 1980. 48 p. (In Russian).
- Vilkova N.A., Fasulati S.R. Variability and adaptive microevolution of insects–phytophages in agrobiocenosis in connection with immunogenetic properties of forage plants. *Trudy REO*. St. Petersburg: Nauka. 2001. V. 72. P. 107–129. (In Russian).
- Vilkova N.A., Ivashchenko L.C. Immunity of plants to pests and its role in bioregulation of agroecosystems. *Trudy REO*. V. 72. 2001. P.74–75. (In Russian).
- Vilkova N.A., Sukhoruchenko G.I., Fasulati S.R. Anthropogenic factors of microevolution of insects–phytophages in anthropogenic ecosystems including transgenic varieties of potatoes. Transgenic plants – a new direction in biological plant protection. Materials international scientific–practical conference. Krasnodar. 2003. P. 170–179. (In Russian).
- Vilkova N.A., Sukhoruchenko G.I., Fasulati S.R. Strategy of protection of agricultural plants from adventive species of insects–phytophages on the example of the Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae). *Vestnik zashchity rastenii*. St. Petersburg.: 2005. N 3. p. (In Russian).

- Vilkova N.A., Vinogradova N.M. Polyakov I.Ya., Shapiro I.D. Status and prospects of development of problem of protection of crops from harmful wheat bug *Eurygaster integriceps* Put. (Heteroptera, Scutelleridae). Entomologicheskoe obozrenie. 1969. T. 48. N 1. P. 25–43. (In Russian).
- Vishnevskiy A.G. Demographic revolution. Voprosy filosofii. 1973. N 2. P. 53–64. (In Russian).
- Watt K. Ecology and management of natural resources. Moscow: Mir. 1971. 463 p. (In Russian).
- Wulf E.V. Historical geography of plants. Moscow–Leningrad: 1944. 545 p. (In Russian).
- Zavadskiy K.M., Kolchinskii E.I. Evolution of evolution. Leningrad: Nauka. 1977. 236 p. (In Russian).
- Zherikhin V.V. Selected works on the paleoecology and proteogenomic. Moscow: KMK. 2003. 542 p. (In Russian).
- Zherikhin V.V. Use of paleontological data in ecological forecasting. In: Ecological forecasting. Moscow: Nauka. 1979. P. 113–131. (In Russian).
- Zhuchenko A.A. Adaptive potential of cultivated plants (ecological and genetic fundamentals). Chisinau. 1988. 767 p. (In Russian).
- Zhuchenko A.A. Ecological genetics of cultivated plants and problems of agro-sphere (theory and practice). Monograph. 2010. Moscow: Izd. Agrorus. 2004. V. 1. 690 p. V. 2. 466 p. (In Russian).
- Zhuchenko A.A. Strategy of adaptive intensification of agriculture (a concept). Pushchino: ONTI PSC RAS. 1994. 148 p. (In Russian).
- Zhukovskiy P.M. Cultivated plants and their congeners. Leningrad: Kolos. 1971. 751 p. (In Russian).

Plant Protection News, 2016, 2(88), p. 5–15

FORMATION OF AGROECOSYSTEMS AND PEST COMMUNITIES

V.A. Pavlyushin, N.A. Vilkova, G.I. Sukhoruchenko, L.I. Nefedova

All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia

Data about dynamic processes in ecosystems of various types including agrobiocenoses are summarized, indicating the transformation of their structural-functional organization under the effects of increased anthropogenic factors. Search and scientific substantiation of new methodological and methodical approaches to pest number and harmfulness control and negative environmental impacts prevention are conducted. Historical aspects of formation of structural-functional organization of different types of agroecosystems are considered, as well as the ecosystem community reactivity to exogenous impacts. Historical examples of the biological system “plant-phytophage” formation are given. A new modern paradigm defining further development of the fundamentals of plant protection and strategy for its practical implementation is proposed, based on a systemic approach to the analysis of the formation and evolution of ecosystems of various types including agrobiocenoses, specifics of their structural organization and functioning, interactions between plant-edificators and pests. This approach gives an opportunity to control the responses of harmful and useful species to exogenous impacts in addition to their population dynamics in anthropogenic ecosystems.

Keywords: ecosystem; agrobiocenosis; structural and functional organization, anthropogenic factor; pest; community; phytosanitary optimization; new paradigm; concept.

Сведения об авторах

Всероссийский НИИ защиты растений, шоссе Подбельского, 3, 196608 Санкт-Петербург, Пушкин, Российская Федерация
 Павлюшин Владимир Алексеевич. Директор института, академик РАН, доктор биологических наук, профессор, e-mail: vizrspb@mail.ru
 Вилкова Нина Александровна. Главный научный сотрудник, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, e-mail: na-vilkova@yandex.ru
 Сухорученко Галина Ивановна. Главный научный сотрудник, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, e-mail: suhoruchenkogalina@mail.ru
 *Нефедова Людмила Ивановна. Ведущий научный сотрудник, кандидат сельскохозяйственных наук, e-mail: Li-nefedova@yandex.ru

Information about the authors

All-Russian Institute of Plant Protection, Podbelskogo shosse, 3, 196608, St. Petersburg, Pushkin, Russian Federation
 Pavlyushin Vladimir Alekseevich, Director of Institute, DSc in Biology, Professor, Academician, e-mail: vizrspb@mail.ru
 Vilkova Nina Aleksandrovna, Principal researcher, DSc in Agriculture, Professor, e-mail: na-vilkova@yandex.ru
 Sukhoruchenko Galina Ivanovna, Principal researcher, DSc in Agriculture, Professor, e-mail: suhoruchenkogalina@mail.ru
 *Nefedova Lyudmila Ivanovna, Leading researcher, PhD in Agriculture, e-mail: Li-nefedova@yandex.ru

* Ответственный за переписку

* Responsible for correspondence