

УДК 631.95:338.43

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ АГРОБИОЦЕНОЗОВ И ТИПЫ ИХ ОТКЛИКА НА АНТРОПОГЕННЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ

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

Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург

Обобщены многочисленные данные антропогенного воздействия на сообщества биотрофов в агробиоценозах – видовой состав, изменения соотношения доминантных видов фитофагов, динамику их численности. Выделена особая группа консументов первого порядка – супердоминантов, биологические преимущества которых определяются экологической пластичностью, внутривидовым полиморфизмом, высокой численностью, вредоносностью и расширением ареалов. Приведены примеры ряда доминантных и супердоминантных видов вредителей сельскохозяйственных культур, обладающих ускоренными темпами формирования экологических адаптаций к изменениям абиотических и биотических факторов среды. Описаны отклики разных типов агробиоценозов, обусловленные спецификой иммунологических свойств сортов сельскохозяйственных культур, процессами адаптациогенеза растений и биотрофов. На основе принципов системного анализа описаны основные типы ответных реакций экосистем на интенсивность и длительность антропогенных воздействий, вызывающих широкий спектр внутривидового полиморфизма биотрофов, то есть формообразовательную адаптивность в виде микроэволюционных процессов. На основе анализа изменений видового, внутривидового и внутривидового биоразнообразия консументов всех уровней разработаны элементы агроэкологического мониторинга фитосанитарного состояния агробиоценозов за счет сдерживания процессов адаптациогенеза биотрофов к средствам защиты растений и другим факторам современных технологий растениеводства.

Ключевые слова: экосистемы, агробиоценоз, антропогенные факторы, сообщества биотрофов, доминанты и супердоминанты, полиморфизм, адаптациогенез, типы реактивности, агроэкологический мониторинг, фитосанитарная оптимизация агроэкосистем.

ЧАСТЬ 2

Данная работа является продолжением ранее опубликованной в ж. «Вестник защиты растений, 2016, N 2, с. 5–15 статьи «Формирование агроэкосистем и становление сообществ вредных видов биотрофов», её второй частью, где описаны функционирование и типы отклика агробиоценозов на экзогенные и эндогенные антропогенные воздействия.

Как сообщалось ранее [Павлюшин и др., 2015, 2016], широкая интродукция исходных форм культурных растений из первичных очагов в другие районы земного шара и большие площади возделывания различных генотипов с определенными иммуногенетическими свойствами обусловили не только специфику формирования видового состава (биоразнообразия) агробиоценозов в условиях различных природно-климатических поясов мира, но и особенности темпов и направленности адаптациогенеза местных популяций гетеротрофного населения таких рукотворных сообществ, как агроэкосистемы [Шапиро, 1966, 1988; Шапиро и др., 1976, 1988; Вилкова и др., 1979, 2001, 2002, 2003].

В результате перехода к выращиванию на больших площадях той или иной новой культуры, родственной местному дикорастущему виду кормового растения, создались благоприятные условия для развития биотрофов, что привело к увеличению их плодовитости, численности и вредоносности. Многие виды биотрофов, появляющиеся в массе на диких стадиях лишь эпизодически, в условиях агробиоценозов превратились в постоянных массовых вредителей. Это привело к необходимости проведения мероприятий по защите сельскохозяйственных культур и породило многие проблемы экономического и экологического характера.

Экологические условия агробиоценозов сформировали ядро сравнительно небольшого числа вредных видов членистоногих и фитопатогенов, относимых к доминантным или фоновым (термин А.Г. Васильева, 2005), численность и вредоносность которых сохраняется на высоком уровне, несмотря на постоянно проводимые против них защитные мероприятия. Именно эти виды, являющиеся основными компонентами сообществ, в первую очередь реагируют на антропогенные воздействия. К числу массо-

вых вредителей сельскохозяйственных культур относятся более 60 видов членистоногих из 32 семейств, такие как саранчовые (Acrididae), подгрызающие совки (Lepidoptera Noctuidae), жуки-щелкуны (Elateridae), морковная листовая блошка (*Trioza apicalis* Frst.), большая картофельная тля (*Macrosiphon euphorbiae* Thom.), большая злаковая тля (*Sitobion avenae* F.), хлебные клопы (Scutelleridae), хлебная жужелица (*Zabrus tenebrioides* Goeze), зерновые совки (Noctuidae), злаковые мухи (Chloropidae, Cecidomyiidae), красногрудая пьявица (*Lema melanopus* L.), яблонная плодожорка (*Laspeyresia pomonella* L.), яблонная моль (*Hyponomeuta malinella* Zeller.), растительноядные клещи (Acariformes) и многие другие.

Массовому размножению вредителей, возбудителей болезней и сорняков в агробиоценозах способствуют практически все основные факторы преимущественно химико-техногенной системы земледелия: крупномасштабные поля и укороченные севообороты, монокультура, генетически однородные сорта и гибриды с ослабленными иммунологическими свойствами, вегетативное размножение растений, однотипные технологии возделывания культур, загущенные посевы, высокие дозы азотных удобрений, орошение, широкое нерегламентированное применение пестицидов и т.д. [Новожилов, 1981, 1997; Новожилов, Сухорученко, 1995, 1997; Слепян, 1981; Фадеев и др., 1981; Шапиро, 1985, 1988, 1989; Жученко, 2004, 2010; Павлюшин и др., 2008; Новожилов, Павлюшин, 2010]. Причиной этому послужило существенное улучшение в условиях агробиоценозов экологической обстановки как для обитания фитофагов-вредителей, так и оптимизация потребления ими пищи.

Рассматривая подробно негативные последствия преимущественно химико-техногенной интенсификации сельского хозяйства, А.А.Жученко [2004, 2010] указывает в качестве главнейших последствий «снижение разнообразия природных биотопов, исчезновение многих видов растений и животных, усиление экологической и генетической уязвимости агроэкосистем, появление более агрессивных и вирулентных рас различных фитопатогенов, усиление вредоносности многих видов членистоногих и сорняков, появление устойчивых к пестицидам видов вредителей, фитопатогенов и сорных растений, загрязнение природной среды остаточными количествами пестицидов, тяжелыми металлами, нитрозоаминами, миграция их по трофическим цепям». В результате этого происходит экспоненциальный рост затрат ресурсов, в том числе энергии на каждую единицу урожая и пищевую калорию. Все это позволяет выделять трансформированные агроэкосистемы.

Деятельность человека, как важнейшего фактора воздействия на экосистемы в целом и, в частности, на их энтомофауну, стала привлекать внимание энтомологов еще в 20-е гг. прошлого столетия, что повлекло за собой значительное число публикаций по различным аспектам формирования и функционирования агробиоценозов. Были обобщены многочисленные и разносторонние данные, показавшие специфичность влияния деятельности человека на видовой состав, изменение соотношения доминантных и других видов фитофагов и энтомофагов, динамику их численности на возделываемых угодьях по сравнению с тем, что наблюдается в естественных биоценозах [Бей-Биненко, 1961; Филипьев, 1929; Рубцов, 1935; Арнольди, 1953; Викторов, 1955, 1960; Шапиро, 1958; Медведев,

1949; Элтон, 1960; Гиляров, 1963; Рафес, 1964; Поляков, 1968, 1976; Сукачев, 1974; Шапиро и др., 1976; Вилкова, 1980; Фадеев и др., 1981; Фадеев, Новожилов, 1984; Новожилов, 1997; Зубков, 2000, 2005; Максимова, 2005; Павлюшин, 2000, 2011, 2013, 2015; Гусева и др., 2015; Мыслик, Лунова, 2015; Шпанев, 2015; Наумова, 2015].

В результате исследований, проведенных в последнее десятилетие в области глобальной экологии, биоценологии и агробиоценологии, сформировалось новое научное направление в экологии – «стрессовая экология», предметом изучения которой является трансформация экосистем под влиянием деятельности человека, в том числе и характерные общие реакции биосистем на экзогенные воздействия.

Анализ изменений видового разнообразия и причин ухудшения фитосанитарного состояния агробиоценозов в экологических условиях их трансформации показал, что среди доминантных видов вредных организмов сформировалась особая группа консументов первого порядка – супердоминантов (табл. 1). Супердоминанты – это виды членистоногих-фитофагов, популяции которых находятся в постоянно высокой численности и вредоносности, без закономерной многолетней ритмики колебаний уровней их численности. Этим видам свойственно расширение как видовых ареалов посредством биологических инвазий в новые места обитания, так и ареалов вредоносности.

По ряду показателей (высокая численность и вредоносность) к видам супердоминантам, перечисленным в таблице, можно отнести лугового мотылька и саранчовых. Биологические преимущества супердоминантных видов обычно обусловлены их необычайно высокой экологиче-

Таблица 1. Супердоминантные виды вредителей сельскохозяйственных культур в некоторых систематических группах насекомых и клещей

Вид, систематическое положение	Пищевая специализация	Ареал	Экономическое значение
Табачная белокрылка <i>Bemisia tabaci</i> Genn. (Homoptera: Aleyrodidae)	Широкий полифаг - 600 видов растений-хозяев, 50% из которых относятся к сем. бобовых, астровых, мальвовых, пасленовых, тыквенных, молочайных и др.	Обнаружена на всех континентах, кроме Антарктиды	Экономические потери в защищенном и открытом грунте более 5 млрд руб. в год
Вредная черепашка <i>Eurygaster integriceps</i> Put. (Heteroptera: Scutelleridae)	Полифаг – виды семейства злаков	Украина, Казахстан, Узбекистан, Таджикистан, Туркменистан, Кыргызстан, Афганистан, Турция, Сирия. Россия – основные зоны возделывания зерновых культур	Количественные и качественные потери урожая, снижение технологических, хлебопекарных и посевных качеств зерна
Западный кукурузный жук <i>Diabrotica virgifera</i> LeConte (Coleoptera: Chrysomelidae)	Полифаг - кукуруза, питается также пыльцой растений сем. астровых, бобовых, маревых, пасленовых, тыквенных	США, 22 страны Европы. В России обнаружен в ловушках на границе Ростовской обл. и Украины. Потенциальный ареал РФ – Краснодарский и Ставропольский края, Карачаево-Черкесия, Дагестан, Ростовская, Волгоградская обл., север Курской, Воронежской, Саратовской обл.	Экономические потери до 5 млрд руб. в год
Колорадский жук <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say (Coleoptera: Chrysomelidae)	Олигофаг – растения-хозяева сем. пасленовых	США, Евразия, Турция, Иран, Ирак, Китай. Россия – от Балтики до Томской области, Хакасской и Горно-Алтайской республик, Красноярского края и Дальнего Востока	Потери урожая по РФ от 13% до 31%
Западный цветочный трипс <i>Frankliniella occidentalis</i> Pergande (Thysanoptera: Thripidae)	Широкий полифаг- 500 видов растений-хозяев из 50 семейств (пасленовые, тыквенные, лилейные, розоцветные, бобовые, сложноцветные и др.)	США, Евразия, Япония, Китай, Новая Зеландия, Австралия, Африка, Израиль, Россия – тепличные хозяйства 27 республик, краев, областей	Снижение урожая овощных культур, ухудшение качества цветочных и декоративных культур, переносчик фитопатогенных вирусов

ской пластичностью, то есть способностью к ускоренному формированию широкого спектра экологических адаптаций, которая в свою очередь обусловлена еще более выраженным, чем у доминантных видов, внутривидовым полиморфизмом, определяемым рекомбинантной системой их генома [Жученко, 2004].

Сформировавшаяся биологическая специфика видов-супердоминантов в условиях трансформированных агроэкосистем по мнению ряда экологов характеризуется как состояние «экологического взрыва», которому свойственны постоянно высокая численность, вредоносность и расширение ареалов [Элтон, 1960; Тишлер, 1971; Шапиро, 1976; Шапиро, Новожилов, 1979].

Рассматривая реактивность природных экосистем на антропогенные воздействия, К.А. Куркин [1994] различает два аспекта устойчивости биогеоценозов – внутренний (экосистемный) и внешний по отношению к экзогенным воздействиям. При этом внутренняя устойчивость, по мнению автора, обусловлена устойчивостью к собственной средообразующей деятельностью. По особенностям реакции на экзогенные воздействия автор выделяет стабильно устойчивые, лабильно устойчивые и неустойчивые экосистемы. Что касается агроэкосистем, то по названным выше признакам они определенно причисляются к неустойчивым. Тем не менее, как указывает И.Д. Шапиро [1988], характер функционирования и отклики разных типов агробиоценозов на экзогенные воздействия зависят от специфики возделываемых культур, свойств их сортов, а также от частоты и радикальности изменений экологической обстановки на полях, вызываемых технологиями растениеводства и защиты растений.

Среди средств защиты растений наибольшее значение в дезинтеграции функционирования агробиоценозов имеют химические соединения – пестициды, в частности инсектициды. Являясь в большинстве своем политоксичными соединениями, эти вещества, помимо загрязнения продукции и окружающей среды, обладая селективным действием, изменяют состав и структуру популяций членистоногих, нарушают биоразнообразие экосистем и разрушают биоценологические связи. Таким образом, прямые и косвенные последствия широкого использования пестицидов в сельском хозяйстве приводят к существенному нарушению структурно-функциональной организации агробиоценозов, что сопровождается изменением состава доминирующих видов вредителей, неуправляемым ростом численности отдельных видов, развитием резистентности к применяемым средствам защиты, гибели отдельных видов биотрофов в окружающих экосистемах и т.д. В разрезе многолетнего применения химически средств защиты растений экономические последствия носят отрицательный характер и негативно сказываются на фитосанитарной оптимизации агроэкосистем (ФОА) и природных экосистем. Однако следует подчеркнуть, что в условиях трансформируемых агроэкосистем рентабельность и экономическая целесообразность защитных мероприятий в течение вегетационного периода достаточно высоки.

Э.В. Гирусов [1983], анализируя экологическую ситуацию в различных типах экосистем, свидетельствует о пролонгированности действия ксенобиотиков. Он пишет: «любые вещества, попавшие в окружающую среду, могут очень долго путешествовать по цепям питания, накапли-

ваясь в каждом из звеньев и все более концентрируясь по мере перехода от продуцентов к организмам – консументам различного порядка».

Необходимо отметить, что во второй половине XX века произошли резкие качественные изменения в ассортименте химических средств защиты растений, предполагающие интенсивное использование физиологически активных веществ (ФАВ) различной природы и химической структуры. Это относится и к таким развиваемым в настоящее время направлениям защиты растений как применение индукторов устойчивости растений, использование трансгенных форм растений, применение селективных препаратов (феромоны, ингибиторы синтеза хитина, гормональные препараты и др.), воздействующих на специфические физиолого-биохимические и популяционные процессы у вредных организмов. Стало очевидным, что использование этих средств приводит к тем же негативным последствиям, что и применение традиционных политоксичных пестицидов, так как помимо прямого защитного эффекта они вызывают глубокие нарушения структурно-функциональной организации агробиоценозов, в том числе приводит к ускорению темпов и изменению направленности адаптивных реакций в популяциях консументов. В этих случаях адаптивные реакции в агроэкосистемах протекают при преобладании движущей формы естественного отбора над стабилизирующей.

В связи с этим такие предполагаемые приемы защиты растений, как использование трансгенных сортов, продуцирующих токсины, и применение ФОА в качестве индукторов устойчивости растений, также не способны в должной мере решать задачи ФОА, как и большинство ныне применяемых химических средств. В целях предотвращения негативных последствий применения этих средств требуется обязательная и всесторонняя научная оценка возможного экологического риска их широкого применения в агробиоценозах различных типов.

К сожалению, ответные реакции крупных экологических систем, в том числе и агробиоценозов, на антропогенные воздействия исследованы недостаточно. В настоящее время для этих целей используется целый ряд структурных и функциональных характеристик экосистем. Кроме того, известно, что крупные экосистемы характеризуются так называемым lag-эффектом – задержкой ответных реакций на внешние воздействия [Уатт, 1971; Федоров, Гильманов, 1980], что затрудняет анализ их отклика на экзогенные воздействия. Любое воздействие на природную систему неминуемо влечет за собой длинный шлейф изменений и цепных реакций не только в вещественно-энергетической и информационной формах, но и в их системных динамических качествах. В то же время необходимо иметь в виду, что, исходя из принципа Ле Шателье-Брауна, – «всякое внешнее воздействие на систему стимулирует развитие процессов, стремящихся ослабить внешнее воздействие и свести к минимуму отклонение системы от состояния равновесия» [по Негрбову и др., 2010], поддерживаемыми и другими специалистами-экологами [Лекавичус, 2002].

Согласно представлениям Н.Ф. Реймерса [1983], механизмы поддержания динамических свойств позволяют природным экосистемам адаптироваться к изменяющимся условиям внешней среды, в том числе и к нарушениям со стороны человека. По мнению автора, любая природная

система имеет границы возможных адаптаций и обладает лимитированными свойствами рабочей надежности. Все агроэкосистемы и урбосистемы, отличающиеся слабыми динамическими свойствами и практически лишенные возможности самовосстановления и саморегуляции, характеризуются иной формой надежности – «неустойчивой» [Реймерс, 1985]. В этом случае, способность сохранять целостность единства их составляющих (т.е. системных свойств) обеспечивается искусственной регуляцией, проводимой человеком. В этих условиях, как подчеркивает автор, любые нарушения, превышающие устойчивость системы, ведут к резкому падению надежности, а затем и к необратимой деструкции самой системы.

Анализируя отклики наземных и водных экосистем (как природных, так и искусственных) на всевозможные экзогенные воздействия, ведущие специалисты-экологи выделяют 4 класса динамических явлений, характеризующие степень трансформации экосистем [Камшилов, 1970, 1974; Будыко, 1974, 1981; Завадский, Колчинский, 1977; Федоров, 1977; Жерихин, 1979, 2003; Реймерс, 1983; Алимов и др., 2004; Голубков, 2004; Емельянов, 2004; Мамкаев, 1996; Васильев, 2005 и др.]. К ним относятся: снижение биоразнообразия, смена одних доминирующих в экосистемах видов консументов другими, сходными по экологическим и физиологическим характеристикам; биологические инвазии, приводящие к расширению видовых ареалов, что считается одной из важнейших угроз биоразнообразию и классифицируется как «биологическое загрязнение» экосистем; интенсификация адаптациогенеза в двух формах проявления реактивности – в виде модификационной ненаследственной изменчивости и в виде преобразований генотипической структуры популяций, завершающейся формообразованием. Отмечается, что названные группы явлений, усилившиеся в настоящее время, особенно отчетливо прослеживаются в условиях агробиоценозов.

Анализируя состояние энтомофауны экосистем в Нижнем Поволжье, В.В.Аникин [2002] отмечает, что за 100–120 лет в Астраханской, Волгоградской и Саратовской областях для большинства крупных отрядов насекомых прослеживается тенденция «выпадения» из биогеоценозов целого ряда видов и сокращение численности других. Так, как сообщает автор, среди чешуекрылых не зарегистрировано ранее обитающих 35 видов, а 99 видов сократили численность; среди жесткокрылых не зарегистрировано 49 видов, а 120 видов сократили численность; среди стрекоз не зарегистрировано 9 видов и 22 вида сократили численность. В целом, число исчезнувших видов колеблется по отрядам от 1 до 7% от общего состава фауны данного региона. В качестве основного фактора изменения структуры энтомофауны Нижневолжского региона В.В.Аникин считает антропогенное воздействие, которое, по мнению автора, приводит к необратимым процессам изменений фауногенеза.

Подробно рассматривая нарушение структуры и динамических свойств различных экосистем при интенсивных и длительных антропогенных воздействиях, Н.Ф. Реймерс [1983], основываясь на принципах системного анализа, выделяет три основных типа их ответных реакций. Первый тип реактивности выражается в сравнительно быстром «отклике» системы, проявляющемся в форме так

называемого «дублирования», когда один доминирующий в сообществе вид заменяется другим, близким по экологическим (функциональным) характеристикам при общем снижении биоразнообразия экосистемы. Второй тип реактивности проявляется так же быстро и выражается в интенсификации модификационной обратимой изменчивости, базирующейся на динамических свойствах вариационности и иммобильности. Третий тип отклика, по мнению автора, – процесс более медленный, связанный с необратимыми эволюционными (микроэволюционными) перестройками генотипической структуры популяций видов сообщества, т.е. с проявлениями их дивергенции. Эта группа явлений рассматривается автором как коренные изменения системы.

Реакции резервирования-дублирования и «фенотипической» адаптации относят к основным механизмам поддержания устойчивости функционирования экосистем в условиях резких антропогенных нарушений.

По мнению А.Г. Васильева [2005], при длительном антропогенном воздействии на экосистемы процессы генотипической изменчивости популяций консументов ускоряются. При этом происходит резкое направленное изменение их «реализованного эпигенетического ландшафта», сопровождаемое изменениями фенооблика популяций. С позиций популяционной эпигенетики «эпигенетический ландшафт» (эпигенетическая система) популяций – это исторически сформировавшаяся популяционная программа развития – «адаптивная норма», включающая все основные пути ее онтогенетической реализации [Васильев, 2005]. По мнению автора, процессы быстрых эпигенетических перестроек действительно происходят в техногенно нарушенной среде. Особенно наглядно это прослеживается на доминантных видах животных и растений, которые могут служить индикаторами при биомониторинге негативных процессов, протекающих в трансформированных экосистемах.

Анализируя изменения структурных и функциональных характеристик современных агробиоценозов, можно обнаружить все описанные выше процессы. Имеющиеся в настоящее время сведения о процессах, протекающих в агроэкосистемах под влиянием хозяйственной деятельности человека, указывают на целый комплекс существенных изменений их структуры и функций, в том числе: изменение их динамических качеств, нарушение системных свойств, дезинтеграцию межвидовых взаимосвязей и механизмов регуляции, обеднение видового разнообразия, кардинальное изменение состава ядра доминантных видов консументов, интенсификацию адаптациогенеза консументов, расширение ареалов и изменение цикличности их многолетней динамики численности и др. [Павлюшин и др., 2006, 2008].

В последние годы среди вредителей зерновых злаков на юге России отмечено значительное повышение численности и высокая вредоносность пшеничной мухи *Phorbia fumigate* Meig. Этот вид превратился в доминантный вместо ранее доминировавших шведских мух *Oscinella frit* L. и *O. pusilla* Meig. [Махоткин, 2000; Вошедский, Махоткин, 2002]. В степной зоне Северного Кавказа, как отмечают Э.А. Пикушова, О.В. Роженцова и Л.Н. Хомицкая [2007], в последние 7–10 лет наблюдается стабильно высокая численность ранее не имевшего здесь практического значения

пшеничного трипса *Haplothrips tritici* Kurd., резко возросла численность красногрудой пьявицы *Lema melanopus* L. на озимой пшенице, а также значительно расширилась зона вредоносности хлебной жужелицы *Zabrus tenebrioides* Goeze, которая ныне вредит не только в северной, но и в центральной и западной зонах Краснодарского края. В последние годы в Беларуси значительно расширился ареал и усилилась вредоносность на озимых зерновых культурах ржаного (*Limothrips denticornis* Hal.) и пустоцветного (*Haplothrips aculeatus* F.) трипсов и красногрудой пьявицы [Званкович и др., 2011]. В агробиоценозах овощных крестоцветных культур Северо-Западного региона РФ ранее многочисленны капустная белянка *Pieris brassicae* L. и рапсовый клоп *Eurydema oleracea* L. из доминантных видов превратились в редко встречающиеся. Доминантами по численности и вредоносности здесь стали репная белянка *P. rapae* L. и крестоцветные блошки – жуки-листоеды рода *Phyllotreta* Fourd. [Асякин, Иванова, 1999]. В этом же регионе на овощных и цветочных культурах защищенного грунта отмечено увеличение видового состава вредителей (до 20 и более), среди которых, помимо обыкновенного паутинного клеща *Tetranychus urticae* Koch., табачного трипса *Thrips tabaci* Lind. и бахчевой тли *Aphis gossypii* Glov., доминируют оранжевая белокрылка *Trialeurodes vaporariorum* Westw. и западный цветочный трипс *Frankliniella occidentalis* Perg. [Павлюшин и др., 2001; Великань, Иванова, 2005]. В плодовых садах Крыма, Кавказа, юга Украины и Казахстана во второй половине XX века постепенно утратила практическое значение желто-бурая ранняя совка *Orthosia cerasi* [Овсянникова, Гричанов, 2007]. В то же время в плодовых садах Северо-Кавказского региона в комплексе растениемядных клещей наиболее значимым по численности и вредоносности видом в последние годы стал ржавый яблонный клещ *Aculus schlechtendali* Nal. [Сторчевая, 2005]. В последние годы на виноградниках Краснодарского края одним из вредоносных видов стала хлопковая совка *Heliothis armigera* Hbn. [Хомицкая и др., 2013]. По данным Т.Е. Анцуповой и Ю.С. Худoley [2007], на посевах озимого рапса в предгорной зоне этого же региона возросла численность и вредоносность рапсовой блошки *Psylliodes chrysocephala* L., ранее многочисленной и вредоносной лишь в Западной Европе. Имеются сведения Т.А. Автаевой [2007] о том, что такой антропогенный фактор, как нефтяное загрязнение залежных территорий в Северо-Кавказском регионе, приводит не только к снижению численности и динамической плотности таких представителей почвенной мезофауны, как жужелицы (Carabidae), но и к уменьшению количества доминантных видов с 10 до 6 и, в то же время, нарастанию численности *Pterostichus fornicatus* или *P. explodens* в зависимости от степени загрязнения.

Согласно И.Б. Бурковскому и др. [2003] изменение видового состава на временной шкале функционирования экосистем происходит постепенно и является результатом индивидуальной реакции каждого вида на состояние среды и биоценологическое окружение. А.А. Горелов [2009] подчеркивает, что «в монокультурах межвидовое дублирование полностью меняется на внутривидовое». В связи с необходимостью разработки и совершенствования систем защиты растений в целях оптимизации фитосанитарного состояния агроэкосистем, наблюдаемая в настоящее время

смена доминантов в ядре хозяйственно значимых видов вредных организмов на многих сельскохозяйственных культурах и формирование группы фитофагов-супердоминантов требует детального их изучения. Можно предполагать, что одной из причин этих преобразований является резкое снижение в 90 гг. прошлого столетия объемов химической защиты растений, что привело к увеличению численности и вредоносности малозначимых видов и переходу их в разряд доминантных, что сказалось на фитосанитарной дестабилизации агробиоценозов.

Одновременно с изменениями видового состава функциональных группировок в агроэкосистемах происходят также глубокие изменения в биологии ряда доминантных видов консументов [Павлюшин и др., 2008]. Характерным проявлением этого является изменение типа многолетней динамики их численности. В частности, у таких вредителей как хлопковая совка, вредная черепашка (на периферии ареала) и стадные саранчовые периоды между вспышками массовых размножений сократились с 9–12 до 3–5 лет [Столяров, 2007; Пикушова и др., 2007 и др.]. У капустной моли и колорадского жука в настоящее время в пределах всего ареала и вредной черепашки в центре ареала отмечается высокая численность без выраженных ее колебаний по годам [Павлюшин и др., 2009, 2010]. На своеобразии динамики численности вредной черепашки в разных частях ареала указывали Г.М. Доронина и Л.А. Макарова [1976]. Существенную значимость подобных изменений в многолетней ритмике численности видов подчеркивает Н.П. Наумов [1955, 1963], который считает, что «тип динамики населения – такая же характерная видовая или групповая особенность, как и их морфофизиологические свойства».

Как отмечает М.И. Будыко [1977], все экологические системы находятся в условиях постоянных колебаний численности составляющих их популяций растений и животных. Эти колебания происходят как автоколебательный процесс и могут длительное время сохранять устойчивость. В связи с этим наблюдаемые нарушения эволюционно сложившейся многолетней динамики численности вредителей свидетельствует о глубоких изменениях эпигенетического ландшафта популяций в разных частях их ареалов. К сожалению, в условиях глобального антропогенного воздействия на агробиоценозы организация пространственно-временной структуры популяций вредоносных видов членистоногих, дающих вспышки массовых размножений, исследована недостаточно.

Одной из наиболее актуальных биоэкологических проблем отрицательных последствий усиления антропогенных воздействий на агроэкосистемы является активизация проявлений адаптивной изменчивости как модификационной, так и генотипической, и у растений-эдификаторов, и у консументов всех уровней [Филиппченко, 1926; Шмальгаузен, 1940, 1964, 1968; Кожанчиков, 1948, 1951, 1958; Шапиро, 1964, 1966, 1985; Вилкова и др., 1979; Вилкова, 1988; Шапиро и др., 1981; Фасулати, 1988; Вилкова, Фасулати, 2001; Жученко, 2004; Павлюшин и др., 2008, 2011, 2013]. При этом аутоэкологические и популяционно-динамические реакции компонентов ценоза имеют характер адаптационного и проявляются на всех уровнях организации живых систем: молекулярно-генетическом,

организменном (индивидуальном), популяционном и биоценоотическом.

Проблема разработки путей и средств управления изменчивостью живых организмов считается одной из важнейших проблем, стоящих в настоящее время перед биологической наукой. Это оказалось особенно важно для защиты растений в связи с интенсификацией процессов адаптиогенеза вредных организмов в агроэкосистемах, индуцируемых усилившимися антропогенными воздействиями.

На организменном уровне адаптиогенез формируется в пределах широты нормы реакции генотипа в виде модификационной адаптивности. Ранее мы отмечали, что активация фенотипической изменчивости фитофагов в условиях трансформации агробиоценозов является одним из механизмов поддержания устойчивости их функционирования. На популяционном уровне она проявляется (при преобладании движущей формы отбора) в изменении генотипической структуры популяции и популяционных норм реакций по ряду взаимосвязанных адаптивных признаков, то есть в виде формообразовательной адаптивности. Такие явления классифицируются как микроэволюционные процессы формообразования – внутривидовые дивергенции. Они ведут к формированию популяций и надпопуляционных внутривидовых форм с новыми приспособительными свойствами [Шмальгаузен, 1968; Майр, 1974; Завадский, Колчинский, 1977; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Шварц, 1980; Яблоков, 1987; Васильев, 2005; Васильев, Васильева, 2005 и др.].

Популяции видов в ненарушенных экосистемах характеризуются высокой устойчивостью и инерционностью своей структуры и всего эпигенетического ландшафта. Однако при ослаблении регуляторных механизмов в экосистемах, что, как отмечено выше, весьма типично для агробиоценозов, резко ускоряются темпы и изменяется направленность микроэволюционных процессов формообразования в популяциях биотрофов. В таких условиях при усилении действия движущей формы естественного отбора микроэволюционные преобразования в популяциях видов, населяющих экосистему, приобретают вид «некогерентной эволюции», скорость которой возрастает на несколько порядков по сравнению с нормальными темпами «когерентной эволюции», протекающей в условиях ненарушенных равновесных экосистем при преобладании стабилизирующей формы отбора [Завадский, Колчинский, 1977; Жерихин, 1979, 2003; Васильев, 2005; Васильев, Васильева, 2005 и др.].

Ведущую роль в формировании быстрых репаративных адаптивных откликов сообществ и популяций доминантных видов на антропогенную трансформацию среды выполняют эпигенетические процессы индивидуального развития [Васильев и др., 2000; Васильев, 2005; Драгавцев, 2006]. По мнению авторов, в основе популяционных и ценоотических трансформаций лежат фундаментальные онтогенетические (эпигенетические) явления, от которых зависит, как осуществляются процессы становления, формирования, поддержания и изменения природных популяций животных. При этом важное значение в детерминации дивергентных процессов в популяциях членистоногих вредителей имеют видовые и сортовые особенности возделываемых растений и, прежде всего, механизмы опре-

деленных иммуногенетических барьеров. Так, по мнению А.А. Жученко [2004], каждый сорт, выступающий в качестве растения-хозяина, не только селекционирует и накапливает определенные расы, штаммы, генотипы, но одновременно является и фоном отбора, изменяя генетическую структуру популяции вредного вида.

Проведенные в ВИЗР исследования биоценоотических функций иммунитета растений в разных типах агробиоценозов показали, что наибольшим эффектом эволюционного возмущения в популяциях биотрофов, индуцирующим и ускоряющим процессы их адаптивной изменчивости и микроэволюции, обладают механизмы физиологического и оксидативного барьеров иммуногенетической системы растений. Основу механизмов этих барьеров составляют физиологически активные вещества вторичного обмена растений (ФАВ) и продукты их окисления, воздействующие избирательно на различные генотипические формы в популяциях биотрофов по аналогии с действием пестицидов и других физиологически активных соединений. В наименьшей степени формообразовательная реактивность у биотрофов выражена при воздействии на них таких механизмов иммуногенетических барьеров устойчивости растений, как атрептический, морфологический, ростовой, органогенетический, которые в равной степени воздействуют на любые их биотипы (табл. 2).

Ответные реакции на названные выше механизмы иммуногенетической системы растений можно подразделить на два типа, которые имеют общие закономерности, характеризующиеся возбуждением и реализацией каскада последовательно проявляющихся реакций. В то же время отмечается специфика этих типов реакций отклика, обусловленная природой воздействующего фактора, интенсивностью и длительностью его действия, а также биологическими особенностями доминантных видов биотрофов. При этом следует учитывать, что все изменения биологических систем, согласно теории систем, в зависимости от повреждающего воздействия классифицируются или как компенсаторные, развивающиеся чаще всего в пределах «нормы реакций», или как расстройства регуляции, связанные с существенным нарушением структуры и функции биологических систем.

Реактивность первого типа проявляется у растениеядных членистоногих наиболее полно на молекулярно-генетическом и организменном уровнях, мало затрагивает популяционный уровень и протекает при преобладающем действии стабилизирующего отбора. Важно отметить, что к факторам, вызывающим данный тип реактивности, относятся такие механизмы иммуногенетической системы растений-продуцентов, как морфологический, атрептический, органогенетический, ростовой и ингибиторный барьеры (табл. 2). Преобладание механизмов этих барьеров у растений существенно сказывается на обеспечении фитофагов жизненно необходимыми веществами, энергией и вызывает у них общее снижение жизнедеятельности, проявляющееся в понижении уровня обмена веществ, изменениях стереотипа пищевого поведения, компенсаторно-приспособительных реакциях пищеварительной системы, что приводит к повышению энергозатрат на пищедобывающую деятельность, сказывается на снижении КПД усвоения пищи и сопровождается функциональными гетерохрониями. При этом развивающиеся у фитофагов

Таблица 2. Система иммуногенетических барьеров растений, ограничивающих повреждение вредителями, и типы реакций отклика фитофагов на их воздействие [Вилкова, 1980, Павлюшин и др., 2008]

КОНСТИТУЦИОНАЛЬНЫЕ БАРЬЕРЫ вегетативных и репродуктивных органов		ИНДУЦИРОВАННЫЕ БАРЬЕРЫ вегетативных и репродуктивных органов	
Атрептический (различия в молекулярной структуре основных биополимеров пищи)	1	Некротический (отмирание клеточных комплексов тканей и органов)	1
Морфологический (различия в структуре тканей и органов)	1	Галлогенетический (формирование галлов)	1
Ростовой (различия процессов роста)	1	Тератогенетический (формирование терат)	1
Органогенетический (различия в процессах дифференциации)	1	Репарационный (процессы заместительного возобновления органов)	1
Физиологический (различия физиологических процессов и обмена веществ)	2	Оксидативный (процессы окисления продуктов обмена веществ)	2
Ингибиторный (наличие конституциональных белков-ингибиторов)	1	Ингибиторный (проявление ингибирующего эффекта у конституциональных соединений)	1

Типы реакций отклика фитофагов на воздействие механизмов барьеров:
1 – преобладание модификационной адаптивности и стабилизирующей формы отбора (процессы микроэволюции замедлены);
2 – преобладание формообразовательной адаптивности и движущей формы отбора
(индукция, ускорение, изменение направленности процессов микроэволюции)

онтогенетические адаптации [Покровский, 1974; Уголев, 1985], в основном не способны обеспечить организм насекомого количеством нутриногенов, адекватным функционированию их физиологических систем. В результате действия механизмов атрептического и ингибиторного барьеров, проявляющееся в низкой атакуемости ферментами потребителей основных биополимеров кормовых растений (белков, жиров и углеводов – стереоскопически комплементарных структур молекул), вызывает у фитофагов снижение жизнедеятельности, что характеризуется как синдром «неполного голодания» и сказывается на уровне их плодовитости.

Перечисленные факторы обычно воздействуют на все генотипические формы в популяции фитофага примерно в равной степени, поскольку обычно ни один из генотипов не имеет селективных преимуществ перед другими. В итоге происходит неизбежная элиминация его численности без выраженной индукции или активизации микроэволюционных процессов формообразования в популяции последнего, то есть с сохранением и поддержанием ее существующей генетической структуры. Все наблюдаемые биоценотические изменения при этом происходят по принципу упомянутой выше когерентной эволюции, протекающей плавно и относительно медленно при преобладании стабилизирующего отбора [Жерихин, 1979]. Такой тип адаптиогенеза наблюдается у вредителей злаковых колосовых культур, в том числе и у такого экономически значимого для России объекта как вредная черепашка.

Второй тип реактивности проявляется при действии на фитофагов ФАВ. Это относится, в первую очередь, к кормовым растениям с высоким содержанием вторичных метаболитов, а также к генетически модифицированным растениям с включением в их генетический аппарат токсинов разной природы. В этом случае каскад реакций отклика на всех уровнях организации биологических систем характеризуется иными процессами. На уровне организма реактивность более специфична, характеризуется резким дисбалансом в определенных ключевых этапах обменных процессов и переключением тех или иных путей метаболизма, в частности с углеводного на липидный. При этом

происходит искажение хода аэробного обмена и активизация ферментов анаэробного обмена (каталазы, полифенолоксидазы, пероксидазы, монооксигеназ, эстераз). Такие процессы сопровождаются повышением уровня содержания в организме фитофага биогенных аминов, что указывает на развитие у них стресс-реакций [Прохорова, 1982; Вилкова, Иващенко, 2001; Вилкова и др., 2001]. Это свидетельствует о включении защитных механизмов организма от повреждающего воздействия ФАВ, то есть механизмов детоксикации последних, что повышает сопротивляемость выживших особей к их воздействию.

Описанный выше каскад ответных реакций членистоногих на воздействие ФАВ имеет множество генетически детерминированных особенностей, характеризующих широкий спектр внутривидового полиморфизма по ряду физиолого-биохимических параметров. Реакции отклика фитофагов на воздействие ФАВ проявляются и на биоценотическом уровне, приобретая характер формообразовательной адаптивности, то есть принимая вид микроэволюционных процессов. Происходит резкая элиминация численности особей одних генотипов и избирательное выживание других, имеющих селективное преимущество. Это ведет к перестройке генетической структуры популяций консументов всех порядков, следствием чего является нарушение экологической стабильности экосистем. При этом следует учесть, что, согласно положениям эволюционной экологии, в условиях разрушения ряда биоценотических структур формообразовательные процессы, скорее всего, примут ярко выраженный характер некогерентной эволюции. Она, как отмечено выше, отличается высокими темпами, так как не ограничена прессом надпопуляционных систем, а определяется почти исключительно популяционно-генетическими механизмами [Жерихин, 1979].

Соответственно, если при первом типе реактивности консументов в агробиоценозах преобладает стабилизирующая форма отбора, сохраняющая исходный состав и генетическую структуру популяций гетеротрофов, то при втором типе реактивности доминирует движущая форма отбора, меняющая состав и структуру популяций за

счет накопления форм, наиболее приспособленных к новым, изменившимся условиям существования. Очевидно, именно поэтому, по сравнению с когерентной эволюцией, характеризующейся высоким буферным эффектом, при некогерентной эволюции формообразовательные процессы в популяции протекают на 5–6 порядков быстрее [Жерихин, 1979]. Примерами быстрого микроэволюционного формирования внутривидовых форм под воздействием ФАВ служат такие полиморфные виды фитофагов как колорадский жук, хлопковая совка и др.

Еще более острая ситуация в агробиоценозах складывается при совместном экзогенном и эндогенном воздей-

ствии на популяции гетеротрофов форм кормовых растений с высоким содержанием веществ вторичного обмена в сочетании с обработкой посевов в процессе вегетации пестицидами или индукторами устойчивости. В подобных случаях микроэволюционные преобразования популяций фитофагов еще более ускорятся и в конечном итоге приведут к появлению более агрессивных форм вредителей. Сходные явления будут происходить и при возделывании трансгенных сортов растений, например, трансгенные сорта картофеля и хлопчатника, содержащие ВТ-токсин, о чем в литературе имеются сведения [Tabashnik, 1994; Павлюшин и др., 2008; Сухорученко и др., 2010 и др.].

Таблица 3. Типы реактивности популяций консументов на воздействие антропогенных факторов в условиях агробиоценозов при питании на пшенице с различными механизмами устойчивости

Индукторы адаптивных процессов у консументов	Характер воздействия индукторов на генотипические формы вида-«мишени»	Особенности проявления реактивности у вида-«мишени»	Формы адаптациогенеза вида-«мишени»	Преобладающая форма естественного отбора	Биоценологические последствия
Первый тип реактивности:					
Устойчивые формы растений с преобладанием механизмов атрептического, морфологического, ростового, органогенетического и ингибиторного барьеров иммуногенетической системы	Неизбирательное	Преимущественно на индивидуальном (организменном) уровне	Преобладание модификационной адаптивности: компенсаторно-приспособительные реакции в пределах широты норм реагирования особой любых генотипических форм в популяции вида-«мишени»	Стабилизирующая	Замедление процессов микроэволюции (без изменений их вектора) в популяциях всех видов консументов; сохранение биоразнообразия агробиоценозов
Второй тип реактивности:					
Физиологически активные вещества (ФАВ), устойчивые формы растений с высоким содержанием ФАВ вторичного обмена, индукторы устойчивости растений, пестициды, трансгенные формы растений, продуцирующие ВТ-токсины	Избирательное (селективное)	Преимущественно на популяционном и биоценологическом уровнях	Преобладание формообразовательной адаптивности: изменение вектора и ускорение процессов микроэволюции с трансформацией состава, генетической структуры и адаптивных норм популяции вида-«мишени» (развитие резистентности к ФАВ)	Движущая	Смена вектора и ускорение процессов микроэволюции у всех консументов; обеднение биоразнообразия и дезинтеграция всего агробиоценоза

Таким образом, наиболее типичными и распространенными индукторами микроэволюционных процессов в популяциях вредителей культурных растений являются в основном те факторы антропогенного воздействия на агробиоценозы, действующее начало которых вызывает селективный эффект. Это механизмы физиологического и оксидативного барьеров устойчивости растений-хозяев, то есть ФАВ вторичного обмена растений и продукты их окисления (табл. 2), а также инсектициды различных химических классов и микробиопрепараты, полученные на основе бактериальных токсинов [Новожилов и др., 1988; Вилкова, Ивашенко, 2000; Сухорученко и др., 2000, 2010; Вилкова, Фасулати, 2001; Вилкова и др., 2001, 2002, 2003]. Но при этом важно иметь в виду, что процессы приспособительной микроэволюции, независимо от факторов-индукторов, ускоренно происходят у наиболее изменчивых видов насекомых, отличающихся широким спектром адапционного полиморфизма. Доказано, что чем более изменчив вид, тем шире и спектр его экологической пластичности, характеризующей широту того онтогенетиче-

ского и эволюционного адаптивного потенциала, который может быть реализован посредством микроэволюционных преобразований структуры популяций при изменении условий его обитания [Шмальгаузен, 1968; Шварц, 1980; Яблоков, 1987; Васильев, 2005 и др.]. На наш взгляд, это характерно для большинства доминантных и супердоминантных видов консументов в сложившейся структуре агробиоценозов [Вилкова, Фасулати, 2000, 2001; Павлюшин и др., 2006, 2008; Фасулати, 2007].

В целом, наблюдаемые в настоящее время изменения популяционных характеристик гетеротрофов дают основание полагать, что условия большинства современных агробиоценозов и агроландшафтов способствуют ускорению процессов адаптациогенеза в популяциях наиболее изменчивых доминантных видов консументов, составляющих основу сообществ, что нарушает их структуру и приводит к изменению «адаптивной нормы» эпигенетической системы популяций. Как показано на примерах колорадского жука, хлопковой совки, вредной черепашки и др., это проявляется в ускоренном отборе их популяционных

форм, адаптированных к тем или иным лимитирующим факторам среды. В результате этого местные популяции фитофагов за весьма короткие сроки (несколько лет) утрачивают чувствительность, например, к отдельным иммуногенетическим механизмам возделываемых устойчивых сортов и регулярно применяемым химическим или микробиологическим средствам защиты растений [Вилкова, Фасулати, 2001; Вилкова и др., 2002, 2003, 2005; Павлюшин и др., 2005а, 2006, 2011; Сухорученко, 2005; Sukoruchenko, Dolzhenko, 2008]. В связи с этим при построении систем защиты растений возникает необходимость проведения биомониторинга за внутривидовой изменчивостью фитофагов, как обязательного элемента.

Одной из форм проявления эффекта трансформации экосистем под влиянием антропогенного пресса считают изменение ареалов видов растений и животных, принимающее в настоящее время глобальные масштабы. Рассматривая динамику ареалов насекомых под влиянием хозяйственной деятельности человека, К.Б. Городков [1998] выделяет 3 группы таких изменений:

1) Сокращение ареалов; вымирание многих видов вследствие исчезновения природных биогеоценозов в результате их прямого уничтожения. По мнению автора, в ближайшие 50–100 лет значительно сократятся ареалы большинства видов насекомых, а 40–60% видов в конечном итоге вымрут.

2) Сохранение ареалов. Автор считает, что к антропогенной среде адаптируется около 10% видов насекомых.

3) Расширение ареалов. К этой группе видов членистоногих автор относит и вредителей сельскохозяйственных культур и интродуцентов.

Проблема видов, расширяющих свои видовые ареалы, за последние два десятилетия выдвинулась в число наиболее важных проблем охраны окружающей среды. Эти изменения в биогеоценозах и агробиоценозах по своей значимости и масштабам вызываемых изменений в сообществах во многих случаях превосходит такие формы антропогенного воздействия, как органическое загрязнение [Голубков, 2004]. Так, по материалам ЕОКЗР, за период с 1995 по 2004 год в 29 странах Европы зарегистрировано 8889 чужеродных (адвентивных) видов вредных организмов, переселившихся с других территорий [Roques, Auger-Rozenberg, 2006]. Среди выявленных адвентивных видов 75.9% составляют насекомые, из которых 30.7% – двукрылые (в том числе 66.7% – минирующие мухи), 30% – равнокрылые хоботные (из них 82.7% – белокрылки), 17.8% – жесткокрылые и 9.3% – чешуекрылые. Только в европейской части России зарегистрировано более 150 чужеродных видов среди свободно живущих беспозвоночных [Орлова, 2004].

Процессу территориального расселения видов, вызывающим его причинам, а также механизмам и экологическим последствиям посвящено большое число фундаментальных работ [Иогансен, 1963; Старобогатов, 1970; Карпевич, 1998; Ижевский, 2002; Алимов и др., 2004; Голубков, 2004 и др.]. Территориальная экспансия видов (биологические инвазии) является, по мнению А.Ф. Алимова и др. [2004], главной составляющей процесса современной эволюции экосистем, приводящей к «гомогенизации биосферы», т.е. к «великому переселению» из одного региона в другой видов, которых там ранее не было. Счи-

тается, что это широко распространенный естественный процесс, масштабы и интенсивность которого усиливает хозяйственная деятельность человека, вызывает в экосистемах массу нежелательных последствий экологического, экономического и социального характера.

По мнению многих исследователей, инвазийные или адвентивные виды относятся ко второй по значению (после разрушения мест обитания) угрозе биоразнообразию природных аборигенных экосистем, одной из угроз устойчивости биологических ресурсов и здоровью людей, а также могут приводить к серьезным экономическим потерям [Алимов и др., 2004; Голубков, 2004; Васильев, 2005; Vitousek et al., 1997; Mack et al., 2000; Pimentel et al., 2000 и др.].

Рассматривая подробно различные причины процесса современного интенсивного расселения видов, его стадии и последствия, А.Ф. Алимов с соавторами [2004] отмечают существенные различия между естественными и антропогенными изменениями их ареалов. Расселение, вызванное исключительно за счет естественных причин, происходит, по мнению авторов, сравнительно медленно, путем последовательного проникновения вида в новые местообитания, в то время как изменения ареалов, связанные прямо или косвенно с хозяйственной деятельностью человека, протекают более высокими темпами. При этом считается, что на современном этапе естественный процесс расширения ареалов чаще всего является частью или продолжением антропогенно индуцированного процесса.

Расширение видовых ареалов происходит двумя основными путями – диффузно и скачкообразно. В случае диффузии скорость прирачивания площади ареала сравнительно невелика. Скачкообразный тип, осуществляемый преимущественно под действием природных факторов (с течениями, ветрами и др.) или антропогенным путем (завоз с продукцией, торговля и др.), способствует быстрому освоению видом больших территорий. Одним из ярких примеров антропогенного заноса вида в агроэкосистемы является картофельная моль *Phthorimaea operculella* Zell., опасный вредитель картофеля, завезенный на юг России с посадочным материалом в двадцатые годы прошлого века и ныне широко распространенный в Краснодарском, Ставропольском краях и других регионах страны [Юсупов, 2006]. Еще одним видом, попавшим в Россию антропогенным путем и представляющим угрозу для производства томата, является южноамериканская томатная минирующая моль *Tuta absoluta* Meug. Этот вредитель, впервые обнаруженный в 2010 г. в одной из теплиц в г. Краснодаре [Ижевский и др., 2011], уже в 2012 г. был выявлен в теплицах Майкопского района Адыгеи, в открытом и защищенном грунте в нескольких районах Дагестана и Уфимского района Башкирии [Жимерикин, Миронова, 2013].

Согласно современным представлениям об основных закономерностях протекания биологических инвазий, освоение видом-вселенцем новых для него экосистем-«реципиентов» – это процесс адаптациогенеза. Суть его заключается в последовательном преодолении адвентивным видом в зоне инвазии различных абиотических и биотических барьеров, в т.ч. и посредством микроэволюционных процессов в его популяциях.

Отличительной особенностью зон инвазии многих адвентивных видов насекомых в фазу их адаптации к но-

вым местам обитания является практическое отсутствие специализированных энтомофагов и энтомопатогенов и медленная адаптация к ним многоядных энтомофагов и патогенов. При этом как в природных экосистемах, так и в агроэкосистемах формируется неполная – редуцированная пищевая цепь, что при отсутствии устойчивых растений-хозяев снижает эффективность биоценотической регуляции [Ушатинская, 1981; Вилкова и др., 2001]. Позднее натурализовавшийся адвентивный вид включается (интегрируется) в трофические цепи экосистемы и во все связанные с ними потоки вещества, энергии и обмена информации. Он, таким образом, становится постоянным компонентом консорциумов биоценоза.

Важно иметь в виду, что описанный процесс, особенно на этапах акклиматизации и натурализации, неизбежно сопровождается высокими темпами микроэволюционных изменений генетической и фенотипической структуры популяций адвентивного вида в зоне инвазии (вторичном ареале) по сравнению с их состоянием в его историческом (первичном) ареале, поскольку в подобных случаях всегда имеет место изменение экологических условий обитания вида. В связи с этим отмечается, что к натурализации и интеграции в «экосистемах-реципиентах» зоны инвазии адвентивного вида способны только экологически пластичные виды-вселенцы, обладающие достаточной шириной адаптивного потенциала [Алимов, Богущкая, 2004]. В агроэкосистемах в случае благополучной натурализации вида вредителя и его интеграции в зоне вселения создаются предпосылки для его массового размножения и роста численности.

Анализируя последствия антропогенного расселения видов на новые территории, И.И.Николаев [1979] отмечает, что вслед за завершением периода акклиматизации наступает фаза вспышки продуктивности нововселенца, т.е. фаза «популяционного взрыва». Обновление среды действует в этом случае как неспецифический стимулятор, т.е. фактор своеобразного «экологического гетерозиса».

В настоящее время особое беспокойство у специалистов вызывает интенсивное расширение ареалов ряда доминантных и супердоминантных видов членистоногих. В их числе такие серьезные вредители сельскохозяйственных культур, как отмеченные выше колорадский жук, хлопковая совка, картофельная моль, вредная че-

репашка, западный цветочный трипс, а также кукурузный жук *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte, хлопковая белокрылка *Bemisia tabaci* Genn., гороховый листовой минер *Liriomyza huidobrensis* Blanch. и др. Среди вредителей декоративных древесных культур к таким видам, обосновавшимся в последние годы на Черноморском побережье России, относятся самшитовая огневка *Cydalima perspectalis* Walker, цикадка белая *Metcalfa pruinosa* Say, южная можжевельниковая моль *Gelechia senticetella* Stgr [Карпун и др., 2015]. Для этих видов с широкой экологической пластичностью характерно ускоренное формирование широкого спектра экологических адаптаций к всевозможным изменениям абиотических и биотических факторов среды, включая антропогенные, и к активному внедрению в растительные сообщества зон инвазии.

В связи с отмеченными изменениями в структурно-функциональной организации агроэкосистем в условиях усиленного антропогенного воздействия возникает необходимость проведения биомониторинга негативных процессов адаптивной генотипической изменчивости гетеротрофов. В первую очередь это касается изучения темпов и факторов эпигенетических перестроек популяций, а также их морфогенетической устойчивости к техногенным воздействиям [Васильев, 2005].

Каждая природная популяция, как сложная надорганизменная генетико-экологическая система, состоит из определенных структурно-функциональных групп особей, представленных в разных соотношениях в популяциях, обитающих в различных экологических условиях [Шварц, 1973, 1980; Глотов, 1975, 1983; Васильев, 1988, 1992, 1996, 2005; Васильев, Васильева, 2005 и др.]. Микроэволюционное формирование популяционной структуры вида – процесс исторически длительный, сопряженный со становлением характерного для популяций фенотипа. При этом популяционная структура вида в ареале и специфика генетически детерминированного внутривидового биоразнообразия каждой его популяции относительно устойчиво поддерживается в пространстве и во времени. Однако, при ослаблении регуляторных механизмов экосистем вследствие антропогенных воздействий, резко ускоряются темпы и изменяется направленность микроэволюционных процессов формообразования, что полностью отвечает общим положениям популяционной биологии.

Заключение

Представление о внутривидовой структуре можно получить путем целенаправленного изучения географических и биотопических популяций в пределах ареала вида. С эволюционно-экологических позиций диверсификацию популяций можно представить как процесс, направленный на наибольшее их приспособление к местным условиям, сопровождающийся возникновением экологических, генетических и фенетических различий между ними [Васильев, 1996, 2005].

В связи с этим обязательным элементом современных технологий растениеводства должен быть агроэкологический мониторинг последствий возрастающего антропогенного воздействия на агроэкосистемы. Он должен предусматривать анализ изменений видового, внутривидового и внутривидового биоразнообразия консументов всех уровней в агроэкосистемах, и в первую очередь – у

доминантных и супердоминантных вредителей. Эти виды могут служить тест-объектами (биоиндикаторами) для обнаружения всевозможных последствий процессов антропогенной трансформации агробиоценозов.

Результаты мониторинга должны учитываться при разработке зональных систем управления фитосанитарной обстановкой в агроэкосистемах для обеспечения высокой эффективности защитных мероприятий за счет сдерживания процессов адаптационного консументов к средствам защиты растений и другим специфическим факторам агропроизводства.

Таким образом формирование зональных систем управления фитосанитарной обстановкой в агроэкосистемах должно быть основано на многоуровневом подходе с учетом особенностей взаимодействий составляющих их элементов и соответствия следующим требованиям:

1) использование результатов новых научных исследований по важнейшим направлениям развития науки по защите растений, способствующих научному обеспечению АПК и других отраслей народного хозяйства в области фитосанитарии;

2) устранение причин стрессовых трансформаций агроэкосистем путем целенаправленного фитосанитарного проектирования (конструирования) агроэкосистем на основе смешанных посевов видов и сортов с **длительной устойчивостью** и высокими доместикационными свойствами;

3) сохранение оптимального видового и внутривидового биоразнообразия и биохорологической структуры агробиоценозов для повышения экологической устойчивости агроэкосистем;

4) снижение селективного действия средств защиты растений и на популяции вредных организмов в целях сдерживания микроэволюционных процессов и расширения ареалов вредоносности;

5) проведение регулярного биомониторинга фитосанитарного состояния агробиоценозов для прогнозирования необходимости проведения защитных мероприятий, способствующих росту величины и качества урожая;

6) обязательное проведение агроэкологического мониторинга последствий антропогенного воздействия на агроэкосистемы и оценки фитосанитарных рисков применения как общепринятых, так и новых средств защиты растений, использования новых технологий обработки почвы и нарушенных севооборотов, а также наличия больших площадей заброшенных земель.

Библиографический список (References)

- Аникин В.В. Эколого-географические особенности распространения чехлоносок (LEPIDOPTERA, COLEOPHORIDAE) фауны России // Поволжский экологический журнал. 2002. N 3. С. 187–198.
- Алимов А.Ф. и др. (колл. авторов) Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2004. 436 с.
- Арнольди К.В. О лесостепных источниках и характере проникновения в степь лесных насекомых при степном лесоразведении // Зоологический журнал. 1953. Т. 32. В. 2. С. 175–194.
- Асякин Б.П., Иванова О.В. Управление развитием фитофагов в системе триотрофа (на примере агроценоза капусты) // Агро XXI. 1999. N 12. С. 16–17.
- Бей-Биенко Г.Я. О некоторых закономерностях изменения фауны беспозвоночных при освоении целинной степи // Энтомологическое обозрение. 1961. Т. 39. С. 5–33.
- Будыко М.И. Эволюция биосферы. Л.: Гидрометеоиздат. 1981. 487 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.). 2005. N 1. С. 27–38.
- Великань В.С., Иванова Г.П. Современное состояние комплекса фитофагов в экосистемах овощных и цветочных культур в теплицах Северо-Запада // II Всероссийский съезд по защите растений. Фитосанитарное оздоровление экосистем. Симпозиум по резистентности. 2005. С. 17–19.
- Викторов Г.А. Биоценоз и вопросы численности насекомых // Общая биология. 1960. Т. 21. В. 6. С. 401–410.
- Вилкова Н.А., Иващенко Л.С. Иммуитет растений к вредителям и его роль в биорегуляции агроэкосистем // Труды РЭО. Т. 72. 2001. С. 74–75.
- 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.
- Вилкова Н.А., Шапиро И.Д., Фролов А.Н. Направленность микроэволюционных процессов у фитофагов и их связь с научно-техническим прогрессом // Труды ВИЗР. Вопросы экологической физиологии насекомых и проблемы защиты растений. Л.: 1979. С. 18–24.
- Вилкова Н.А., Сухорученко Г.И., Фасулати С.Р., Иващенко Л.С., Васильева Т.И., Иванова Г.П., Дорохов Д.Б. Методы оценки влияния трансгенных сортов картофеля на жизнедеятельность и микроэволюционные преобразования колорадского жука // Методы мониторинга и прогноза развития вредных организмов. М. – СПб.: 2002. С. 52–62.
- Драгавцев В.А. Молекулярный, онтогенетический, популяционный и фитоценологический уровни эколого-генетической организации хозяйственно-ценных признаков растений // Сельскохозяйственная биология. 2006. N 1. С. 115–123.
- Гиляров М.С. Современные представления о вторичных биоценозах // V совещание ВЭО. М.-Л.: АН СССР. 1963. С. 14–15.
- Гирусов Э.В. Экологическое сознание как условие оптимизации взаимодействия общества и природы // Философские проблемы глобальной экологии. Наука. 1983. С. 105–120.
- Голубков С.М. Влияние чужеродных видов на функционирование водных экосистем // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М. – СПб: Товарищество научных изданий КМК. 2004. С. 243–253.
- Горелов А.А. Экология. М.: Академия. 2009. 400 с.
- Городков К.Б. Динамика ареалов насекомых под антропогенным воздействием. Проблемы энтомологии в России // Сборник научных трудов РЭО. СПб.: 1998. Т. 1. С. 93–94.
- Гусева О.Г., Коваль А.Г., Вяземская Е.О. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) агроландшафтов Северо-Запада России и особенности их комплексов в различных агроценозах // Вестник защиты растений. 2015. N 4 (86). С. 20–26.
- 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. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2003. 542 с.
- Жимерикин В.Н., Миронова М.К. Южноамериканская томатная моль – угроза томатному производству // Защита и карантин растений. 2012. N 11. С. 32–34.
- Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агроферы (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.
- Ижевский С.С. Проникновение чужеземных растительных насекомых на территорию России // Защита и карантин растений. 2002. N 1. С. 28–29.
- Ижевский С.С., Ахадов А.К., Синев С.Ю., Жимерикин В.Н. Томатная минирующая моль выявлена уже в России // Защита и карантин растений. 2011. N 3. С. 40–44.
- Камшилов М.М. Биотический круговорот. М.: Наука. 1970. 160 с.
- Камшилов М.М. Преобразование информации в ходе эволюции. М.: 1974. 64 с.
- Карпевич А.Ф. Избранные труды: в 2-х томах, т. 2: Акклиматизация гидробионтов и научные основы аквакультуры // Памятники исторической мысли. М.: ВНИИРО, 1998, 870 с.
- Карпун Н.Н., Игнатова Е.А., Журавлева Е.Н. Новые виды вредителей декоративных древесных растений во влажных субтропиках Краснодарского края // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2015. В. 211. С. 187–203.
- Кожанчиков И.В. Биологические особенности европейских видов рода *Galerucella* и условия образования биологических форм у *Galerucella rineola* F. // Труды Зоологического института АН СССР. 1958. Т. 24. С. 271–322.
- Куркин К.А. Критерии, факторы, типы и механизмы устойчивости фитоценозов // Ботанический журнал. 1994. 79. 1. С. 313.
- Леквичус Э. Эволюция экосистем: основные этапы и возможные механизмы // Журнал общей биологии. 2002. Т. 64. N 5. С. 371–388.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 1974. 460 с.

- Мамкаев Ю.В. Морфологические принципы систематизации биоразнообразия // Общая биология. 1996. Т. 57. В. 2. С. 40–51.
- Махоткин А.Г. Особенности распространения и причины подъема численности мух рода *Phorbia* (Diptera, Anthomyiidae) на озимой пшенице // Вестник защиты растений. 2000. N 3. С. 46–34.
- Мыслик Е.Н., Лунева Н.Н., Соколова Т.Д. Видовое разнообразие сорных растений местообитаний разного типа на территории Ленинградской области // Вестник защиты растений. 2015. N 1(83). С. 54–57.
- Наумова Н.И. Влияние условий зимовки на расселение колорадского жука при его территориальной экспансии в Северо-Западном регионе России // Вестник защиты растений. 2015. N 1(83). С. 45–48.
- Николаев И.И. Последствия непредвиденного антропогенного расселения водной фауны и флоры // Экологическое прогнозирование. М.: Наука. С. 76–93.
- Новожилов К.В. Защита растений – фитосанитарная оптимизация растениеводства. Проблемы оптимизации фитосанитарного состояния растениеводства // Оптимизация фитосанитарного растениеводства. Сб. Труды Всерос. съезда по защите растений. СПб.: 1997. С. 35–46.
- Новожилов К.В. Стратегия применения пестицидов в сельском хозяйстве в связи с охраной окружающей среды от загрязнения // Охрана природы и применение химических средств в сельском и лесном хозяйстве. ЗИН АН СССР. 1981. С. 39–44.
- Новожилов К.В., Сухорученко Г.И. Агрэкологические принципы использования инсектицидов в сельском хозяйстве России // Агрэхимия. 1995. N 1. С. 111–118.
- Новожилов К.В., Вилкова Н.А., Шапиро И.Д., Фролов А.Н. Проблемы микроэволюции в связи с научно-техническим прогрессом в сельском хозяйстве // Изменчивость насекомых-вредителей в условиях научно-технического прогресса в сельском хозяйстве. Л.: 1988. С. 13–23.
- Павлюшин В.А. Проблемы фитосанитарного оздоровления агроэкосистем // Вестник защиты растений. 2011. N 2. С. 3–9.
- Павлюшин В.А., Сухорученко Г.И., Вилкова Н.А. Резистентность вредных членистоногих к пестицидам и меры ее преодоления // Защита и карантин растений. 2013. N 5. С. 62–92.
- 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., Нефедова Л.И. Вредная черепашка и другие хлебные клопы. Санкт-Петербург.: 2015. 280 с.
- Поляков И.Я. Методы управления агроэкосистемами в защите растений и принципы их разработки. Обзорная информация. М.: 1976. 64 с.
- Рафес П.М. Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота веществ и энергии в лесном биогеоценозе // Сборник. Защита лесов от вредных насекомых. М.: Наука. 1964. С. 3–57.
- Реймерс Н.Ф. Системные основы природопользования // Философские проблемы глобальной экологии. Л.: Изд. Наука. 1983. С. 121–161.
- Слепян Э.И. Химические средства в сельском, лесном и рыбном хозяйстве и в зеленом строительстве и проблема нарушения и восстановления экологических систем // Охрана природы и применение химических средств в сельском и лесном хозяйстве. АН СССР. ЗИН. 1981. С. 5–34.
- Старобогатов Я.И. Системный подход и экология // Сборник. Системные исследования (ежегодник). М.: Наука. 1970. С. 114–131.
- Столяров М.В. Современная ситуация со стадными саранчовыми (Orthoptera, Acrididae) на юге России. Достижения энтомологии на службе агропромышленного комплекса, лесного хозяйства и медицины // Тез. докл. XIII съезда РЭО. Краснодар.: 2007. С. 201–202.
- Сторчевая Е.М. Состояние резистентности яблонного ржавого клеща к инсектоакарицидам в Краснодарском крае и пути ее преодоления // II Всерос. съезд по защите растений. Фитосанитарное оздоровление экосистем. Симпозиум по резистентности. 2005. С. 58–60.
- Сухорученко Г.И. Экотоксикологический мониторинг – основа рационального применения пестицидов / Защита и карантин растений. 2005. N 1. С. 18–21.
- Сухорученко Г.И., Васильева Т.И., Иванова Г.П., Иванов С.Г., Зверев А.А. Положение с резистентностью колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say к инсектицидам в разных зонах картофелеводства России // Вестник защиты растений. 2010. N 3. С. 30–38.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 1977. 407 с.
- 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.
- 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.
- 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. Иммуитет 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., Новожилов К.В. Проблемы защиты растений от вредителей в условиях интенсификации и специализации сельскохозяйственного производства // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука. 1979. С. 3–50.
- Шапиро И.Д., Новожилов К.В., Вилкова Н.А. Иммуитет растений к вредителям и вопросы стратегии и тактики защиты растений // Сельскохозяйственная биология. 1976. Т. 11. 1. С. 135–145.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. 2-е изд. М.: Наука. 1968. 408 с.
- Элтон Ч.С. Экология нашествия животных и растений. М.: Изд. ин. лит. 1960. 230 с.
- Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale W.M., Ewans H., Clout M., Bazzaz F.A. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control // Ecol. Appl. 2000. V. 10. P. 689–710.
- Pimentel D., Lach L., Zuniga R., Morrison D. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States // Bioscience. 2000. V. 53. N 1. P. 53–66.
- Sukhoruchenko G.I., Dolzhenko V.I. Problems of resistance development in arthropod pests of agricultural crops in Russia // EPPO Bulletin. 2008. 38. 1. P. 119–126.
- Tabashnik B.E. Evolution of resistance to *Bacillus thuringiensis* // Annual Rev. Entomol. Palo Alto (Calif.). 1994. V. 39. P. 47–79.
- Vitousek P.M., D'Antonio C.M., Loope L.L., Rejmanek M., Westbrooks R. Introduced species: A significant component of human – caused global change. N. Z. // Ecology. 1997. V. 21. P. 1–16.

Translation of Russian References

- Alimov A.F. et al. Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems. Fundamental Zoological researches. The theory and methods. Moscow: KMK. 2004. 436 P. (In Russian).
- Anikin V.V. Ecological-geographical distribution features of the Coleophoridae (Lepidoptera) in the fauna of Russia. Povolzhskii ekologicheskii zhurnal. 2002. N 3. P. 187–198. (In Russian).
- Arnoldi K.V. Forest-steppe of the sources and nature of penetration into the steppe of forest insects during steppe afforestation. Zoologicheskii zhurnal. 1953. Vol. 32. V. 2. P. 175–194. (In Russian).
- Asyakin B.P., Ivanova O.V. Managing the development of phytophages in the system of triotroph (for example, cabbage agroecosis). Agro XXI. 1999. N 12. P. 16–17. (In Russian).
- Bei-Bienko G.Y. Some regularities of the changes of the invertebrate fauna during the development of virgin steppe. Entomologicheskoe obozrenie. 1961. V. 39. P. 5–33. (In Russian).
- Budyko, M.I. Evolution of the biosphere. Leningrad: Gidrometeoizdat. 1981. 487 p. (In Russian).
- Dragavtsev V.A. Molecular, ontogenetic, populational and phytocenotic levels of the ecological genetic organization of economically valuable traits in plants. Sel'skokhozyaistvennaya biologiya. 2006. N 1. P. 115–123. (In Russian).
- Elton C.S. Ecology of invasions of animals and plants. Moscow: Publishing House of Intern. Lit. 1960. 230 p. (In Russian).
- Emel'yanov A.F. Evolution of terrestrial biota in the light of biogeography. In: Fundamental Zoological researches. Theory and methods. Moscow–Saint Petersburg. Partnership of scientific publications KMK. 2004. P. 216–242. (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: Publishing House MSU. 1980. 464. (In Russian).
- Gilyarov M.S. Modern ideas of secondary biocenoses. In: V Meeting of VEO. Moscow-Leningrad: USSR Academy of Sciences. 1963. P. 14–15. (In Russian).

- Girsov E.V. Ecological consciousness as condition of optimization of interaction of society and nature. In: Philosophical problems of global ecology. Moscow: Nauka. 1983. P. 105–120. (In Russian).
- Golubkov S.M. Effect of alien species on the functioning of aquatic ecosystems. In: Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems. Moscow–St. Petersburg: Partnership of scientific publications KMK. 2004. P. 243–253. (In Russian).
- Gorelov A.A. Ecology. Moscow: Akademiya. 2009. 400 p. (In Russian).
- Gorodkov K.B. Dynamics of insect habitats under anthropogenic influence. In: Problems of entomology in Russia. Collection of scientific papers REO. Saint Petersburg. 1998. Vol. 1. P. 93–94. (In Russian).
- Guseva O.G., Koval A.G., Vyazemskaya O.E. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in agricultural landscapes of North-West Russia and their complexes in different agrocenoses. Vestnik zashchity rastenii. 2015. N 4 (86). P. 20–26. (In Russian).
- Izhevskiy S.S. Penetration of alien herbivorous insects on the Russian territory. Zashchita i karantin rastenii. 2002. N 1. P. 28–29. (In Russian).
- Izhevskiy S.S., Akhadov A.K., Sinev S.Yu., Zhimerikin V.N. Tomato leaf-mining moth were found in Russia. Zashchita i karantin rastenii. 2011. N 3. P. 40–44. (In Russian).
- Kamshilov M.M. Biotic cycle. Moscow: Nauka. 1970. 160 p. (In Russian).
- Kamshilov M.M. Conversion of information in the course of evolution. Moscow. 1974. 64 p. (In Russian).
- Karpevich A.F. Selected works: in 2 volumes, vol. 2: Acclimatization of aquatic organisms and scientific bases of aquaculture. In: Pamyatniki istoricheskoi mysli. Moscow: VNIRO, 1998, 870 p. (In Russian).
- Karpun N.N., Ignatova E.A., Zhuravleva E.N. New species of pests of ornamental woody plants in the humid subtropics of the Krasnodar region. Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii. 2015. V. 211. P. 187–203. (In Russian).
- Kozhanchikov I.V. Biological peculiarities of the European species of the genus *Galerucella*, and conditions of formation of biological forms in *Galerucella rineola* F. In: Proceedings of the Zoological Institute, USSR Academy of Sciences. 1958. Vol. 24. P. 271–322. (In Russian)
- Kurkin K.A. Criteria, factors, types and resistance mechanisms of phytocenoses. Botanicheskii zhurnal. 1994. V. 79. N 1. P. 313. (In Russian).
- Lekavicius E. Evolution of ecosystems: major stages and possible mechanisms. Zhurnal obshchei biologii. 2002. V. 64. N 5. P. 371–388. (In Russian).
- Makhotkin A.G. Features of distribution and causes of the rise in the number of flies of the genus *Phorbia* (Diptera, Anthomyiidae) on winter wheat. Vestnik zashchity rastenii. 2000. N 3. P. 46–34. (In Russian).
- Mamkaev Y.V. Morphological principles of systematization of biodiversity. Obshchaya biologiya. 1996. V. 57. N 2. P. 40–51. (In Russian).
- Mayr E. Populations, species and evolution. Moscow: Mir. 1974. 460 p. (In Russian).
- Mysnik E.N., Luneva N.N., Sokolova T.D. Species diversity of vascular plants of different habitats on the territory of the Leningrad region. Vestnik zashchity rastenii. 2015. N 1(83). P. 54–57. (In Russian).
- Naumova N.I. The influence of winter conditions on Colorado beetle during its territorial expansion in the North-Western region of Russia. Vestnik zashchity rastenii. 2015. N 1(83). P. 45–48. (In Russian).
- Nikolaev I.I. Consequences of unintended anthropogenic resettlement of aquatic fauna and flora. In: Ecological forecasting. Moscow: Nauka. P. 76–93. (In Russian).
- Novozhilov K.V. Plant Protection – phytosanitary optimization of crop production. In: Problems of optimization of phytosanitary condition of crops. Phytosanitary Optimization of crop production. Trudy Vseros. s'ezda po zashchite rastenii. Saint Petersburg. 1997. P. 35–46. (In Russian).
- Novozhilov K.V. Strategy of pesticide use in agriculture in connection with environmental protection from contamination. In: Protection of nature and the use of chemical agents in agriculture and forestry. Saint Petersburg. ZIN AN SSSR. 1981. P. 39–44. (In Russian).
- Novozhilov K.V., Sukhoruchenko G.I. Agro-ecological principles the use of insecticides in agriculture of Russia. Agrokhimiya. 1995. N 1. P. 111–118. (In Russian).
- Novozhilov K.V., Vilkova N.A., Shapiro I.D., Frolov A.N. Problems of microevolution in connection with scientific and technological progress in agriculture. In: Variability of insect pests in the conditions of scientific-technical progress in agriculture. Leningrad: 1988. P. 13–23. (In Russian).
- Pavlyushin V.A. Problems of phytosanitary improvement of agroecosystems. Vestnik zashchity rastenii. 2011. N 2. P. 3–9. (In Russian). Zashchita i karantin rastenii. 2013. N 5. P. 62–92. (In Russian).
- Pavlyushin V.A., Vilkova N.A., Sukhoruchenko G.I., Fasulati S.R., Nefedova L.I. Phytosanitary consequences of anthropogenic transformation of the agroecosystem. Vestnik zashchity rastenii. 2008. N 3. P. 3–26. (In Russian).
- Pavlyushin V.A., Vilkova N.A., Sukhoruchenko G.I., Nefedova L.I. Sunn pest and other grain bugs. Saint Petersburg. 2015. 280 p. (In Russian).
- Polyakov I.Ya. Methods of management of agro-ecosystems in plant protection and principles of their development. Overview. Moscow. 1976. 64 p. (In Russian).
- Rafes P.M. Mass reproduction of harmful insects as a special case of the cycles of matter and energy in forest ecosystems. In: Collection of papers. Protection of forests against harmful insects. Moscow: Nauka. 1964. P. 3–57. (In Russian).
- Reimers N.F. System foundations of nature. In: Philosophical problems of global ecology. Leningrad: Nauka. 1983. P. 121–161. (In Russian).
- Schmalhausen I.I. Factors of evolution. 2nd ed. Moscow: Nauka. 1968. 408 p. (In Russian).
- Shapiro D.I., Novozhilov K.V. Problems of plant protection from pests in conditions of intensification and specialization of agricultural production. In: Chteniya pamyati N.A. Kholodkovskogo. Leningrad: Nauka. 1979. P. 3–50. (In Russian).
- Shapiro D.I., Novozhilov K.V., Vilkova N.A. Immunity of plants to pests and the strategy and tactics of plant protection. Sel'skokhozyaistvennaya biologiya. 1976. V. 11. N 1. P. 135–145. (In Russian).
- Shapiro I.D. Ecological basis of plant protection from pests in the cultivation of crops for intensive technologies on the example of grain and leguminous crops. Leningrad: Izd. Leningrad Agricultural Institute. 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. Management issues of population of harmful arthropods in modern conditions of scientific and technological progress in agriculture. In: Proceedings of VIZR. 1976. V. 48. P. 5–13. (In Russian).
- Shvarts S.S. Ecological regularities of evolution. Moscow: Nauka, 1980, 278 p. (In Russian).
- Slepyan E.I. Chemical products in agriculture, forestry and fisheries and in green building and issue violations and recovery of ecological systems. In: Nature Protection and the use of chemical agents in agriculture and forestry. Saint Petersburg: USSR Academy of Sciences, ZIN. 1981. P. 5–34. (In Russian).
- Starobogatov Y.I. System approach and ecology. In: Collection of papers. System research (annual). Moscow: Nauka. 1970. P. 114–131. (In Russian).
- Stolyarov M.V. Current situation with locusts (Orthoptera, Acrididae) in the South of Russia. In: Achievements of entomology in the service of agroindustrial complex, forestry and medicine. Proc. XIII Congress of Russian entomological society. Krasnodar. 2007. P. 201–202. (In Russian).
- Storchevaya E.M. State of resistance of Codling rusty mite to insectoacaricides in the Krasnodar region and ways of its overcoming. In: II Vseros. Congress of plant protection. Phytosanitary health of ecosystems. Symposium on resistance. 2005. P. 58–60. (In Russian).
- Sukhoruchenko G.I. Ecotoxicological monitoring – the basis of sustainable use of pesticides. Zashchita i karantin rastenii. 2005. N 1. P. 18–21. (In Russian).
- Sukhoruchenko G.I., Vasilyeva T.I., Ivanova G.P., Ivanov S.G., Zverev A.A. Status of resistance in Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* Say to insecticides in different zones of potato in Russia. Vestnik zashchity rastenii. 2010. N 3. P. 30–38. (In Russian).
- Timofeev-Resovskii N.V., Vorontsov N.N., Yablokov A.V. A brief outline of the theory of evolution. Moscow: Nauka. 1977. 407 p. (In Russian).
- Ugolev A.M. Evolution of digestion and principles of evolution of functions: Elements of modern functionalism. Leningrad: Nauka. 1985. 544 p. (In Russian).
- Vasilyev A.G., Vasilyeva I.A. Epigenetic restructuring of populations as probabilistic mechanism of the onset of the biocenotic crisis. Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N.I. Lobachevsky. Series biology. Materials of VIII All-Russian seminar «Populations in space and time» (11–15 April 2005). 2005. N 1 P. 27–38. (In Russian).
- Velican V.S., Ivanova G.P. Current status of phytophagous complex in vegetable and flower crops ecosystems in greenhouses of the North-West. In: II All-Russian Congress on plant protection. Phytosanitary health of ecosystems. Symposium on resistance. 2005. P. 17–19. (In Russian).
- Viktorov G.A. Ecological community and issues on the number of insects. Obshchaya biologiya. 1960. V. 21, V. 6. P. 401–410. (In Russian).
- Vilkova N.A., Ivashchenko L.S. Plant immunity to pests and its role in bioregulation of agroecosystems. In: Trudy REO. V. 72. 2001. P. 74–75. (In Russian).
- Vilkova N.A., Shapiro I.D., Frolov A.N. The focus of microevolutionary processes in phytophagous and their connection with scientific-technical progress. In: Proceedings of VIZR. Questions of ecological physiology of

- insects and problems of plant protection. Leningrad: 1979. P. 18–24. (In Russian).
- Vilkova N.A., Sukhoruchenko G.I., Fasulati S.R. Anthropogenic factors of microevolution of phytophagous insects in anthropogenic ecosystems, including transgenic varieties of potatoes. In: Transgenic plants – a new direction in biological plant protection. Proceedings of 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 phytophagous insects, for example the Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae). Vestnik zashchity rastenii. Saint Petersburg, 2005, N 3. P. 3–15. (In Russian).
- Vilkova N.A., Sukhoruchenko G.I., Fasulati S.R., Ivashchenko L.S., Vasil'eva T.I., Ivanova G.P., Dorokhov D.B. Methods for impact assessment of transgenic potato varieties on the livelihoods and microevolutionary transformations of the Colorado potato beetle. In: Methods of monitoring and forecasting the development of harmful organisms. Moscow–Saint Petersburg. 2002. P. 52–62. (In Russian).
- Watt K. Ecology and management of natural resources. Moscow: Mir. 1971. 463 p. (In Russian).
- Zavadsky K.M., Kolchinsky E.I. Evolution of evolution. Leningrad: Nauka. 1977. 236 p. (In Russian).
- Zherikhin V.V. Selected works in paleoecology and proteogenomic. Moscow: Partnership of scientific publications KMK. 2003. 542 p. (In Russian).
- Zhimerikin V.N., Mironova M.K. South American tomato moth – a threat to tomato production. Zashchita i karantin rastenii. 2012. N 11. P. 32–34. (In Russian).
- Zhuchenko A.A. Ecological genetics of cultivated plants and problems of Agrosphere (theory and practice). Monograph. 2010. Moscow: Publishing House Agrorus. 2004. Vol. 1. 690 p. Vol. 2. 466 p. (In Russian).

Plant Protection News, 2016, 4(90), p. 5–18

FUNCTIONING OF AGROBIOCENOSSES AND TYPES OF THEIR RESPONSE TO ANTHROPOGENIC IMPACTS

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

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

The data on anthropogenic impact on the community of biotrophs in anthropogenic ecosystems are summarized, including the impact on species composition, changes in the dominant phytophagous species ratio, their population dynamics. A group of superdominant consumers of the first order is allocated, having biological benefits based on ecological plasticity, intraspecific polymorphism, high abundance and harmfulness and expansion of areas. Examples of dominant and superdominant agricultural pest species are given, which have accelerated formation of ecological adaptations to changes in abiotic and biotic environmental factors. The responses of different types of anthropogenic ecosystems are described, related to specific immunological properties of crop varieties, to processes of adaptogenesis of plants and biotrophs. Based on principles of system analysis, the main types of responses of ecosystems to the intensity and duration of anthropogenic impacts are described that cause a wide range of intrapopulation polymorphism of biotrophs, i.e. morphogenetic adaptability in the form of microevolutionary processes. Based on the analysis of changes in the specific, intraspecific and intrapopulation biodiversity of consumers, the elements of agroecological monitoring of phytosanitary condition of anthropogenic ecosystems are developed, containing restraints of biotroph adaptogenesis to means of plant protection and other factors of modern technologies of plant growing.

Keywords: ecosystems; agrobiocenosis; anthropogenic factor; community biotroph; dominant; superdominant; polymorphism; adaptation; reactivity; agroecological monitoring; phytosanitary optimization.

Сведения об авторах

Всероссийский НИИ защиты растений, шоссе Подбельского, 3, 196608 Санкт-Петербург, Пушкин, Российская Федерация
 Павлюшин Владимир Алексеевич. Директор института, академик РАН
 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

* Ответственный за переписку

Information about the authors

All-Russian Institute of Plant Protection, Podbelskogo shosse, 3, 196608, St. Petersburg, Pushkin, Russian Federation
 Pavlyushin Vladimir Alekseevich. Director of VIZR, Academician
 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

* Responsible for correspondence