

**ФГБОУ ВПО «КУБАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

---

**кафедра фитопатологии, энтомологии и защиты растений**

*Посвящается 90-летию образования Кубанского  
государственного аграрного университета*

**ЗАМОТАЙЛОВ А.С.**

# **ИСТОРИЯ И МЕТОДОЛОГИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ**

**электронный курс лекций**

для студентов, обучающихся по  
направлению 110400.68 «Агрономия», магистерская программа  
«Биологическая защита растений»



**КРАСНОДАР 2012**

УДК 632.937

**Замотайлов, А.С.**

История и методология биологической защиты растений. Электронный курс лекций / А.С. Замотайлов. – Краснодар, 2012. – 237 с.

Рецензент: **Л.П. Есипенко** – кандидат биологических наук, доцент, заведующий лабораторией интегрированной защиты растений ГНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений» Россельхозакадемии.

Изображение на титульном листе: личинка первого возраста сетчатокрылого насекомого бабочник золотоволосый *Libelloides macaronius* Scopoli во время питания.  
Автор фотографии **В.И. Щуров**

© Замотайлов А.С., 2012

© ФГБОУ ВПО «Кубанский государственный аграрный университет», 2012

## Оглавление

ВВЕДЕНИЕ.....	5
Тема 1. ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО РЕГУЛИРОВАНИЯ ВРЕДНЫХ ОРГАНИЗМОВ В МИРЕ.....	7
Лекция 1. Ранняя история биологической борьбы.....	7
1.1. Биологическая защита в античности и в средние века.....	7
1.2. Биологическая защита в IX веке.....	13
Лекция 2. Средняя история биологической борьбы.....	22
2.1. Средняя история биологической борьбы с вредителями до 1940 г.....	22
2.2. Средняя история биологической борьбы с вредителями до 1962 г.....	31
Лекция 3. Новая история биологической борьбы. Развитие биологического подавления вредных организмов в России.....	38
3.1. Новая история биологической борьбы с вредителями в мире.....	38
3.2. Развитие экологических подходов и биометода в защите растений от вредителей и подавлении сорняков в СССР и России.....	40
3.3. Развитие экологических подходов и биологической защиты растений от микропатогенов и паразитов растений.....	44
Тема 2. АГРОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ.....	49
Лекция 4. Динамика естественных популяций как основа подавления вредных насекомых.....	49
4.1. Основные правила динамики популяций.....	49
4.2. Естественное регулирование: экологическая основа экологизированного и биологического подавления вредных насекомых.....	52
4.3. Процессы, ответственные за изменения численности популяций насекомых.....	54
4.4. Биологическое подавление вредных насекомых: прикладная количественная экология.....	60
Лекция 5. Понятие об агроэкосистеме и ее основные свойства.....	68
5.1. Агроэкосистема.....	68
5.2. Естественная устойчивость агроэкосистем.....	69
5.3. Биологическое разнообразие в пределах агроэкосистемы.....	72
5.4. Число видов и общая экологическая характеристика комплекса членистоногих агроэкосистем.....	76
5.5. Хищники и паразиты в агроэкосистеме.....	78
Лекция 6. Взаимодействия между фитофагами и растениями.....	87
6.1. Свойства системы растение – фитофаг.....	87
6.2. Поиск насекомым кормового растения.....	88
6.3. Поведение насекомого на поверхности растения.....	89
6.4. Химический состав растения.....	91
6.5. Изменение химического состава растений под влиянием насекомых.....	94
6.6. Приспособления фитофагов к вторичным соединениям.....	96
6.7. Опорные структуры растения, смолы и питание насекомых.....	97
Лекция 7. Формирование и пространственное распределение энтомофауны агроландшафта.....	99
7.1. Формирование комплекса членистоногих агроэкосистемы.....	99
7.2. Историческое становление комплекса членистоногих агроэкосистемы.....	100
7.3. Комплексы членистоногих в разных частях поля и на обочинах.....	103
7.4. Сезонные изменения размещения членистоногих в пределах агроэкосистемы.....	105
7.5. Суточные миграции членистоногих.....	106
7.6. Миграции, вызванные другими причинами.....	107
7.7. Формирование комплекса членистоногих на протяжении сезона.....	108
Лекция 8. Развитие концепции защиты растений и формирование представлений об экологизированной защите растений.....	113
8.1. Необходимость защиты растений и «пестицидная опасность».....	113
8.2. Историческая эволюция стратегии защиты растений.....	118
Лекция 9. Понятие об «экологическом» управлении популяциями вредителей.....	127
9.1. Вводные определения.....	127
9.2. Принципы экологического управления популяциями вредителей.....	128
9.3. Преимущества и недостатки экологического управления популяциями вредителей.....	135
Лекция 10. Управление популяциями естественных врагов вредителей.....	138
10.1. Вводные определения.....	138
10.2. Роль гетерогенности ландшафта.....	138
10.3. Сорняки и устойчивость агроэкосистемы.....	141
10.4. Искусственные «обочины».....	142

10.5. Размеры и форма поля.....	145
10.6. Севооборот и соседние угодья. ....	147
10.7. Привлечение энтомофагов на поле.....	148
10.8. Дополнительные хозяева и жертвы энтомофагов.....	151
10.9. Взаимодействия между энтомофагами.....	152
10.10. Воздействие некоторых сельскохозяйственных мероприятий на естественных врагов.....	152
Тема 3. ПРИРОДНЫЕ РЕСУРСЫ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ АГЕНТОВ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ.....	156
Лекция 11. Насекомые паразитоиды.....	156
11.1. Роль естественных врагов в подавлении вредителей.....	156
11.2. Паразитоиды как энтомофаги.....	157
11.3. Биологические взаимоотношения.....	159
11.4. Жизненные циклы некоторых паразитоидов.....	163
11.5. Программы массового разведения отдельных паразитоидов.....	168
11.6. Примеры подавления вредителей с использованием паразитоидов.....	174
Лекция 12. Нематоды, хищные насекомые и другие беспозвоночные.....	175
12.1. Нематоды.....	175
12.2. Хищные насекомые.....	181
12.3. Жизненные циклы некоторых хищников и их использование.....	185
12.4. Хищные беспозвоночные (исключая насекомых).....	190
Лекция 13. Хищные позвоночные.....	196
13.1. Принципы использования хищных позвоночных в биозащите.....	196
13.2. Рыбы.....	196
13.3. Земноводные.....	199
13.4. Птицы.....	200
13.5. Млекопитающие.....	203
Лекция 14. Патогенные микроорганизмы.....	205
14.1. Применение микроорганизмов в биозащите.....	205
14.2. Бактерии.....	206
14.3. Вирусы.....	209
14.4. Простейшие (одноклеточные животные).....	212
14.5. Грибы.....	215
14.6. Риккетсии.....	217
КРАТКИЙ ГЛОССАРИЙ ПО БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЕ РАСТЕНИЙ.....	219
ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА.....	236

## ВВЕДЕНИЕ

Настоящее учебное пособие предназначено для магистрантов очной формы обучения, проходящих подготовку по направлению 110400.68 «Агронимия», магистерская программа «Биологическая защита растений».

Целью данной ООП является подготовка высококвалифицированных специалистов в области защиты растений, обладающих теоретической и практической подготовкой по биологическому методу защиты растений и запасов от вредных организмов и ведению «органического земледелия», а также навыками проведения исследований в соответствующей сфере науки. Помимо фундаментальных знаний по видовому составу, биологии и экологии вредителей и возбудителей болезней сельскохозяйственных культур, магистр должен быть знаком с основами современной систематики и методами идентификации энтомофагов, энтомопатогенов и антагонистов фитопатогенных организмов, их физиологией и биохимией, основами экологии и этологии беспозвоночных, составляющих хозяино-паразитарные системы в агрофитоценозах, а также с основными понятиями и принципами популяционной биологии и созобиологии. Магистр должен быть знаком также с основами сохранения, использования и активизации естественной полезной аборигенной энтомофауны путем создания резерватов различного типа в агроландшафтах, иметь представление о ее региональном биоразнообразии и современных методах биоконсервации.

Практическая подготовка предусматривает овладение современными приемами и методами «классического» биометода – интродукции, разведения, акклиматизации, сезонной и периодической колонизации энтомофагов и акарифагов, применения микробиопрепаратов на основе бактерий, грибов, актиномицетов, вирусов, микроспоридий, их метаболитов, растительных инсектицидов, антифидантов и т.п. Кроме того, магистр должен иметь представление о биологически активных веществах, их синтетических аналогах и их применении в защите растений, включая регуляторы роста и развития ор-

ганизмов, аттрактанты, репелленты, феромоны, антифиданты, ювеноиды и антиювеноиды, антиэкдизоиды и т.п. Программа предполагает также знакомство с основами генетического метода борьбы, техникой стерилизации, приемами генетической модификации сельскохозяйственных растений и полезных организмов в целях защиты урожая. Магистр должен быть знаком с основными технологиями массового размножения, сохранение и расселение энтомофагов, производства антагонистических организмов и биопрепаратов. Учебный курс охватывает также ознакомление с методами исследований в биологической защите растений, включая компьютерное моделирование процессов и машинную обработку экспериментальных данных.

В целом программа предполагает воспитание системного подхода к защите растений, основанного на внедрении наукоемких экологизированных и ландшафтно-адаптированных систем земледелия, современных методах управления структурой агроэкосистем и их фитосанитарной оптимизации.

Дисциплина «История и методология биологической защиты растений» является своеобразным введением во все последующие специальные курсы ООП. Хотя на эту тему написано немало книг, учебники на русском языке еще никогда не публиковались. Настоящий курс является в целом компилятивным (основная литература, использованная при его разработке, указана в соответствующем списке) и в значительной степени экспериментальным. Автор будет благодарен за любые замечания и предложения, которые будут учтены при последующем совершенствовании курса и ООП «Биологическая защита растений» в целом.

# Тема 1. ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО РЕГУЛИРОВАНИЯ ВРЕДНЫХ ОРГАНИЗМОВ В МИРЕ

## *Лекция 1. Ранняя история биологической борьбы*

### **1.1. Биологическая защита в античности и в средние века.**

Чтобы найти корни того комплекса методов, который сейчас известен как «биологическое регулирование», «экологическая защита растений» и т.д., приходится заглянуть в предысторию человечества. Определенно можно сказать, что еще задолго до возникновения, человечества, задолго до первых неуверенных шагов сельского хозяйства, насекомые взаимодействовали с другими обитателями биосферы. Некоторые из этих взаимодействий были полезны для отдельного насекомого (например, при этом насекомому предоставлялись питание, укрытие или другие преимущества в порядке симбиотических взаимоотношений), а другие были губительны (например, конкуренция, заболевания, встреча с хищником). Все такие взаимодействия были необходимы, потому что выжить в природе вид может только совместно с другими организмами, производя не слишком много, но и не слишком мало особей для поддержания стабильной популяции в данных условиях среды. Позже знаменитый биолог Чарльз Дарвин оценил этот процесс и подробно обсудил его.

Явление энтомофагии существует с тех пор, когда появились первые насекомые. Эти мелкие, сравнительно беззащитные животные становились жертвами различных хищников, паразитов и патогенных микроорганизмов, часть которых настолько приспособилась к насекомым, что стала целиком зависеть от них в своем существовании. Никто точно не знает, когда человек разумный впервые заметил, что другие животные часто питаются насекомыми, но первобытные люди сами использовали насекомых в собственном рационе, как это делают и сейчас многие примитивные народы. Есть основания предположить, что простой факт использования насекомых хищниками был отмечен уже давно, потому что человек и сам иногда конкурировал с други-

ми хищниками насекомых, но требующее более тонких наблюдений представление о паразитизме появилось, вероятно, лишь сотни лет спустя. Некоторые заболевания насекомых производят такой драматический эффект, что даже первобытный человек должен был их заметить и, возможно, сравнивал их с болезнями более крупных животных, хотя нет доказательств, что такие наблюдения им делались.

Переход к сельскому хозяйству и его развитие в неолите, около 10 000 лет до н. э., поставило человечество непосредственно перед проблемой конкуренции с насекомыми за пищу. С появлением растениеводства и монокультуры возникли участки, изобилующие некоторыми видами растений, и неизбежно создались локальные скопления вредителей, использующих эти виды в пищу. Мы знаем, что по мере прогресса сельского хозяйства, его усложнения человек стал использовать приемы селекции, отбирая определенные разновидности выращиваемых полезных растений. Особое внимание при отборе обращали на линии, дающие большой урожай благодаря более крупным или более многочисленным семенам, плодам или клубням, но, по-видимому, человек замечал и другие полезные свойства, которые также учитывал при селекции. Таким образом, селекцию разновидностей, устойчивых к болезням и насекомым-вредителям, можно считать первым практическим применением одного из видов биологического подавления насекомых-вредителей.

Еще тогда, когда первобытный человек наблюдал, как птицы ловят насекомых, а змеи поедают грызунов в лесах и полях, он должен был заметить и склонность некоторых диких кошачьих к мышам и крысам, т.е. тем видам, которые вредили ему в зернохранилищах и на других продовольственных складах. В какой-то мере эта полезная для человека склонность кошачьих способствовала одомашниванию кошки древними египтянами. Это событие можно рассматривать как вторую древнюю попытку биологического подавления вредителей.

Теперь мы можем перейти из области предположений в мир документированных фактов. В Библии мы встречаем рассказ о различных бедствиях,



обрушившихся на Египет. В первой главе книги пророка Иоиля описан ряд опустошительных налетов на сельскохозяйственные культуры насекомых, которые позже исчезают. Этот рассказ свидетельствует о том, что цикличная природа изменений в популяциях вредителей была замечена очень давно. Как и в отношении многих других областей биологии, ряд самых древних документированных данных по нашему предмету находится в сочинениях древнегреческих и древнеримских натуралистов. Кое-что о насекомых писали некоторые философы классической древности, особенно известны и ценны сочинения Аристотеля и Плиния. Среди большого количества общих наблюдений и описаний, касающихся различных аспектов исследования насекомых, можно найти и ранние наблюдения по патологии насекомых. Аристотель (384 – 322 г. до н. э.) в своей «Истории животных» описывает разрушения, причиняемые сотам большой пчелиной огневкой, и предполагает, что она «вносит в рой болезнь». Далее он описывает симптомы другой болезни пчел; насколько можно понять, это гнилец. Древнеримский автор Плиний (23 – 79 г. н. э.) тоже знал несколько заболеваний пчел. В другой части мира другое одомашненное насекомое – тутовый шелкопряд – тоже страдало от различных заболеваний, часть которых была описана уже в 1000 г. н. э. Но все эти случаи не имели, да и не могли иметь особой практической ценности, поскольку древние натуралисты и философы ограничивались простым наблюдением и описанием. Лишь по прошествии средних веков к накопленным практическим сведениям о естественной смертности у насекомых было добавлено кое-что существенно новое.

Правда, известны два замечательных исключения. Хотя уничтожение насекомых хищниками наблюдалось и отмечалось уже давно, идея применения хищных животных для борьбы с вредителями сельского хозяйства зрела довольно долго. По-видимому, первый известный пример использования метода биологического подавления насекомых-вредителей в современном смысле – это введение китайцами в цитрусовые рощи хищных муравьев. Древняя китайская книга «Чудеса из Южного Китая», появившаяся около 900

г. н. э., сообщает, что на местных рынках можно было купить крупных желтых муравьев с длинными ногами (по-видимому, это были *Oecophylla smaragdina* F.), которых использовали для защиты апельсиновых деревьев от появления «червивых» плодов. Другой автор упоминает о том же в 1300-х годах, и еще в 1939 г. гнезда муравьев можно было купить на рынках Кантона. Мак-Кук рассказывал о статье в китайской газете об этом методе и обсуждал возможности применения данных муравьев или каких-то местных видов для подавления вредителей в Соединенных Штатах. Другой пример раннего применения биологического регулирования – практика владельцев финиковых рощ на Ближнем Востоке, в Йемене, где колонии полезных муравьев ежегодно переносили с гор в рощи, чтобы подавлять насекомых-вредителей.

Вскоре после того, как в Европе возобновились научные исследования, стали появляться новые ценные данные, касающиеся поведения насекомых в природе. В XVI в. и начале XVII в. возобновившийся интерес к науке выражался главным образом в пересказе верований древних, частично дополнявшемся оригинальными наблюдениями. Для этого периода характерны такие имена, как Гесснер, Томас Муффе, Альдрованди. Книга Муффе «Театр насекомых», куда вошла и работа Гесснера, была опубликована в 1634 г.; это была первая книга, целиком посвященная насекомым. В ней обсуждались, а частично изображались в иллюстрациях признаки различных болезней, паразиты пчел, а также зараженный нематодами тутовый шелкопряд. Хотя книга Муффе была первой книгой о насекомых, труд Улисса Альдрованди «*De Animalibus Insectis*» был первым опубликованным сочинением на тему биозащиты (1602 г.). В нем резюмировалось все написанное о насекомых ранее, а также впервые упоминалось о паразитизме у насекомых. Альдрованди описал нападение группового паразитоида *Apanteles glomeratus* (L.) на репницу *Pieris rapae* (L.), но он неправильно истолковал наблюдавшееся им явление и принял хорошо различимые коконы паразитоида за его яйца. В 1608 г. итальянец Франческо Реди описал то же явление, а также паразитирование «мухи»

(наездника) на тлях. Реди известен также тем, что он опроверг учение о самопроизвольном зарождении жизни из неживого вещества. Следует отметить, что лишь в 1706 г. Валлиснери правильно интерпретировал все ранние наблюдения, касающиеся паразитизма у насекомых.

В литературе XVIII в. появилось множество других упоминаний о насекомых-хищниках и паразитоидах. В то время натуралисты поставили под сомнение труды древних ученых и начали самостоятельно исследовать мир животных. В 1701 г. великий голландский микроскопист Левенгук зарисовал и описал паразитоида ивового пилильщика. Выпущенные в то время в свет иллюстрированные труды по естественной истории насекомых Гедерта, де Геера, Бонна, Жоффруа и Реомюра выполнены прекрасно. Особенно замечательна очень полезная и точная работа Рене Реомюра, который, может быть, больше других ученых сделал для разработки идеи биологического подавления вредных насекомых. В своих «Мемуарах к истории насекомых» он, по видимому, первый рекомендует биологическое подавление вредителей: предлагает вносить яйца «мух, поедающих тлей» (т. е. сетчатокрылых) в оранжереи, чтобы не допускать размножения там тлей. Реомюр обнаружил также нематоду, паразитирующую на шмелях, и включил в книгу главу с рисунками гусениц, зараженных паразитами. Еще в 1726 г. он описал так называемого «китайского растительного червя» - без сомнения, это гусеница чешуекрылого, зараженная грибом *Cordyceps*.

Большинство ранних натуралистов было, как мы сказали бы теперь, экологами, и такая направленность неизбежно заставляла их рассматривать вредителей с точки зрения возможностей биологической борьбы с ними. Это хорошо показывает цитата из Реомюра: «Люди не любят гусениц и, если бы могли, уничтожили бы их всех. Но если немного подумать над тем, в чем же наша истинная выгода, эта ненависть прекращается. Мы любим смотреть на покрытые листьями деревья в наших садах и лесах; мы любим видеть на этих деревьях птиц, пение и оперение которых восхищают нас. Поэтому мы должны позаботиться... о том, чтобы все гусеницы не были убиты и чтобы

эти птицы не лишились своей пищи. Без сомнения, все в мире устроено очень хорошо, но мы просто не видим всех связей, которые соединяют все эти весьма разнообразные формы жизни между собой... Воображая себя, как мы любим это делать, центром Вселенной, а все другие вещи связанными с нами, мы неспособны заметить менее прямые, но полезные функции некоторых созданий, которых мы знаем только по их непосредственным, иногда вредным, побочным эффектам».

Де Геер в 1760-х гг. сказал, что «мы никогда не сможем обороняться от насекомых без помощи других насекомых». Еще один выдающийся европейский биолог XVIII в. заслуживает особого упоминания за его вклад в развитие биологических методов борьбы. Это основоположник современной систематики Карл Линней, который интересовался не только систематикой; он был также опытным наблюдателем природы и экологом, а его второй любовью были насекомые. Развивая идеи Реомюра, Линней (под псевдонимом К.Н. Нелин) предложил сокращать численность садовых вредителей с помощью хищного жука *Calosoma sycophanta* (L.). Он даже провел испытания этого метода, отловив в лесу *Calosoma*, а также другие виды жужелиц и перенеся их в сад. Для подавления тлей он также рекомендовал применять божьих коровок, златоглазок и паразитических перепончатокрылых. Еще в 1760 г. Линней выдвинул идею «природного равновесия», заметив, что «растительные насекомые всегда связаны с другими, которые уничтожают их, если они становятся слишком многочисленными», и «таким образом идет война всех против всех».

Хотя большая часть этих ранних работ проводилась в Европе, различные методы биологического подавления вредителей, в какой-то мере были предметом обсуждения и в Новом Свете. Уже в 1771 г. здесь давались рекомендации «о времени посева гороха, чтобы предупредить истребление урожая червями». В 1792 г. было предложено для борьбы с гессенской мухой уничтожать стерню после жатвы. Впервые описав пяденицу *Paleacrita vernata* (Peck), Пек отметил также естественные факторы регуляции ее попу-

ляций, в том числе два важных вида птиц и болезнь «деликвиум» («разжижение»), вызываемую, по-видимому, вирусом. Позже, в 1800 г., Пек заметил яйцевого паразитоида вишневого пилильщика *Caliroa cerasi* (L.). Митчилл предложил для уничтожения зимовочных убежищ взрослых самок пядениц и лишения их защиты от ветра и птиц соскребать с деревьев всю отставшую кору. Рекомендовался даже такой странный способ борьбы с муравьями на плантациях: «помещать небольшое количество человеческих испражнений в муравьиные кучи, в результате чего не только убивается масса муравьев, но остальные отваживаются от своих жилищ».

Примерно в то же время, в 1762 г., была осуществлена первая программа по перемещению хищника для подавления насекомого-вредителя из одной страны в другую, программа, опередившая свое время на сто лет. С самого начала развития сельского хозяйства на острове Маврикия в Индийском океане одним из наиболее опасных вредителей сахарного тростника была красная саранча *Nomadacris septemfasciata* Serville. В 1762 г. для борьбы с саранчой из Индии была вывезена птица майна *Acridotheres tristis* L. Идея, видимо, оказалась плодотворной, и вред, приносимый красной саранчой, стал постепенно уменьшаться, пока в 1770 г. это насекомое уже не представляло серьезной опасности.

В XVI – XVIII вв. научная мысль развивалась все более и более интенсивно, а количество оригинальных наблюдений и экспериментов увеличивалось. Простые наблюдения и описания отдельных случаев паразитизма, хищничества и заболеваний у насекомых были необходимым этапом в развитии идеи биологического подавления вредителей, но, чтобы этот метод стал жизнеспособным, требовалось признание еще одной важной концепции.

## **1.2. Биологическая защита в IX веке.**

Только в XIX в. была полностью осознана потенциальная важность различных факторов смертности в подавлении популяции вредителя. Конечно, еще раньше была одомашнена, кошка, раньше были даны опережающие свое время советы Реомюра и Линнея, раньше была проведена интродукция

майны на остров Маврикия, но в окончательном создании философских основ биологического регулирования и в широком распространении этого метода важную роль сыграли спорные труды Томаса Мальтуса по проблемам населения и стимулированные ими мысли Дарвина.

Эразм Дарвин, дед Чарльза, предложил освобождать теплицы от «тлей», поселяя там божьих коровок. В своей работе «Фитология» он впервые высказался в пользу переноса полезных организмов из одной страны в другую, предложив заразить английских водяных крыс ленточными червями от американских крыс. Он заметил также, что гусеницы капустницы приносили бы гораздо больше вреда, если бы «половина из них не уничтожалась ежегодно мелким наездником».

В Америке в накопление знаний о насекомоядных насекомых и болезнях насекомых внесли свой вклад некоторые энтомологи-любители. Митчилл посвятил свою работу различным паразитическим животным, в том числе и перепончатокрылым из насекомых. Джейкоб Сист опубликовал одно из первых в Америке наблюдений над поражением западного майского хруща грибом *Cordyceps*. Геррик обсудил яйцевых и куколочных паразитоидов гессенской мухи, он также опубликовал несколько заметок о *Platygaster*, яйцевом паразитоиде пядениц. А филладельфийский врач Джозеф Лейди в 1862 г. сделал сомнительное в практическом отношении предложение завести на городских площадях «по несколько индюшек, цесарок и кур, которые уничтожали бы всех насекомых, попавшихся им на глаза».

В европейской литературе все чаще стали появляться другие, более практичные рекомендации. Большой интерес вызывали божьи коровки. Кирби и Спенс рекомендовали использовать их и действительно использовали их для борьбы с тлями. Оллиф писал, что божьи коровки применяются уже, возможно, несколько веков фермерами, выращивающими на юге Англии хмель, и что эти фермеры даже нанимали женщин и детей собирать этих жуков в те годы, когда они были редкими. Немецкий энтомолог Хартиг в 1827 г. описал методику содержания зараженных гусениц в садках, из которых паразитоид-

ды, выходящие из гусениц, могли вылетать, чтобы продолжать свою полезную деятельность в окрестных лесах. Другой немецкий лесной энтомолог, Ратцебург, написав книгу «Наездники лесных насекомых», привлек внимание к роли паразитоидов в подавлении популяций лесных насекомых, но он полагал, что человек никак не может способствовать этому процессу. В Австрии натуралист Винцент Кёллар опубликовал ценный «Трактат о насекомых», созданный им по поручению императора Франциска I. Основной целью книги было ознакомить широкую публику с вредными насекомыми; в ней подчеркивалось, что понимание циклов развития вредителей – ключ к эффективной борьбе с ними. Кёллар преуспел в своей задаче, подробно описав жизненные циклы более 120 видов. Помимо рекомендаций по различным механическим методам, практической информации о методах борьбы в книге немного, но в разделе «Средства защиты от вредных насекомых» автор показал ясное понимание важности паразитоидов и хищников в «ограничении слишком сильного размножения некоторых насекомых». В книге говорится о летучих мышах и других полезных млекопитающих, которые истребляют насекомых, - от кротов и ежей до белок и кабанов. Птицы играют еще более важную роль, и Кёллар предложил законодательные меры по защите птиц и млекопитающих. Наконец, он считал, что основную роль в подавлении вредителей играют полезные насекомые, и перечислил несколько их групп, дав, кроме того, в высшей степени точное описание жизненного цикла одного паразитического перепончатокрылого.

Кирби и Спенс в Англии тоже понимали важность естественных врагов и естественной регуляции: «основными факторами... в ограничении вредных видов насекомых в приемлемых пределах являются другие насекомые... Им мы обязаны... тем, что наши урожаи, наш хлеб, наш скот, наши плодовые и лесные деревья... не уничтожаются полностью». Они описали применение для борьбы с тлями различных хищных ос, личинок златоглазок, мух-журчалок и божьих коровок. Эти авторы знали о пользе, приносимой наездниками, хальцидами, паразитическими двукрылыми, жужелицами, жуками-

скакунами, богомолами, клопами-редувиидами, стрекозами и пауками. Они внесли практичное, особенно для того времени, предложение «истреблять» постельных клопов, запуская в комнату, где их много, 6 – 8 особей хищного клопа *Pentatoma bidens* и закрывая эту комнату на несколько недель.

Во Франции Буажиро сообщил об успешном подавлении численности непарного шелкопряда на придорожных тополях при выпуске на них заранее собранного хищного жука *C. sycophanta*. Чтобы уменьшить популяции ухорвертки в своем саду он использовал также хищного жука-стафилина. В Италии в 1845 г. была учреждена премия за новые успешные методы использования хищных насекомых для подавления вредителей. Антонио Вилла получил золотую медаль за эксперименты по регулированию численности растительноядных насекомых-вредителей в своем саду с помощью жужелиц и стафилинов. Кроме того, он составил список полезных насекомых и убеждал крестьян уничтожать не всех насекомых подряд, а отличать полезные виды от вредных. В тот период в Италии работали также такие ученые, как Камилло Рондани, систематик, собравший ценную информацию о хозяевах изучавшихся им паразитических насекомых; Т. Белленги, прогрессивный биолог, сказавший однажды: «Энтомологический паразитизм имеет будущее, и именно на него больше, чем на что-либо другое, итальянское сельское хозяйство должно возлагать свои надежды»; и Агостино Басси, пионер в области патологии насекомых, первый продемонстрировавший грибковую природу болезни тутового шелкопряда мюскардины в 1835 г.

К середине XIX века некоторые ученые начали делать обобщения во все разрастающейся системе знаний о паразитоидах, хищниках и болезнях насекомых. Еще во времена Линнея возникло представление о пищевых цепях, а теперь появились концепции пищевых сетей, экосистем и «борьбы за существование». Из многочисленных натуралистов и первых экологов, складывавших кусочки информации в цельную общую систему «природного равновесия», выделяются два имени: Джорджа Рассела Уоллеса и Чарльза Дарвина. Эпохальные идеи, выдвинутые этими двумя учеными, в значительной



степени уже тогда были поняты и подхвачены энтомологами. Особенно выдающийся вклад внес другой англичанин, Джон Кертис, который в своем труде «Сельские насекомые» подробно обсуждал экологию различных сельскохозяйственных вредителей и постоянно подчеркивал важность паразитов и хищников для защиты урожая.

Как мы видели, большинство основных наблюдений и методологических соображений, приведших в конце концов к разработке методов биологической борьбы, пришло из Старого Света. Но окончательная кристаллизация идей биологического регулирования произошла, по-видимому, благодаря ситуации, сложившейся в сельском хозяйстве Северной Америки. Быстрому развитию сельского хозяйства в Новом Свете способствовали обширные пространства плодородных земель и благоприятный климат. Колонисты несколько сезонов получали превосходные урожаи экзотических для этого континента культур, привезенных в Америку из их родных стран и других районов земного шара. Затем внезапно появились насекомые-вредители, которые стали уничтожать урожай год за годом. Многие из этих вредителей не были новыми для фермеров, они имелись и на европейских полях; на взрывное увеличение численности популяций вредителей и следующее за этим полное уничтожение урожая не были знакомы фермерам ранее. Естественно, возник вопрос: почему в Америке вредители ведут себя иначе, чем в Европе? Этот вопрос был поставлен перед многими энтомологами.

Первым правильно проанализировал эту проблему и предложил ее решение энтомолог штата Нью-Йорк Аза Фитч, пришедший к мысли ввезти для подавления вредителей полезных насекомых из других стран. Обсуждая вопросы, связанные с завозом из Европы оранжевого комарика *Sitodiplosis mosellana* (Gehin), Фитч писал: «Ужасающие результаты жатвы 1854 г. ...натолкнули меня на мысль, что они обусловлены отсутствием у нас в стране паразитов, по крайней мере настоящих и эффективных паразитов комарика, и что наиболее действенным средством против этого насекомого был бы ввоз его естественных врагов из Европы». Фитч сам написал в Англию Джо-

ну Кертису и, объяснив проблему и предложив способы ее решения, попросил помочь в получении зараженного паразитоидами вида-хозяина. Идея Фитча подверглась в Англии широкому обсуждению и, видимо, была признана многообещающей. Но, как это часто бывает с планами по биологическому подавлению вредителей, не оказалось средств для финансирования проекта, и в результате перевоз паразитоидов не состоялся. В штате Иллинойс сильную поддержку идеям Фитча оказал другой выдающийся энтомолог того времени Бенджамин Уэлш. В 1860-х годах в своих работах он пропагандировал идею ввоза паразитоидов из Европы, чтобы сократить опустошения, причиняемые различными завезенными вредителями, однако его призывы не нашли отклика. Он завершил статью по этому вопросу, опубликованную в 1866 г., следующим выводом: «Это общий принцип; как только вредное европейское насекомое случайно приживется в наших местах, мы должны сразу же ввезти паразитов и хищников, питающихся им у него на родине». Но только в следующем десятилетии нашлись люди, которые сделали кое-что для воплощения этих предложений в жизнь.

Как это ни удивительно, хотя идея международных перевозок полезных членистоногих впервые была выдвинута в помощь американскому сельскому хозяйству, первой страной, получившей партию таких организмов, была Франция, а привезена была эта партия из Америки. Многообещающий молодой энтомолог из Миссури, Райли, открыл хищного клеща *Tyroglyphus phylloxerae* Riley, нападающего на филлоксеру, которая тогда (1873 г.) была серьезной угрозой для французского виноделия. Этот клещ имеет американское происхождение, поэтому Райли вступил в сотрудничество с французскими учеными Планшоном и Фозе и послал им живых клещей, которые, как он надеялся, помогут регулировать численность популяций филлоксеры. Клещи прижились на новом месте, но не смогли заметно уменьшить популяции филлоксеры (позже эту проблему удалось решить, когда во Франции стали использовать устойчивые сорта винограда, ввезенные из Америки). Райли находился под сильным влиянием идей Фитча и Уэлша, и в 1870 г. он впер-

вые совершил целенаправленную перевозку паразитоидов из одного места в другое, а именно врагов сливового цветоеда *Conotrachelus nenuphar* (Herbst) из Керквуда в штате Миссури в другие части того же штата. Его примеру вскоре последовали другие, Лебарон и Говард в США и Деко во Франции. Среди других ранних опытов международной перевозки полезных насекомых можно назвать перенос врагов тлей из Англии в Новую Зеландию в 1874 г., который, правда, дал неопределенные результаты, и первую интродукцию паразитоида в Канаду в 1882 г. Саундерсом. Саундерс получил из штата Нью-Йорк особей яйцевого паразитоида *Trichogramma minutum* (Riley) и выпустил их вблизи отложенных яиц завезенного в сады Онтарио пилильщика *Nematus ribesii* (Scopoli).

Наконец, только в 1883 г., примерно через 30 лет после того, как Фитч призвал использовать ввоз полезных насекомых, США впервые получили такое насекомое. Успешный ввоз *A. glomerulus*, проведенный Райли (в то время работавшим в Министерстве сельского хозяйства США), был на самом деле и первым межконтинентальным переносом паразитоидов в целях биологической борьбы. Европейские бракониды со временем стали ценной частью комплекса паразитоидов завезенной в Америку репницы *P. rapae*.

Пока шли эти ранние эксперименты по интродукции полезных насекомых, классический биологический метод борьбы развивался и в несколько другом плане. Как сообщает Штейнхауз, итальянский микробиолог Агостино Басси был первым, кто, правда, несколько косвенным образом, предложил в 1863 г. использовать для подавления насекомых-вредителей микробы. Во Франции Луи Пастер высказал в 1874 г. идею использовать против виноградной филлоксеры простейших, вызывающих у пчел болезнь пембрину, или же найти грибковое заболевание, подходящее для этой цели. В том же году великий американский энтомолог Леконт, обсуждая «новую систему сдерживания» вредителей, включил в нее производство, интродукцию и распространение болезней. Это было первое конкретное и солидно обоснованное предложение такого рода, появившееся на английском языке. Позже американ-

ский энтомолог немецкого происхождения Г. Хаген предложил использовать «пивное сусло или разведенные дрожжи», наносимые распылителем, с целью вызвать эпизоотии среди насекомых, а в том же году Комсток, Райли и Берне испробовали этот метод на практике. Используя имеющиеся в продаже препараты дрожжей на подопытных насекомых в садках, эти и некоторые другие ученые, как и следовало ожидать, не смогли вызвать у насекомых заболеваний, поскольку дрожжи в этих препаратах оказались для них непатогенными. Только Берне отметил высокую смертность своих подопытных животных, а Хаген, обследовав насекомых, подтвердил, что причина гибели «большое количество дрожжевых клеток». Но причиной гибели насекомых могло быть загрязнение дрожжей какими-то действительно патогенными микроорганизмами либо какая-то случайность. Несмотря на неправильную интерпретацию результатов экспериментов, нельзя не признать, что упомянутые выше исследователи, насколько было возможно при тогдашнем состоянии науки, обратили внимание на потенции микробиологического метода борьбы и способствовали его развитию. Тем временем в Европе русский зоолог Мечников изучал вред, наносимый злакам хлебным жуком-кузьмой *Anisoplia austriaca* Herbst. Заметив, что численность популяций вредителя из года в год сильно колеблется, он сделал вывод, что эти колебания – результат трех различных болезней. Одна из них вызывалась «зеленым мюскардинным грибом», сейчас известным под названием *Metarrhizium anisopliae* (Metchnikoff) Sorokin. Мечников нашел и других насекомых, чувствительных к этой болезни; он выступал за производство и использование ее возбудителя для борьбы с вредителями и специально распространял этот гриб. К 1884 г. на экспериментальной установке было налажено производство спор *Metarrhizium* в количествах, достаточных для продажи. Хотя полевые опыты дали очень ободряющие результаты, вскоре по неизвестным причинам программа была прекращена.

В конце XIX в. многим американским энтомологам стало ясно, что в любом списке важных в экономическом отношении насекомых-вредителей преобладают завезенные виды. Саундерс, говоря об этой проблеме в прези-

дентской речи к энтомологическому обществу Онтарио, перечислил группу видов-вредителей, имеющих европейское происхождение. «Без сомнения, - сказал он, - увеличение их популяций связано с отсутствием многочисленных паразитоидов, которые питались этими вредителями у них на родине. В настоящее время назрела необходимость специального переноса полезных насекомых в Канаду». Говард обнаружил, что из 73 самых важных вредных насекомых «первого класса» в США в то время 37 были завезены, 6 имели неизвестное происхождение и 30 были местными. Он потребовал ввести строгие законодательные карантинные меры. Райли предупреждал от излишнего оптимизма в отношении ввоза полезных организмов из-за границы и указывал, что, вероятно, не все случаи интродукции будут столь же успешными, как недавняя программа по ввозу родолии.

Как уже говорилось, Райли участвовал в первой международной перевозке полезного членистоногого – он послал хищного клеща во Францию для борьбы с филлоксерой. Он также организовал первую межконтинентальную перевозку паразитоидов для целей биологической борьбы – интродукцию *A. glomeratus* для борьбы с завезенной репницей. Но только после весьма успешной интродукции божьей коровки *Rodolia cardinalis* (Mulsant) из Австралии в Калифорнию Райли, под руководством которого была проведена эта интродукция, приобрел большую известность, а биологическое подавление насекомых-вредителей было поставлено на солидную основу.

## **Лекция 2. Средняя история биологической борьбы**

### **2.1. Средняя история биологической борьбы с вредителями до 1940 г.**

Развитие представлений о биологической защите растений, рассмотренное в предыдущей лекции, привело в конце XIX в. к формированию теоретической основы, которую теперь часто называют «классическим биологическим методом борьбы». Словно живое растение, идея биологической борьбы расцвела в умах многих энтомологов XIX в. и в 1888 г. дала первый существенный плод – великолепный успех в борьбе с австралийским желобчатым червецом в Калифорнии.

История интродукции родолии в калифорнийские цитрусовые рощи и ее успех, как признано всеми, по своим последствиям для практики прикладной энтомологии затмевает все предпринимавшиеся до тех пор усилия. Еще в 1882 г. был назначен специальный комитет калифорнийского совета по садоводству, чтобы рассмотреть возможные способы борьбы с австралийским желобчатым червецом *Icerya purchasi* Maskell, который стал угрозой процветавшей тогда цитрусовой промышленности. Райли, работавший в Министерстве сельского хозяйства США в Вашингтоне, тоже занимался этой проблемой; он первым заметил червеца в 1872 г. К 1886 г. у него было два полевых агента, Д. Кокиллет и А. Кёбеле, работавшие в Калифорнии и помогавшие ему в сборе информации. Выступая в 1887 г. перед съездом садоводов в Риверсайде и оценивая создавшееся положение, Райли смог вселить в собравшихся необходимую им надежду. Он отметил, что *Icerya* – завезенный вредитель, по-видимому, австралийского происхождения и что в Калифорнии нет хищников и паразитоидов, использующих этот вид, чем и объясняется серьезность вызываемых им потерь. Австралиец Фрэнсис Кроуфорд, с которым Райли установил переписку, сообщил ему по крайней мере об одном паразитоиде – двукрылом *Cryptochaetum iceryae* (Williston), которое уничтожало червеца. В связи с этим Райли предложил, чтобы штат или, может быть, даже округ Лос-Анджелес послал в Австралию опытного энтомолога, кото-

рый бы изучил, собрал и привез в Калифорнию полезных насекомых. Но из-за политических и финансовых неурядиц в Вашингтоне выполнение плана Райли временно задержалось. Все же в августе 1888 г. Кёбеле отплыл в Австралию, официально как представитель госдепартамента США на Международной выставке в Мельбурне, но на самом деле с целью собрать по поручению Райли насекомых – врагов червеца *Icerya*. Еще до отъезда Кёбеле У. Клее, инспектор штата Калифорния по вредителям плодовых деревьев, независимо от него получил из Австралии от Кроуфорда некоторое количество мух *Cryptochaetum* и выпустил их на волю. Но настоящие события развернулись только тогда, когда Кокиллет под руководством Райли начал выпускать полезных насекомых, собранных Кёбеле.

Райли сначала верил в возможности *Cryptochaetum*, но вскоре стало ясно, что тем насекомым, которого все искали, была мелкая божья коровка, питающаяся *Icerya* и открытая Кёбеле. Небольшое количество (129 особей) родолии *R. cardinalis* (Mulsant) было получено между ноябрем 1888 г. и январем 1889 г. Их использовали для разведения. К июню 1889 г. более 10000 потомков особей из этой первой партии были распределены по сотням садов на юге Калифорнии. В феврале и марте прибыли и были немедленно выпущены две другие партии родолии, в общей сложности 385 особей. Практически в каждом случае колонизации через несколько месяцев наступало феноменальное уменьшение зараженности червецом. В следующий сезон червец почти исчез и больше не представлял опасности. Цитрусовое садоводство было спасено, и родолию признали чудом прикладной энтомологии, причем стоимость программы по оценкам составила около 1500 долларов. Вторичным полезным результатом этой интродукции было то, что *Cryptochaetum* тоже прижилась в Калифорнии и сейчас является важным врагом червеца в прибрежных районах вокруг Сан-Франциско и в некоторых частях Южной Калифорнии.

Кёбеле стал местным героем, а в его родной Германии метод биологической борьбы с вредителями в течение некоторого времени был известен

как «метод Кёбеле». Другие ученые, особенно Райли, имели такое же или даже большее право на славу после успешного завершения программы, но главное состояло в том, что биологический метод получил право на существование. Результаты программы стали широко известны во всем мире, и другие страны, где *Icerya* причиняла вред, стали выписывать родолию из Калифорнии. Практически везде, куда ее ввозили, наблюдались блестящие повторения калифорнийского успеха.

Благодаря успешному опыту с родолией биологическое подавление насекомых-вредителей прошло во многих районах, особенно в Калифорнии, через период большой популярности. Проводилось так много опытов с различными вредителями, их врагами, разными хозяевами и в разных местах, что было бы невозможно осветить их все, но все же мы рассмотрим несколько случаев и коснемся нескольких важных программ, чтобы показать, в каких направлениях развивался метод и как он пришел к этим направлениям.

Под впечатлением работы Кёбеле калифорнийские законодательные власти выделили в 1891 г. 5000 долларов на дальнейшие ввозы полезных насекомых из Австралии и обратились с просьбой к Райли и Министерству сельского хозяйства поддержать финансами Кёбеле в этой работе. Кёбеле пробыл в отъезде год и прислал за это время из Австралии, Новой Зеландии и с островов Фиджи 46 видов кокциnellид, 4 из которых смогли акклиматизироваться в Калифорнии. Из них только *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant, хищник мучнистого червеца, дал результаты, близкие к результатам, полученным с помощью родолии. Позже Кёбеле переехал из Калифорнии на Гавайи, где в 1893 г. занял такую же должность. До того как окончательно вернуться в Германию в 1912 г., он осуществил ряд программ по интродукции полезных насекомых.

После Кёбеле Калифорния посылала за границу других энтомологов-сборщиков начиная с Дж. Компера в 1899 г., а затем, в числе других, Г. Фирека, К. Клаузена и, наконец, Г. Компера (сына Джорджа) в 1927 – 1928 гг. Постепенно в Калифорнии возникла одна из самых сильных в мире организа-



ций по биологической борьбе с вредителями. Большую поддержку методу в этот ранний период оказывал председатель комиссии по садоводству штата Элвуд Купер, который писал в 1907 г.: «Калифорнию можно поздравить с тем, что она стала пионером в борьбе с вредными насекомыми с помощью их естественных врагов. Годами мы были одиноки в этой борьбе, но сейчас нашему примеру следуют очень многие штаты, районы и другие государства, и на наш штат смотрят как на великий пример в этой работе. На самом деле польза, приносимая хищными и паразитическими насекомыми, была известна очень давно, но только в Калифорнии эта работа была поставлена на практические рельсы, и именно в нашем штате было положено начало ввозу полезных насекомых для борьбы с вредными видами».

Л. Говард, другой ученый, рано выдвинувший идею использования полезных насекомых и впервые в 1880 г. предложивший перевозить насекомых из страны в страну, занялся также таксономией хальцид, поскольку в то время в этой области не было никакого прогресса. Он описал много новых видов и составил картотеку взаимосвязей паразитоидов и хозяев для всего мира. Будучи преемником Райли на посту главы Отдела энтомологии в Вашингтоне, Говард был очень влиятельным человеком. К критическим замечаниям Говарда о развитии биологического метода подавления вредителей в Калифорнии неизбежно прислушивались больше, чем к замечаниям кого-либо другого. И, тем не менее, метод некоторое время процветал в своем неизменном виде. В автобиографии Говард писал, что из-за успеха опыта с родолией «без риска ошибиться можно сказать, что прогресс в борьбе с вредными насекомыми на западном побережье США был задержан на 10 лет или даже более из-за того, что на этот метод борьбы слишком полагались и потому забросили все другие методы и пути исследования». Говард также перевел для публикации в американском журнале статью Маршала, который почти столь же критично относился к излишним надеждам, возлагаемым на биологический метод борьбы в Калифорнии и в Австралии. Доутт отвергает критику Говарда, приводя многочисленные примеры прогресса в этот период других

методов, помимо биологического. Затянувшийся спор между энтомологами штата и энтомологами федерального правительства о практике биологического подавления вредителей в Калифорнии почти закончился в 1912 г., когда руководителем программы был назначен Г. Смит.

Одним из основных пунктов, по которым Говард критиковал калифорнийские программы завоза насекомых, было отсутствие компетентного специального руководства, что, по его мнению, могло привести лишь к неосторожным перемещениям насекомых-вредителей и интродукции таких вредных организмов, как сверхпаразитоиды. Смита знали в Вашингтоне как способного, эрудированного энтомолога, готового к сотрудничеству с федеральными властями. С его назначением отпала пугающая перспектива объявления карантина, который задержал бы ввоз полезных насекомых в Калифорнию, Такое доверие к Смигу было вполне заслуженным, поскольку он был известен многими значительными достижениями в своей области. Сначала он занимался вопросами ввоза и выбора естественных врагов в инсектарии штата, потом – на Экспериментальной станции цитрусовых культур при Калифорнийском университете, а позже – в Отделе биологического регулирования университета, охватывавшем своей деятельностью весь штат. Он организовывал и строил новые лаборатории и другие необходимые учреждения, вместе с Ч. Хаффейкером и Дж. Холлоуэем способствовал началу работ по биологической борьбе с сорняками, участвовал в организации лаборатории патологии насекомых, руководимой Э. Штейнхаузом. Именно Смит первым предложил термин «биологическая борьба» (в оригинале – biological control) и создал обширные работы по теоретическим аспектам метода.

В последние годы XIX в., когда большинство энтомологов мира были захвачены идеей регулирования популяций вредителей с помощью завезенных паразитоидов и хищников, некоторые исследователи все же продолжали изучать патогены насекомых. Ряд европейских исследователей под влиянием рекомендаций Мечникова испытывали на практике с разным успехом различные патогенные грибы. Для борьбы с личинками мух, кузнечиками и дру-

гими насекомыми они предлагали использовать грибы семейства *Entomophthoraceae*, а против гусениц бабочки-монашенки *Porthetria monacha* (L.) и жуков *Melolontha* испытывались виды рода *Beauveria*. Вскоре стало ясно, что успех в значительной мере определяется тем, достаточно ли в окружающей среде влаги и хорошо ли изучены данные грибы, чтобы правильно использовать их для создания эпизоотии. На среднем западе США была предпринята широкая и хорошо разрекламированная программа по борьбе с белокрылым клопом *Blissus leucopterus* (Say) с помощью гриба *Beauveria globulifera* (Spegazzini) Picard (*B. bassiana* (Balsamo) Vuillemin). Два выдающихся энтомолога того времени, Ф. Сноу в Канзасе и С. Форбс в Иллинойсе, особенно много сделали для организации бесплатного распределения тысяч пакетиков со спорами гриба местным фермерам, которые рассеивали эти споры по полям. Подобные же программы были осуществлены и в других штатах, но результаты во всех случаях оказались неоднозначными, так что эти программы были оставлены. Искусственное распространение гриба не привело к повышению встречаемости и увеличению эффективности заболевания. И все же эта программа способствовала популяризации идеи о том, что микробные патогены, подобно паразитоидам и хищникам, в принципе могут быть использованы для подавления опасных насекомых-вредителей. Согласно Штейнхаузу, период максимального увлечения исследователей методом борьбы с вредными насекомыми путем их заражения приходится примерно на 1900 г., затем энтузиазм и активность продержались еще более 30 лет, пока не уступили временно место скептицизму и разочарованию.

Бурное развитие биологического метода шло не только в Калифорнии. Например, в 1893 г. гавайское правительство поручило Альберту Кёбеле продолжать на Гавайских островах ту работу, которую он провел в Калифорнии. Еще до того Кёбеле завез на Гавайи родолию, где она использовалась с большим успехом. Вторжение на гавайские плантации сахарного тростника в 1900 г. австралийской цикадки *Perkinsiella saccharacida* Kirkaldy послужило причиной создания отдела энтомологии Гавайской ассоциации возделывате-

лей сахарного тростника. Руководил им Р. Перкинс, а в число его сотрудников входил Кёбеле. Сотрудники этого отдела успешно осуществили большое число программ по биологической борьбе с насекомыми-вредителями, и поэтому ранняя история прикладной энтомологии на Гавайях – это практически история их работы. Вред, приносимый цикадкой, постепенно удалось полностью устранить после интродукции ряда полезных насекомых, начиная с яйцевых паразитоидов из Австралии и завершая ввозом в 1920 г. хищного клопа-слепняка *Cyrtorhlnus mundulus* (Breddin). Принципы, выработанные в этой и в других успешных программах, проведенных на Гавайских островах Ассоциацией возделывателей сахарного тростника и правительством, а также накопленный опыт оказались очень ценными для развития практики биологического подавления вредных насекомых.

В Италии в начале XX века разработку биологических методов борьбы проводили два выдающихся энтомолога, А. Берлезе и Ф. Сильвестри. Их усилия могли бы дать больший результат, если бы между ними не возникло серьезных разногласий по вопросу о том, интродуцировать ли один или несколько видов полезных насекомых, а также о том, какие виды лучше использовать – паразитов или хищников. Берлезе начал в высшей степени успешную программу биологической борьбы в 1906 г., когда он ввез в Италию для борьбы с причинявшей много вреда шелковице щитовкой *Pseudaulacaspis pentagona* (Targioni-Tozetti) паразитоида *Prospaltella berlesei* (Howard), получив его от Л. Говарда из США. Подобно родолии, этот паразитоид с успехом был использован позже против своего хозяина в других странах по всему миру.

Под эгидой Министерства сельского хозяйства в этот ранний период в США были проведены и другие достойные упоминания попытки биологического подавления вредителей. Одной из самых широких была кампания по борьбе с непарным шелкопрядом, в ходе которой удалось развить некоторые основные экологические принципы, получить немало новой информации о биологии и таксономии насекомых-энтомофагов и, что еще более важно, вы-

двинуть из группы исследователей руководителей и пропагандистов метода биологической борьбы. Полезных насекомых из Японии и Европы для борьбы с непарным шелкопрядом *Porthetria dispar* (L.) ввозили с 1905 г. по 1914 г., а затем в 1922 – 1923 гг. Из 40 выпущенных видов смогли акклиматизироваться 9 паразитоидов и 2 хищника. Главными организаторами программы были Говард и Фиске. Большой вклад в эту работу, а затем и во всю область биологического подавления насекомых-вредителей внесли тогда А. Берджес, Г. Смит, П. Тимберлейк, К. Таунсенд и У. Томпсон. Очень хорошие результаты программы по борьбе с непарным шелкопрядом были получены и в Канаде. Другая важная программа, проводившаяся в США в то время, – это программа по борьбе со златогузкой *Nygmia phaeorrhoea* (Dopovan), которая распространилась из Новой Англии в восточную Канаду в 1909 – 1911 гг. В результате сотрудничества Л. Говарда с К. Хьюиттом, главным энтомологом Канады, удалось организовать помощь и поставить оборудование для сбора и разведения паразитоидов и хищников златогузки для интродукции в Канаду. В программе участвовали и другие выдающиеся канадские энтомологи – Л. Мак-Лейн, Дж. Тосилл, Дж. Сандерс, А. Берд и Ф. Мак-Кензи. Вскоре на базе университета провинции Нью-Брунсуик была создана первая в Канаде скромная лаборатория по биологической борьбе, а к 1916 г., когда ввоз прекратился, в стране прижились три важных паразитоида, что дало методу солидную основу для развития.

В 1919 г. под руководством Министерства сельского хозяйства в США начали проводить обширную программу ввоза другого полезного насекомого. Это произошло, когда в Массачусетсе был впервые обнаружен кукурузный мотылек *Ostrinia nubilalis* (Hubner). Во Франции была организована лаборатория, где работали Г. Паркер и У. Томпсон, и к 1940 г. в Америку было послано 23 млн. личинок для выращивания паразитоида; в 1927 – 1936 гг. еще 3 млн. личинок было получено из Японии. Из 24 видов паразитоидов, ввезенных в США, 6 акклиматизировались, но они регулировали популяции вредителя только частично. В 1923 г. канадцы снова попросили помощи эн-

томологического бюро Министерства сельского хозяйства США в их собственной программе подавления кукурузного мотылька, проводимой Бердом.

Другие важные программы интродукции, проведенные Министерством сельского хозяйства США в 20-х и 30-х годах XX века, были направлены на подавление листового люцернового долгоносика *Hypera postica* (Gyllenhal), японского жука *Popilla japonica* Newman и уховертки *Forficula auricularia* L. Они свидетельствовали о сохранении интереса к биологическому, подавлению вредителей. В 1934 г. был создан Отдел ввоза паразитоидов из других стран, он руководил изучением чужеземных естественных врагов насекомых-вредителей и проверкой их через карантин при ввозе. Однако в середине 40-х годов, когда на смену биологическим методам борьбы пришло использование пестицидов, он был закрыт.

В 1927 г. Британское имперское бюро энтомологии организовало лабораторию «Фарнэм-хаус» с целью расширения исследований и применения биологического подавления насекомых-вредителей в странах Британской империи. В том же году на конференции канадских энтомологов в Оттаве, где присутствовал Говард и другие влиятельные американские ученые, было выдвинуто предложение создать в Канаде центральную организацию по вопросам биологической борьбы. К 1929 г. такая организация, созданная на основе персонала и оборудования Чатэмской лаборатории, была основана в Белвилле и получила название «Паразитологическая лаборатория Канадского доминиона». Персонал, материальная часть и программы этой лаборатории быстро расширялись, и в 1933 г. в Канаде началась новая эра развития биологических методов борьбы. Под руководством Дж. Суэйна были предприняты широкие меры против сильной зараженности лесов на востоке Северной Америки общественным еловым пилильщиком *Diprion hercyniae* (Hartig). Эта программа проводилась в сотрудничестве с энтомологическим бюро США и лабораторией «Фарнэм-хаус» и привела вскоре к успеху, так как вредители были уничтожены с помощью специально завезенных паразитоидов и случайно завезенного вируса. В 1940 г. из-за второй мировой войны лаборатория

«Фарнэм-хаус» была закрыта, а ее руководитель У. Томпсон и весь персонал были размещены в Белвилле. Позже группа Томпсона была реорганизована в Институт биологической борьбы Содружества наций.

Из всего изложенного можно сделать неверный вывод, будто развитию биологического подавления насекомых способствовали только большие, богатые страны мира. Действительно, Калифорния и Гавайи, Министерство сельского хозяйства США и Канада были лидерами в быстром развитии этой отрасли с момента интродукции родолии вплоть до начала второй мировой войны, но для признания этого метода как полезного и жизнеспособного во всем мире немало сделали многие небольшие страны. Среди стран, наиболее активно применявших этот метод, можно назвать Фиджи, особенно потому, что здесь весьма квалифицированные энтомологи с успехом выполнили ряд хорошо организованных программ. С 1925 г. до середины 30-х годов XX в. благодаря усилиям Дж. Тотхилла, Р. Пэйна и Т. Тэйлора путем ввоза паразитов и хищников была подавлена деятельность вредителей кокосовой пальмы.

Таким образом, в истории энтомологии периоде 1888 по 1940 г. был временем осознания ценности метода биологического подавления вредных насекомых, временем многократных демонстраций метода во многих частях света, временем энтузиазма и быстрого расширения новой области науки и временем тесного сотрудничества между энтомологами разных стран и между странами с целью завершения предпринятых работ. Ничто не предвещало того, что вскоре появление нового яда почти уничтожит плоды достигнутого прогресса.

## **2.2. Средняя история биологической борьбы с вредителями до 1962 г.**

В 1874 г. немецкий студент-химик Отмар Цейдлер синтезировал новое органическое вещество, которое призвано было сыграть большую роль в практике биологического подавления насекомых-вредителей, да и вообще в судьбе человечества. Это вещество начало свой путь от сравнительно малой известности до положения одного из наиболее знаменитых (или печально

знаменитых) и спорных химикатов, применяемых в сельском хозяйстве только после того, как оно было заново открыто осенью 1939 г. Именно тогда доктор Пауль Мюллер, работавший в базельской лаборатории швейцарской химической компании «Гейги» открыл замечательные инсектицидные свойства этого вещества, известного теперь как ДДТ. Новый инсектицид нашел применение при подавлении вспышки численности колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Say) в Швейцарии, но в США и Великобританию он попал только в 1942 г., когда фирма «Гейги» обратила внимание правительств этих стран на его инсектицидные свойства. В это время Министерство сельского хозяйства США подыскивало заменитель для пиретрума и ротенона, естественных инсектицидов, импорт которых из-за войны сократился. Испытания, проведенные в конце 1942 г. на различных листогрызущих насекомых и вшах, паразитирующих на человеке, показали большую перспективность ДДТ.

Интересный анализ числа научных работ, опубликованных в разное время учеными Министерства сельского хозяйства США, проливает свет на трудности, возникшие из-за появления ДДТ, в биологическом направлении борьбы с вредителями. В 1915 г. соотношение научных работ по биологическим методам и работ по инсектицидам составляло 1 : 1. В 1925 г. оно уменьшилось до 0,3 : 1, а в военные годы работы по инсектицидам стали преобладать в соотношении 6:1. Тенденция к расширению изучения и применения инсектицидов наметилась еще раньше, но появление ДДТ оказалось почти смертельным ударом для биологического направления. К 1946 г. указанное выше соотношение работ достигло 20 : 1. ДДТ и открытые позже устойчивые органические инсектициды получили в это время широкое распространение, поскольку результаты их применения были вполне наглядными и успешными. В связи с этим на методы биологического контроля стали обращать гораздо меньше внимания. Многие полагали, что это направление уже бесперспективно и что с помощью токсичных химикатов можно уменьшить популяцию вредителя, имея лишь поверхностное представление о его образе



жизни и биологии. В начале второй мировой войны Министерство сельского хозяйства США имело около 40 энтомологов на полной ставке, занимающихся вопросами биологической борьбы, а к 1954 г. в пересчете на полные ставки этими проблемами занимались только 5 исследователей. Таким образом, с сороковых до шестидесятых годов основное внимание в стратегии подавления вредных насекомых уделялось использованию химикатов, но все же и в это время было выполнено несколько интересных и важных программ с применением биологических методов, и это показывает, что не все утратили веру в данное направление.

Обзор работ этого периода, проведенных в Европе и в СССР, сделан Францем. Он содержит исследования по трем направлениям: использование микроорганизмов, насекомых-энтомофагов и птиц-энтомофагов. Определенные успехи в ограничении вреда, наносимого различными насекомыми, были достигнуты с помощью вирусов, простейших, бактерий и грибов. Особо следует отметить возрождение интереса к применению бактерии *Bacillus thuringiensis* Berliner, происшедшее одновременно в начале 50-х годов в Европе и Америке. Когда в конце 50-х годов началось промышленное производство этой бактерии, исследования с ее использованием привели к значительным достижениям. Существенно также, что в то время все больше уделялось внимания использованию микроорганизмов совместно с другими средствами подавления вредителей (например, химическими, физическими или агротехническими). В Европе в целом было меньше завезенных вредителей, чем на других континентах, и потому европейские страны более активно экспортировали, чем импортировали полезных насекомых. Вместе с тем здесь с успехом были интродуцированы некоторые паразитоиды и хищники, действующие против вредителей цитрусовых и персиков, особенно на юге СССР (см. ниже). Европейские ученые, кроме того, накапливали опыт по использованию местных полезных организмов и поощрению их деятельности путем изменения условий среды; эту концепцию они широко приняли и активно пропагандировали. В эти годы были разработаны следующие важные

методы: применение химических средств в такие периоды жизненных циклов полезных организмов, когда эти средства не могут им повредить: перенос хищных беспозвоночных, например муравьев, в пределах одного материка; подготовка гнездовий для насекомоядных птиц. Другим важным событием была организация в 1952 г. под эгидой Международного союза биологических наук Международной комиссии по биологической борьбе (МКББ). Позже МКББ была реорганизована в Международную организацию по биологической борьбе (МОББ). Исходно эта организация состояла из 22 членов, включая правительственные учреждения, а также официальные и частные учреждения из 16 стран Центральной и Западной Европы и Средиземноморья. Целью этой группы было содействие усилиям отдельных стран в биологическом подавлении вредителей и координирование этих усилий путем международной кооперации внутри указанного географического района. Идея состояла в том, чтобы компенсировать недостаток опыта или оборудования в каждой отдельной стране за счет совместных усилий всех стран-членов. Работа проводилась на добровольной основе и в организации не было платных служащих. МОББ начала выпускать журнал «Entomophaga», поставлять библиографическую информацию по насекомым-энтомофагам и обеспечивать их идентификацию. Уже одним своим существованием она свидетельствовала о возрождении в Европе интереса к биологическим методам подавления вредителей. Тем временем в Канаде Ф. Берд проводил свои великолепные исследования случайно завезенной полиэдрической вирусной болезни общественно-го елового пилильщика *D. hercyniae*, которые послужили толчком к проведению в жизнь крупной программы по прикладной патологии насекомых в Канаде. К 1950 г. в Солт-Сент-Мери была создана хорошо оборудованная лаборатория патологии насекомых, часть исследователей которой изучала болезни лесных насекомых, а другая – в сотрудничестве с Лабораторией паразитологии канадского доминиона в Белвилле – болезни сельскохозяйственных вредителей. Другое важное достижение канадских энтомологов того времени – предложение Уилкса применять к массовому разведению паразитоидов

принципы генетики, в результате чего возможно улучшение таких свойств, как плодовитость, жизнеспособность, продолжительность жизни, приспособленность к климату или местообитанию, в которых они будут выпущены. В 40-х и 50-х гг. в Канаде были осуществлены с различным успехом некоторые другие программы по биологической борьбе. К 1955 г. Белвиллская лаборатория под руководством А. Уилкса стала одним из самых крупных центров таких исследований в мире. Вскоре она превратилась в Институт энтомологических исследований по биологической борьбе. Большинство тогдашних программ, которые проводили сотрудники института, заключалось в интродукции завезенных насекомых-паразитов против вредителей, обычно имевших также зарубежное происхождение. Институт Содружества наций по биологической борьбе (ИСНББ, бывшая лаборатория «Фарнэм-хаус») размещался с 1940 по 1946 г. в Белвилле, а затем с 1946 по 1961 г. – в Оттаве. Он выполнял на основе договоров большую часть работы, необходимой для интродукции полезных видов в другие страны. Вместо У. Томпсона, подавшего в 1958 г. в отставку, директором ИСНББ стал Ф. Симмондс, а в 1961 г. руководящий центр организации был перенесен в Тринидад, Вест-Индия.

В США в 40-е и 50-е годы интерес к биологическому подавлению вредных насекомых, поддерживаемый Министерством сельского хозяйства, сохранялся главным образом в Калифорнии и на Гавайях. Г. Смит оставался руководителем исследований в Калифорнии, пока в 1951 г. его не сменил К. Клаузен. В годы деятельности Смита и Клаузена были разработаны методы массового разведения хозяев и их естественных врагов, была основана лаборатория патологии насекомых и предприняты успешные программы по борьбе с рядом червецов, тлей и паутиных клещей; кроме того, были проведены работы по борьбе со зверобоем продырявленным. Одна из крупнейших когда-либо организованных программ по биологическому подавлению вредителей была предпринята на Гавайях в конце 40-х годов против восточной фруктовой мухи *Dacus dorsalis*. В этот период сотрудничество между энтомологами из полудюжины различных учреждений дало свои плоды – был,

наконец, достигнут значительный успех. Хотя кадров для таких работ не хватало, Министерством сельского хозяйства США были успешно проведены работы по биологическому подавлению ряда других вредителей, в том числе цитрусовой белокрылки (1948 – 1957), пятнистой люцерновой тли (1955 – 1957), люцернового долгоносика, вспышку размножения которого наблюдали на востоке США (с 1957 г. до настоящего времени), и червеца – вредителя злака хлорис (1959). В 1959 г. растущий интерес к заболеваниям насекомых вызвал появление в Нью-Йорке «Журнала патологии насекомых» («Journal of Insect Pathology»), теперь выходящего под названием «Журнал патологии беспозвоночных» («Journal of Invertebrate Pathology»).

Однако, кроме того, что в вышеперечисленных центрах продолжались исследования в области биологического подавления насекомых и зародились некоторые прогрессивные и новаторские идеи, об этом периоде в истории биологических методов борьбы можно сказать мало положительного. Прошло немногим более десятилетия с начала применения стойких органических инсектицидов, и начали становиться очевидными некоторые непредусмотренные отрицательные побочные эффекты их использования. Хотя, с помощью токсичных химикатов при их «слепом» применении популяции вредителей легко сокращались, многие исследователи приходили к заключению, что эти яды действуют как мощный фактор отбора. Ни один инсектицид не обладает стопроцентной эффективностью, и после каждой обработки выживало хотя бы несколько вредных насекомых, которые затем давали следующее поколение, обладающее унаследованной от родителей пониженной чувствительностью к яду. Так развилась устойчивость к когда-то всемогущим химикатам. Например, до 1949 г. в долине Каньете (Перу) вредителей хлопчатника подавляли соединениями мышьяка или никотинсульфата. Средний ежегодный урожай хлопка здесь составлял 526 кг с гектара, пока в 1949 г. вспышка размножения тлей и хлопковой совки не снизила его до 365 кг/га. Фермеры начали использовать хлорированные углеводороды, при этом популяции вредителей сильно уменьшились, но были уничтожены также полез-

ные насекомые. Урожай хлопка сначала почти удвоился, однако по мере того, как к новым инсектицидам развивалась устойчивость, один за другим они теряли эффективность, и к 1956 г. выращивание хлопка стало экономически невозможным. Другой побочный эффект, выявившийся в этом случае, - это полное уничтожение полезных насекомых инсектицидами широкого спектра действия. Во многих местах, где естественные факторы, сдерживавшие размер популяции потенциальных вредителей, внезапно были устранены, подобное уничтожение позволило вредителям, ранее не имевшим особого значения, стать серьезным бедствием (так называемое нарушение состава вредителей).

Большинство новых органических инсектицидов обладало достаточной стойкостью, что было полезным свойством, благодаря которому облегчалась борьба с насекомыми. Но химикаты оставались долгое время в среде после того, как их полезная роль уже была выполнена, концентрировались в живущих здесь растениях и животных и поступали в пищевой поток диких животных и человека. Помимо устойчивости и концентрирования в пищевых цепях вскоре выявились и другие проблемы: острая токсичность для не подлежащих уничтожению организмов – птиц, рыб, диких животных – и хроническое воздействие: канцерогенное, тератогенное или мутагенное. Одна за другой эти различные проблемы, связанные с применением органических инсектицидов, попадали в поле зрения ученых, обсуждались и дебатировались среди специалистов по сельскому хозяйству, промышленников, энтомологов и правительственных служащих. Но только в 1962 г., когда вышла в свет книга Рейчел Карсон «Безмолвная весна», эти дискуссии приобрели эпический размах и о них узнала широкая публика.

### ***Лекция 3. Новая история биологической борьбы. Развитие биологического подавления вредных организмов в России***

#### **3.1. Новая история биологической борьбы с вредителями в мире.**

Действительное влияние книги «Безмолвная весна» на практику борьбы с вредителями оценить очень трудно, но одно теперь ясно: постепенно она заставила членов самых разных групп и слоев западного населения задуматься над вопросом, который они до тех пор принимали за бесспорный или вообще игнорировали – над вопросом подавления вредных насекомых – и обсуждать его, хотя часто с недостаточными для этого знаниями. Энтомологи и все непосредственно связанные с этим вопросом исследователи знали о возникающих трудностях с синтетическими инсектицидами уже около десяти лет, они были этим озабочены и уже начали искать другие методы борьбы, а также усиливать исследования паразитоидов, хищников и патогенов. Новое внимание широкой публики к вопросам охраны окружающей среды требовало ускорить и усилить поиски безопасных способов защиты здоровья, пищи и растительных волокон, столь необходимых всему человечеству. Биологическое подавление вредных насекомых было и остается одной из самых многообещающих областей, на которой надо концентрировать эти поиски.

Внезапно все, кроме нескольких твердокаменных сторонников химического метода, стали хотя бы на словах экологами. Научные сотрудники, практические работники в области борьбы с вредителями, садоводы-любители, члены фермерских ассоциаций начали задумываться о возможных последствиях применения химических пестицидов. Родилось представление об ущербе для окружающей среды. Каждый энтомолог старался найти какую-нибудь связь, пусть хотя бы натянутую, между своей научной темой и безопасными методами подавления вредителей. А те, кто сохранял все эти годы веру в биологическое подавление вредителей и интерес к нему, наблюдали с изумлением, как все больше и больше людей начинали понимать то, что им было ясно все это время.

В последние десятилетия появилось много богатых идеями книг, в ко-

торых авторы продолжают обсуждать значение применяемых в сельском хозяйстве химикатов в современном мире. В некоторых из них рассматривается также связь использования пестицидов с разнообразными нехимическими методами. Появились также исторические очерки, посвященные методу биологической борьбы в целом и его отдельным аспектам. Все эти и многие другие работы указывают на огромный интерес, с недавних пор вызываемый теорией и практикой биологического подавления вредителей.

Две многонациональные организации, созданные для продвижения дела биологической борьбы, значительно расширились. По всему свету разбросаны полевые станции Института биологической борьбы Содружества наций (ИББСН), где ведется сбор и разведение полезных организмов. Международная организация по биологической борьбе (МОББ) в 1971 г. была реорганизована, и в нее входят многие граждане и организации почти всех крупных стран мира. Созданы пять региональных секций. МОББ остается самым важным каналом для обмена идеями и информацией по биологической борьбе во всем мире.

Под широкое определение биологического подавления вредных насекомых, т.е. использование различных организмов или продуктов их жизнедеятельности для нанесения ущерба вредному насекомому, подпадают многие новые уникальные и перспективные методы. Они будут рассмотрены далее или в отдельных курсах лекций. Понимание необходимости дальнейшего изучения биологии и экологии вредных насекомых и их имеющихся в настоящее время и потенциальных естественных врагов привело к появлению ряда новых методов: использования таблиц выживания и концепций агроэкосистемы, моделирования популяций и применения системного анализа в экологии. Они в свою очередь вызвали возникновение таких терминов, как регулируемая борьба с вредителем, биоэкологический контроль, интегрированный метод борьбы, экологизированная и экологическая защиты растений и системы рационального подавления вредителей (см. ниже).

Используемые и изучаемые сейчас компоненты и приемы биологиче-

ской борьбы включают паразитоидов, хищников, различные патогенные агенты, а кроме того, феромоны, аттрактанты и гормоны. На основе традиционных объектов, используемых в биометодe, создаются генно модифицированные организмы, способные самостоятельно противостоять фитофагам. Тесно связаны с биологической защитой растений методы, основанные на создании устойчивости у хозяев, агротехнических методов, генетического метода и метода стерилизации, а также с помощью естественных и избирательных инсектицидов. Все эти компоненты и приемы нашли свое место в современной практике «интегрированного» подавления вредителей.

Завершая краткое изложение истории развития биологического подавления вредных насекомых в мире, отметим тот факт, что мы стоим сейчас на пороге новых крупных достижений. В практику сельского хозяйства повсеместно входят экологически безопасные методы защиты растений от вредителей и болезней, активно внедряются системы «органического» земледелия. В настоящее время проводится все больше исследований, и они более широки и более разнообразны, чем когда-либо в прошлом. Каждый месяц появляются новые биологически обоснованные методы борьбы с вредителями, пригодные для отдельных конкретных случаев или с крайне широкими возможностями применения.

### **3.2. Развитие экологических подходов и биометода в защите растений от вредителей и подавлении сорняков в СССР и России.**

В России развитие экологических и биологических подходов к защите растений началось в XIX веке. Как уже отмечалось выше, в 1879 г. наш великий соотечественник И.И. Мечников предложил использовать для борьбы с хлебными жуками паразитические грибы, вызывающие эпизоотии. Под его руководством И.М. Красильщиком был создан небольшой завод для выращивания культуры гриба. Этим была вписана яркая страница в историю микробиологического метода борьбы с вредными насекомыми.

За период с 1870 по 1890 г. многое сделали для становления биологического метода И.А. Порчинский, И.Я. Шеврев, И.В. Васильев, Н.В. Кур-



дюмов и др. Велики заслуги наших соотечественников в выявлении и испытании эффективности многих энтомофагов. В 1910 г. И.В. Васильев, а в 1911 г. А.Ф. Радецкий перевезли из Астрахани плодоярочную трихограмму и выпустили ее против яблонной плодоярки в садах Ташкента и Самарканда. И.В. Васильев успешно испытал яйцееда клопа-черепашки теленомуса в Купянском уезде Харьковской губернии, где яйцеед уничтожил около 60 % яиц черепашки.

Исследования по биологическому методу были продолжены, усилены и поставлены на научную основу в послеоктябрьский период. В 1930 – 1931 гг. во Всесоюзном институте защиты растений, а в последующие годы и в некоторых республиканских институтах, а также в системе АН СССР были созданы лаборатории биологического и микробиологического методов защиты растений, а затем в 1969 г. в Кишиневе организован Всесоюзный НИИ биологических методов защиты растений (ВНИИБМЗР). В стране широко использовались методы размножения и выпуска энтомофагов, сезонная колонизация их, внутриареальное расселение из очагов. Разрабатывались способы акклиматизации ввозимых энтомофагов и др. Хорошие результаты были получены от использования против кровяной тли афелинуса, завезенного в СССР в 1931 г. За 5 лет афелинус акклиматизировался на всей площади, зараженной кровяной тлей (90 тыс. га) и снизил численность этого вредителя до такой степени, что он утратил хозяйственное значение. Также успешно была проведена работа по ликвидации карантинного вредителя ицерии в Аджарии и Краснодарском крае при помощи ввезенной и акклиматизированной коровки – родолии.

Одним из важных достижений биометода в послевоенный период было использование псевдофикуса (паразитического перепончатокрылого) против опасного вредителя шелковицы – червеца Комстока, который проник в Среднюю Азию из Японии. Псевдофикус был завезен в Советский Союз в 1948 г., размножен и выпущен в зоне распространения вредителя. Благодаря этому

вред от червеца Комстока был сведен до хозяйственно неощутимых размеров и шелководство избавлено от огромных потерь.

Биологический метод с успехом использован и против другого опасного вредителя шелковицы японо-китайского происхождения – тутовой щитовки. Для ее подавления был ввезен узкоспециализированный японский паразит – проспальтелля Берлезе. Ввоз паразита позволил подавить первичные очаги щитовки в Абхазии и Аджарии.

В 1960 г. в Советский Союз для борьбы с опасным карантинным вредителем, проникшим из Австралии, – цитрусовым мучнистым червецом – был завезен с его родины узкоспециализированный паразит – желтый коккофагус, который уже к осени 1962 г. снизил повреждения цитрусовых в Абхазии до хозяйственно неощутимых размеров.

Наряду с ввозом узкоспециализированных энтомофагов ввозились и хищники более широкой кормовой специализации. Среди них – хищный жук криптолемус из семейства коровок, уничтожающий червцов – виноградного, цитрусового, приморского, щетинистого и др. Однако этот активный хищник оказался совершенно неприспособленным к условиям зимовки даже в Абхазии и на Черноморском побережье и зимой гибнет. Поэтому его ежегодно приходится размножать в производственных лабораториях и выпускать в местах распространения вредителей.

Аналогично использовали другого переселенца из Австралии – хищного жука линдоруса из того же семейства. Он оказался эффективным хищником, уничтожающим диаспиновых щитовок – коричневой, плющевой, пальмовой, разрушающей. Разводили его в Аджарской производственной лаборатории биометода. Широко используется для борьбы с обыкновенными паутиным клещом и другими паутиными клещами, вредящими в защищенном грунте, завезенный в 1963 г. из Канады хищный клещ фитосейулюс. Его разводили в лаборатории и выпускали в теплицы. Затем был завезен целый ряд видов семейства фитосейид, которые используются отдельно или совместно.

Сейчас в России действует большое число лабораторий по наработке этих энтомофагов.

Но наибольших размахов достигло в СССР использование наездников рода трихограмма. Против 16 видов вредителей нашли практическое применение четыре вида наездников: трихограмма обыкновенная, бессамцовая, желтая плодоярочная и американская малая (интродуцирована). Наиболее широко применяется трихограмма обыкновенная, эффективно уничтожающая яйца насекомых, вредящих свекле, кукурузе, овощным и плодовым культурам (различают соответственно четыре специализированные расы яйцеда). Трихограмма широко применяется против многих совок: капустной, восклицательной, озимой, клеверной, люцерновой, ипсилон, совки-гамма, с-черное, гороховой, огородной, хлопковой, а также сопутствующих видов – мотыльков (кукурузного, лугового) и плодоярочек (гороховой и др.). Разводят трихограмму на яйцах зерновой моли, культуру которой поддерживают на зерне ячменя. В СССР впервые была создана специальная механизированная линия по разведению зерновой моли и получению ее яиц в массовом количестве.

В последние десятилетия для борьбы с опасным вредителем тепличных культур – белокрылкой оранжерейной, особенно на томатах, нашел практическое применение паразит белокрылки – энкарзия, относящийся к отряду перепончатокрылых.

Приемы использования природного энтомофага апантелеса были разработаны Н.А. Теленга. Большой круг работ отечественных ученых посвящен активизации божьих коровок, активных хищников тлей и медяниц, хищных жужелиц и других насекомых.

Объем применения биометода в СССР из года в год увеличивался и за последние 20 лет существования страны возрос более чем в 20 раз. В 1983 г. биологическими лабораториями и фабриками было произведено энтомофагов для защиты растений на площади 15,6 млн. га, в том числе трихограммы на 14,2 млн. га, мушки фитомизы – 0,2 млн. га, хабробракона – более

чем на 1 млн. га, биопрепаратов для обработки – 3,3 млн. га. По данным МСХ СССР, в 1984 г. хищный клещ фитосейулюс применялся в теплицах на общей площади около 36 млн. кв. м, паразит белокрылки энкарзия – на 375 тыс. кв. м, а златоглазка обыкновенная и галлица афидимиза – на площади 300 тыс. кв. м.

Биолаборатории и биофабрики оснащались новым оборудованием. К 1986 г. действовало 680 механизированных линий для разведения зерновой моли. Были проведены значительные работы для повышения качества производимых энтомофагов, что позволит значительно повысить эффективность биометода как составной части интегрированной системы защиты растений.

Определенные успехи были достигнуты в биологическом методе подавления сорняков. В СССР против опасного сорняка-паразита египетской заразики с успехом применяют мушку-фитомизу, которая питается ее соками и поедает семена. После «прополки» фитомизой урожай культурных растений повышается в два раза. В 1983 г. в стране фитомиза применялась на 200 тыс. га. Получены определенные успехи в борьбе с амброзией полынолистной. Осенью 1978 г. к нам был завезен в количестве 1500 экземпляров и выпущен на Северном Кавказе и в Казахстане абмрозиевый листоед. Он хорошо акклиматизировался, успешно перезимовал и на следующий год начал активно размножаться. Этому способствовало то, что он, как говорят, занял пустующую экологическую нишу: у него не оказалось пищевых конкурентов. В результате к лету 1980 г. численность популяции достигла миллиона. Предпринимаются попытки использования природных фитофагов, прежде всего конопляной блошки, для борьбы с дикорастущей коноплей.

В настоящее время масштабные исследования в области биологической защиты растений проводятся во Всероссийском научно-исследовательском институте защиты растений (ВИЗР – Санкт-Петербург) и Всероссийском научно-исследовательском институте биологической защиты растений (ВНИИБЗР – Краснодар).

### **3.3. Развитие экологических подходов и биологической защиты расте-**

### **ний от микропатогенов и паразитов растений.**

Взаимоотношения микропатогенов и паразитов растений и их естественных врагов определяется как гиперпаразитизм. Гиперпаразитизм – это чаще всего паразитирование на фитопатогенных микроорганизмах определенных видов микроорганизмов – гиперпаразитов (сверхпаразитов, паразитов второго порядка). Наиболее распространены гиперпаразиты грибов. С этим понятием тесно связан термин микофилия, которая включает в себя развитие микромицетов за счет различных грибов-хозяев, как микро-, так и макромицетов (шляпочных грибов и трутовиков).

Первые сведения о микопаразитизме были получены в конце XIX – начале XX вв. в виде отдельных сообщений об обнаружении этих грибов в естественных условиях: в пустулах ржавчины, на различных пятнистостях, мучнисторосяных и других налетах, ложах, стромах, на трутовиках и шляпочных грибах. Это время можно считать началом описательного периода в изучении микофильных грибов. Тогда же был сделан и ряд открытий в области микопаразитизма.

В начале XX столетия Л. Матруш изучил круг грибов-хозяев паразита *Piptocephalis tieghemina*. Несколько позже А.А. Ячевский (1917) и С.А. Одемман (1919) привели списки 900 микофильных грибов. В последующие годы их выявлением и описанием в отечественной науке занимались Э.З. Коваль (1964), П. Пылдмаа (1966), О.Л. Рудаков (1968), Ж.Г. Простакова, Л.А. Маржина, И.С. Попушой (1972), Б.К. Байматаева (1974). В настоящее время известно около 2000 видов микофильных грибов. Это свидетельствует о многообразии видового состава микопаразитов и о реальной перспективе обнаружения новых видов, поэтому описательный период нельзя считать завершенным.

Началом этапа экспериментальных исследований гиперпаразитных грибов можно определить 30-е годы XX века. В это время С.В. Эммонс и С. Блюмер изучают *Ampelomyces* Ces., Р. Вейндлинг (1932) – *Trichoderma lignorum*, он же и Х.С. Фосетт (1936) – *Rhizoctonia* sp., Т.Т. Айерс (1933, 1935) – *Piptocephalis* sp., С. Дрешлер (1938, 1943) – ряд видов гифомицетов на

фикомицетах. Дальнейшее интенсивное развитие этого направления происходит в 50-60-х годах прошлого столетия работами И.И. Сидоровой, М.В. Горленко (1969), Э. Бутлера (1957), Х. Барнетта (1958, 1959), С. Берри (1959), А. Шыго (1958, 1960), Х. Дарпу (1960), М. Слифкина (1961, 1963).

Особое значение имеют теоретические труды Х. Барнетта (1963), который выделил две основные группы микопаразитов по способу их питания – биотрофные, добывающие питательные вещества из живых клеток хозяина, незначительно повреждая или совсем не повреждая его, и некротрофы, разрушающие своих хозяев с помощью энзимов, а затем питающиеся за счет погибших клеток хозяина. Автором указывается на произвольность такого деления, т.к. наряду с этими двумя основными группами существуют промежуточные, объединяющие черты обоих типов питания.

Дальнейшее глубокое изучение микопаразитизма осуществлено О.Л. Рудаковым (1978, 1981). По физиологическим различиям микофильные грибы разделены им на шесть групп: биотрофы, факультативные некротрофы, факультативные биотрофы, некротрофы, полусапротрофные микофилы, сапротрофные ассоцианты. Им изучено распространение и сезонное развитие большого числа микопаразитов в пределах бывшего СССР: в России, Молдавии, Украине, Прибалтике, Киргизии, Грузии, на Южном Сахалине и разработаны методы диагностики, сбора, выделения и экспериментального изучения культур гриба. Наиболее значимым в его работе является составление диагнозов видов основной части микофильных грибов.

Отдельный этап в изучении микопаразитизма связан с вопросами практического применения гиперпаразитов для подавления фитопатогенов. К числу наиболее ранних предложений практического использования гиперпаразитов в России относятся работы М.Е. Владимирской (1939) по изучению культуры *Tuberculina persicina* и испытанию ее против ржавчины груши. Позже этот вопрос изучался О.В. Митрофановой (1971), получившей положительный эффект от обработок споровой суспензией гиперпаразита многих сильнопоражаемых сортов груши. Н.С. Федоринчиком (1940) сделана попытка применения гриба

*Darlucafilum* в борьбе с ржавчиной злаков. Исследованиями Е.М. Лукьяненко (1962) установлена возможность использования гиперпаразитов из рода *Gloeosporium* для подавления красной пятнистости сливы *Polystigma rubrum*.

Во второй половине XX века в связи с возросшим значением биологического метода борьбы с фитопатогенами значительно расширились исследования прикладного характера. Большое внимание уделяется поиску наиболее перспективных гиперпаразитных грибов и изучается степень возможности их использования в качестве агентов биологического контроля. По сравнению с антагонистами, подавляющими развитие грибов вследствие конкуренции за субстрат, выделения в окружающую среду антибиотиков и считающихся перспективными в борьбе с почвенными патогенами, использованию микопаразитов, имеющих более высокие показатели скорости гибели свободно живущей стадии и более низкие, чем у антагонистов, параметры переноса, а также скорость успешного заражения, отводится значительно меньшая роль. Однако результаты исследований, проводимых с различными видами гиперпаразитных грибов как в России, так и за рубежом, дают основание для признания их потенциала в биологическом контроле фитопатогенов. К числу наиболее распространенных и изученных принадлежат гиперпаразитные грибы *Eudarluca caricis* (= *Darluca filum*) на ржавчинных грибах, *Ampelomyces quisqualis* на мучнистой росе, а также представители родов *Trichoderma*, *Verticillium* и *Gliocladium* на различных фитопатогенах.

Несмотря на свои очевидные преимущества как экологического метода, биологический контроль фитопатогенов и паразитов растений не может пока успешно конкурировать с химическим методом защиты растений от болезней. Сфера его применения обычно бывает обусловлена вынужденным исключением или ограничением применения пестицидов из-за загрязнения ими продукции – в защищенном грунте, в природоохраняемых зонах, при выращивании овощей и плодов для детского или диетического питания. В период перехода сельского хозяйства с интенсивных линейных технологий (направленного отбора, т.е. управления) на замкнутые постиндустриальные (стабилизирующего

отбора, т.е. регулирования) с механизмом саморегуляции важное значение имеет определение регулирующей роли гиперпаразитов и направленное их использование для биотической регуляции агросистем. Практика использования микопаразитных организмов в качестве агентов биологического контроля заболеваний сельскохозяйственных культур получает все большее распространение в мире. Несмотря на то, что в настоящее время биологические препараты для контроля заболеваний растений занимают небольшую часть мирового рынка пестицидов, работы по поиску перспективных биоагентов, разработке препаративных форм и способов их применения, ведущиеся в различных странах, свидетельствуют о реальных перспективах включения биометода в системы защиты растений от болезней.



## **Тема 2. АГРОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ**

### ***Лекция 4. Динамика естественных популяций как основа подавления вредных насекомых***

#### **4.1. Основные правила динамики популяций.**

Не требуются ни длительные исследования, ни большой опыт, чтобы увидеть некоторые основные характеристики популяций насекомых. Например, некоторые виды встречаются всегда в больших количествах (т.е. они обычны), а другие сравнительно редки. Являются ли плотности популяций, которые мы регистрируем, внутренне присущими каждому виду, или же они обусловлены воздействием какого-то внешнего фактора или нескольких факторов? Эти и другие вопросы очень давно волнуют и озадачивают экологов и энтомологов, им посвящена огромная литература, а между исследователями, пытавшимися ответить на них, происходит множество горячих споров и дискуссий.

Изучение динамики природных популяций имеет длинную историю, используемые при этом подходы – в основном наблюдение и построение гипотез. Любопытно, что среди самых ранних важных работ на эту тему – труды одного экономиста, в которых обсуждаются философские вопросы морали и истории человечества. Томас Мальтус был, видимо, первым, кто стал рассматривать способы, с помощью которых поддерживаются уровни популяций. Занявшись этим вопросом, он получил мировую известность благодаря созданной им так называемой мальтузианской теории. Он пришел к выводу, что «население, если его ничто не ограничивает, увеличивается в геометрической прогрессии, тогда как средства существования увеличиваются только в арифметической прогрессии... Это означает, что трудности добывания средств к существованию постоянно сильно ограничивают рост населения... Племя растений и племя животных сокращаются этим великим сдерживающим законом... Необходимость, этот всеобщий, всеохватывающий закон природы, сдерживает их в предписанных границах... Этот закон проявля-

ется в бесполезной трате семян, в болезнях и преждевременной смерти. А среди человечества – в нищете и пороке».

Хотя Мальтус интересовался главным образом дальнейшей судьбой человечества, он не упустил случая провести некоторые параллели с факторами, ограничивающими развитие растительных и животных популяций. К 1859 г. идеи Мальтуса стали хорошо известны, и для Чарльза Дарвина они были одной из отправных точек в создании его теории, изложенной в «Происхождении видов».

«Каждое существо, в течение своей жизни производящее несколько яиц или семян, неминуемо должно подвергаться истреблению в каком-нибудь возрасте своей жизни, в какое-нибудь время года или, наконец, в какие-нибудь случайные годы, иначе в силу начала размножения в геометрической прогрессии численность его достигла бы таких размеров, что ни одна страна в мире не могла бы прокормить или вместить его потомства. Отсюда, так как особей производится больше, чем может выжить, в каждом случае должна быть борьба или между особями одного и того же вида, или между особями различных видов, или с физическими условиями жизни. Это учение Мальтуса с еще большей силой применимо ко всему растительному и животному миру, так как здесь не может оказывать влияния ни искусственное увеличение пищи, ни благоразумное воздержание от брака... Не существует ни одного исключения из правила, по которому любое органическое существо естественно размножается в такой прогрессии, что, не подвергаясь оно истреблению, потомство, одной пары покрыло бы всю землю... Вглядываясь в природу, мы никогда не должны упускать из виду изложенные выше соображения: мы не должны забывать, что каждое единичное органическое существо, можно сказать, напрягает все свои силы, чтобы увеличить свою численность; что каждое из них живет, только выдерживая борьбу в каком-нибудь возрасте своей жизни; что жестокое истребление неизменно обрушивается на старого и молодого, в каждом поколении с повторяющимися промежутками. Уменьшите препону, смягчите истребление, хотя бы в самых малых разме-

рах, и численность вида почти моментально возрастет до любых размеров».

Обсуждая природу «препон», сдерживающих геометрический прирост, предсказываемый теорией, Дарвин далее пишет: «Причины, сдерживающие естественное стремление каждого вида к размножению, крайне темны... Количество пищи, необходимое для каждого вида, конечно, определяет крайний предел его размножения, но очень часто средняя численность вида зависит не от добывания им пищи, а от того, что он служит пищей другим животным... Климат играет важную роль в определении средней численности видов, и периоды очень низкой температуры или засухи, по-видимому, самые действенные из препоны для размножения... Действие климата на первых порах может показаться совершенно независимым от борьбы за существование, но в силу того, что климат влияет главным образом на сокращение пищи, он вызывает самую жестокую борьбу между особями, все равно того же или различных видов, питающимися одной и той же пищей. Даже и в тех случаях, когда климатические условия, как, например, сильный холод, действуют непосредственно, всегда более страдают самые слабые особи или те, которые добыли зимой меньше пищи... Когда какой-нибудь вид благодаря особенно благоприятным обстоятельствам несоразмерно размножается в ограниченной области, очень часто обнаруживаются эпидемии... здесь мы имеем препоны для размножения, независимую от борьбы за жизнь... Зависимость одного организма от другого, как, например, паразита от его жертвы, обыкновенно связывает между собой существа, отстоящие далеко одно от другого на ступенях органической лестницы. То же можно сказать и об организмах, в строгом смысле борющихся за существование, как, например, в случае саранчи и травоядных четвероногих. Но борьба почти неизменно будет наиболее ожесточенной между представителями одного и того же вида, так как они обитают в той же местности, нуждаются в той же пище и подвергаются тем же опасностям... На каждом виде, вероятно, отражается влияние самых разнородных препятствий, действующих в различные возрасты, в различные времена года или в различные года, и хотя одно из них или небольшое число окажется бо-

лее могущественным, тем не менее средняя численность или даже существование вида будет зависеть от их совокупного действия».

Дарвина интересовал не столько контроль абсолютного размера животных популяций, осуществляемый благодаря конкуренции и «борьбе за существование», сколько другой результат этой борьбы - «естественный отбор или выживание наиболее приспособленного». Тем не менее, в своем труде он перечислил и обсудил различные процессы, определяющие плотность популяций, и, сделав это, стал одним из первых биологов, которые занялись вопросами сравнительной роли конкуренции, хищничества и климатических факторов в этом случае. Но только в работе Говарда и Фиске (1911 г.) по непарному шелкопряду был предложен четкий механизм функционирования различных факторов в регуляции популяций насекомых. За прошедшее с тех пор время основные идеи, предложенные Говардом и Фиске, частично были отвергнуты, а частично приняты, обсуждены и разработаны довольно детально. Выполнены исследования регуляторных процессов в популяциях многих животных и растений, но, по-видимому, самый важный вклад в эту работу сделали энтомологи, и особенно специалисты по биологическим методам борьбы.

#### **4.2. Естественное регулирование: экологическая основа экологизированного и биологического подавления вредных насекомых.**

В устойчивых местообитаниях (т.е. таких, которые не подвержены катастрофическим изменениям из-за деятельности человека или сил стихии) стабильность характерна для всех живых организмов. И все же следует отметить, что плотность популяций никогда не бывает абсолютно стабильной, на самом деле она постоянно меняется. На протяжении года особи, из которых состоит популяция, умирают от старости, гибнут от нехватки пищи, нападений хищников, от действия климатических факторов или от случайностей; вместе с тем происходит размножение, популяция пополняется новыми особями, имеют место также иммиграция и эмиграция. По-видимому, популяции могут быть в одно и то же время и стабильными, и меняющимися в числен-

ности. Объясняя этот феномен, для наглядности часто приводят удачную аналогию. Считается, что уровень моря постоянен и от него можно отмерять все другие высоты, и все же, как редко можно найти такой момент и такое место, где поверхность океана идеально ровна и неподвижна! «Уровень моря» - это некая средняя величина, рассчитанная за долгое время и на большом пространстве, около которой постоянно колеблется реальный уровень воды. Точно так же мы видим, что, хотя плотность популяции какого-то организма может постоянно меняться, ее величина имеет тенденцию колебаться около сравнительно неизменного среднего значения, которое, впрочем, при некоторых обстоятельствах тоже может изменяться.

В этом положении заложены основные компоненты концепции естественного регулирования. Естественное регулирование – это поддержание динамического равновесия в конкретных верхних и нижних пределах за какой-то период времени в результате действия сложной комбинации всех факторов внешней среды, воздействующих на популяцию. «Упругость» популяции, выражающаяся в возврате к характерной для нее средней плотности после периодов положительного или отрицательного отклонения особенно важна. Хотя на первый взгляд такая способность кажется странной, легко понять, что она необходима, иначе затянувшееся увеличение или уменьшение численности вида через некоторое время тяжело отразилось бы на нем. Это и есть так называемое «природное равновесие», о котором говорили еще во времена Линнея. Природное равновесие – результат естественных регуляторных процессов, идущих в окружающей среде; благодаря нему численность вида не падает до вымирания и не увеличивается до бесконечности. Независимо от того, многочислен или малочислен вид, средняя характерная плотность его популяции в данном местообитании постоянна. В других местообитаниях плотность может быть выше или ниже, и если в данном местообитании некоторые условия изменятся, может измениться и плотность, но в ненарушенной окружающей среде, если брать достаточно долгий срок, популяция всегда стабильна. Важность этого экологического принципа очевидна,

поскольку без него живая природа перестала бы существовать.

#### **4.3. Процессы, ответственные за изменения численности популяций насекомых.**

Изучение численных изменений, происходящих в популяциях, разные авторы называют динамикой популяций, демологией или ларитмикой, но на самом деле это просто-напросто количественная экология популяций. Исследования динамики популяций заключаются не только в наблюдении и описании того, как размер популяции вида колеблется во времени и пространстве, но и в вычленении и выяснении процессов, вызывающих эти колебания. Первые экологи в основном посвящали свои исследования аутоэкологии и влиянию среды на отдельные организмы. Постепенно по мере накопления фактов и усложнения концепций экологии, а также разработки биометрических методов внимание сместилось на синэкологию и количественную экологию популяций. Некоторые ранние экологи, работавшие в этом направлении, интересовались в основном математическим описанием изменений размеров популяций, и им мы обязаны теоретической и практической разработкой таких концепций, как логистический закон роста популяций, биотический потенциал и сопротивление среды. Они подробно изучали также взаимодействия двух видов в системе хищник – жертва. Ранние экологи отмечали, что правильные методы отбора проб позволяют оценивать плотность популяции или общую численность особей определенного вида насекомых на данной площади через небольшие отрезки времени. На основании получаемых при этом данных можно построить график, отражающий изменения численности со временем. Такой график называется кривой динамики популяций. Форма этой кривой может быть описана математически посредством трех переменных: рождаемости, смертности и скорости передвижения особей в данную область и из нее. Таким образом, процессы, влияющие на скорость изменения каждой из упомянутых трех переменных, тоже ответственны за наблюдаемые изменения плотности популяции.

Процессы, ответственные за изменения численности насекомых, людей

или других существ, многообразны, а их взаимодействия чрезвычайно сложны. Как мы уже отметили, из ранних авторов Мальтус и Дарвин перечислили несколько факторов, влияющих на эти процессы (война, вступление в брак в более позднем возрасте, ограниченные пищевые ресурсы, болезни, конкуренция и т.д.), а в дальнейшем другими исследователями были найдены еще десятки таких факторов. Кларк и соавторы выделяют только два основных элемента, от которых зависит скорость изменения трех переменных: особенности, присущие виду, и влияние внешней среды. На каждую из переменных связанные между собой факторы действуют по-разному. Так, рождаемость в популяции определяется главным образом присущими данному виду особенностями, а факторы среды влияют на нее лишь незначительно. Скорость расселения зависит более или менее одинаково и от характеристик данного вида, и от влияния среды; в результате совместного действия этих факторов на особой популяции некоторые особи эмигрируют, а некоторые остаются. Смертность зависит в основном от факторов внешней среды и в гораздо меньшей степени – от особенностей вида. Учитывая это, а также то, что мы заинтересованы главным образом в биологическом подавлении насекомых-вредителей, следует сделать вывод, что для нас наиболее интересны процессы, подпадающие под раздел «Влияние внешней среды». Достаточно трудно представить себе, как можно было бы изменять в нашу пользу особенности вида-вредителя. Есть некоторые указания на то, что это может случаться естественно, например когда в результате увеличения плотности популяции насекомых фенотипические или генетические особенности этой популяции изменяются таким образом, что численность следующего поколения снижается по крайней мере локально. Такое изменение может произойти и непрямым путем, когда под действием какого-либо избирательного по возрасту фактора смертности значительное количество самок удаляется из популяции до того, как они успеют дать потомство. Однако непосредственно воздействовать в нужную для нас сторону на факторы, определяющие плотность популяции насекомых, мы можем только в случае факторов внешней среды, особенно

тех из них, от которых зависит смертность.

Говард и Фиске первыми предложили механизм, который включал все известные им факторы смертности, отвечающие за популяционную регуляцию насекомых. В своем классическом исследовании непарного шелкопряда и златогузки Говард и Фиске выделили три типа факторов смертности: 1) факультативные факторы, уничтожающие по мере повышения численности все большую и большую часть популяции, 2) катастрофические факторы, эффект которых совершенно не зависит от редкости или обилия вида, и 3) факторы, в том числе птицы и другие хищники, действующие противоположно факультативным факторам; они обеспечивают уничтожение определенного числа особей каждый год, независимо от общей численности (хищники потребляют их в необходимом для себя количестве). Сейчас для концепций, впервые сформулированных Говардом и Фиске, широко приняты термины, предложенные Смитом в 1935 г., поскольку эти термины более наглядно отражают данные процессы. Факультативные факторы называют зависящими от плотности, а катастрофические – не зависящими от плотности. Третью категорию факторов обычно называют сейчас обратно зависящими от плотности, и, как принято считать, такие факторы мало влияют на определение средней плотности популяции.

Раннюю школу математически ориентированных исследователей динамики популяций (Пирл, его последователи и другие) сменила и дополнила другая группа экологов, которая пыталась разъяснить, усовершенствовать и расширить предложенные теории и математические модели, изучая естественные популяции. Многие из них были энтомологами. Исследования и труды этих и многих других экологов популяций привели к оживленным, временами горячим дебатам об относительной важности различных регуляторных механизмов, участвующих в установлении обилия живых существ. Центральным в этих спорах был вопрос, управляются ли уровни популяций независимыми от плотности факторами, такими, как климатические, как считали Томпсон, Уваров и Андреурта и Берч, или же зависящими от плотности, та-



кими, как конкуренция, действие паразитоидов, хищников и инфекционных болезней, как считали Мальтус, Говард и Фиске, Никольсон и Смит. По сути дела, все они, разумеется, изучали и оценивали одни и те же биологические процессы, а теории и модели, предлагавшиеся ими, были лишь разными способами описания того, что каждый из них наблюдал. Возникали терминологические проблемы, проблемы определения используемых слов. Некоторые авторы делали ударение на одном аспекте проблемы, другие – на другом, третьи пытались занять беспристрастную позицию и рассмотреть проблему в целом. И, разумеется, каждый исследователь часто основывал свои выводы на наблюдениях популяций, отличных от тех, с которыми работал другой, а ведь, возможно, в некоторых популяциях отдельные аспекты видны четче, чем в других. Большое разнообразие теорий, несомненно, отражает крайне сложную природу взаимодействия процессов, которые должны охватываться данными теориями.

В последние 50 лет появилось несколько более или менее подробных работ, касающихся динамики популяции насекомых, в которых делаются попытки рассмотреть весь предмет в перспективе, особенно в связи с подавлением вредителей. Из этих работ вытекают два вывода. Во-первых, как и ранее, подчеркивается сложность взаимодействующих процессов, ответственных за численность насекомых, но даже при достаточной сложности благодаря использованию моделей популяций и машинному анализу изучение этих процессов вполне реально. Во-вторых, сейчас теоретики склонны считать, что плотность популяций в природе определяется не каким-то одним, а совокупностью различных компонентов механизма. Они полагают, что не следует преувеличивать роль отдельных элементов, по-видимому, каждый из них имеет значение в той или иной ситуации. Эти компоненты делят на две группы: особенности вида, на которые мы мало можем влиять, и факторы внешней среды, которые человек может изменить в ущерб вредному насекомому. Факторы смертности, относящиеся к факторам внешней среды, делятся для удобства на две группы: силы, не зависящие от плотности, - это в основ-

ном капризы погоды и климата - и силы, зависящие от плотности, часто обусловленные действием паразитоидов, хищников, инфекционных болезней или конкуренции за ограниченный запас пищи или ограниченное пространство. Здесь опять можно видеть, что для подавления популяций вредителя в настоящее время мы вряд ли способны влиять на физические (абиотические) факторы, например погоду или климат. Наконец, среди элементов, ответственных за природное равновесие, есть и факторы смертности, зависящие от плотности. В эту группу входят в основном биотические факторы, и к ним мы чаще всего обращаемся, когда ищем естественные регуляторные факторы, которые можно использовать для подавления популяций вредителя.

Кратко рассмотрим современные представления о естественном регуляторном механизме. Следует отметить, что из-за большого разнообразия жизни в целом и насекомых в частности невозможно составить даже в виде компьютерной программы какое-либо единое общее математическое выражение, которое правильно бы описывало каждую ситуацию в изучаемой нами популяции. И все же из споров вышеупомянутых экологов и выдвинутых ими идей сложилась некоторая обобщенная, выражаемая словами концепция. В соответствии с этой концепцией все элементы естественного регулирования считаются в зависимости от обстоятельств по-своему важными и каждый из них может служить компасом в исследовании любой конкретной популяции.

Как принято формулировать в настоящее время, механизм естественного регулирования – это сложный процесс, на одно из звеньев которого обязательно действует по крайней мере один фактор, зависящий от плотности. Как правило, к необходимым элементам, участвующим во взаимодействии популяции со своей средой, относят три обширных класса компонентов: 1) особенности, присущие популяции, 2) так называемые «формирующие силы», или формирующее воздействие среды, которые в основном не зависят от плотности, но обеспечивают тесные рамки потенциальной емкости среды для данной популяции, и 3) зависящий от плотности управляющий и стабилизи-

рующий механизм, по принципу работы напоминающий механизм обратной связи в кибернетике; он регулирует размер популяции в зависимости от особенностей вида и от рамок среды. Зависящий от плотности регулирующий механизм в некоторых случаях можно идентифицировать как ключевой фактор, который несет основную ответственность за определение размера популяции, в других случаях он может представлять собой комплекс нескольких факторов, действующих в разное время, но одинаково приводящих к общей стабилизации численности. Если стабилизирующий механизм состоит только из одного ключевого фактора, то другие зависящие от плотности (но не участвующие в регуляции) факторы, воздействующие на популяцию, вполне можно рассматривать как внутренние компоненты формирующего воздействия среды.

По-видимому, численность большинства природных популяций стабилизируется или регулируется на уровне какой-то средней характерной плотности таким управляющим механизмом, который действует большую часть времени. У каждого из видов эти аддитивные процессы регулируются и приводятся в равновесие благодаря отрицательному воздействию сил данной среды (например, плохой погоды, недостатка пищи или убежищ). Наконец, каждый вид подвержен одному или нескольким регуляторным отрицательно действующим процессам (например, воздействию паразитов, хищников или инфекционных болезней), за счет более сильного или более слабого (в зависимости от плотности) действия которых плотность популяции снижается до сравнительно стабильного характерного уровня, наблюдаемого нами. Плотность популяции некоторых видов, например саранчи, может длительное время значительно колебаться, что, видимо, связано с крайней вариабельностью некоторых важных факторов среды, например погодных условий или непрямого воздействия последних на доступные ресурсы среды. Но, хотя в данном случае отсутствуют зависящие от плотности стабилизирующие процессы, происходящие в стабильных местообитаниях большинства видов при гораздо более низких плотностях, даже эти виды подвержены регуляции

численности в их изменчивых местообитаниях за счет связанных с плотностью ограничений (например, внутривидовой конкуренции и массовой миграции).

#### **4.4. Биологическое подавление вредных насекомых: прикладная количественная экология.**

Для подавляющего большинства насекомых в природе характерны такие плотности популяций, которые не позволяют отнести их к вредителям. В самом деле, по оценке Де Баха (1974 г.), вредителями можно считать всего 1% видов насекомых, живущих в Северной Америке. Благодаря процессам естественного регулирования плотность популяций остальных 99% видов снижается до безвредного уровня. Возможны 4 пути появления вредных видов: 1) проникновение вида, часто благодаря деятельности человека, в не заселенные им до того области; 2) микроэволюционные изменения в свойствах ранее безвредного вида, приводящие его к столкновению с интересами человека; 3) изменения деятельности человека, сталкивающие его с видом, ранее для него безразличным, и 4) увеличение численности вида, который до того лишь незначительно мешал деятельности человека, так как численность его популяций была низкой. Увеличение плотности обычно случается либо из-за того, что ранее ограниченные ресурсы становятся более доступными, либо из-за того, что процессы, ранее сдерживавшие полную реализацию репродуктивного потенциала вида, становятся менее эффективными, либо из-за комбинации двух этих изменений. Если не принимать во внимание эволюционные изменения (п. 2), то можно сказать, что вид обычно приобретает статус вредителя из-за экологических изменений, связанных с взаимодействием людей, видов-вредителей и среды, общей для них. Как считали Кларк и сотрудники, «возможности борьбы с вредителями по существу ограничены способностью человека использовать потенциально полезные экологические взаимоотношения. У него нет надежды избежать взаимодействий с вредителями, но он может стремиться свести к минимуму их последствия для своего хозяйства, изменяя образ жизни участвующих в этих взаимодействиях видов.

Таким образом, для целей контроля проблему вредителей лучше всего рассматривать как задачу, решение которой в идеале сводится к стабилизации численности жизненных форм, участвующих в этих взаимоотношениях на уровнях, где обеспечивается наименьший возможный ущерб в данных экономических условиях». Другими словами, когда из-за экологических изменений возникают новые вредители, логичной реакцией человека должно быть противодействующее изменение внешней среды, направленное на постоянное подавление численности вредителей или их экономического эффекта, или и того, и другого.

Все биологическое подавление вредителей строится на представлении, что плотность многих видов-вредителей можно уменьшить изменением подходящих биологических или экологических процессов, направленным на ухудшение условий существования вредителей. Эти изменения могут касаться особенностей вида, ограничивающих факторов внешней среды или зависящих от плотности управляющих процессов. В случае классических методов биологической борьбы теория естественного регулирования, которую мы только что обсудили, прилагается к практике следующим образом: в окружающую среду вредителя вводят агенты, участвующие в зависящих от плотности регуляторных процессах, или же поощряют деятельность уже имеющих таких агентов. К этим агентам обычно относятся паразитоиды, болезнетворные организмы или хищники различных типов. Если выбор сделан правильно, то плотность вредителя может быть понижена до уровня, на котором он уже не является вредителем. Пользуясь терминологией теории естественного регулирования, характерная средняя плотность или положение равновесия популяции сдвигается с точки, на которой деятельность вида сталкивается с интересами человека, на такую, при которой эффект этой деятельности ничтожно мал. Это достигается внесением естественного врага вредителя, способного регулировать плотность популяции вблизи нового положения равновесия, действуя зависящим от плотности образом. При иных методах биологического подавления насекомых-вредителей цель может дос-

тигаться вмешательством в другие процессы. Например, с помощью генетических приемов можно подавить характерные для вида репродуктивные и поведенческие функции, а также функции развития; к такому же результату приводит применение гормонов и феромонов. Агротехническими мероприятиями, введением конкурентов или устойчивого хозяина можно соответственным образом изменить не зависящие от плотности факторы среды до такой степени, что потенциальная емкость среды, а с ней и средняя плотность популяции вредителя падают.

Накопление знаний, касающихся механизма динамики популяций, а также развитие разных способов приложения этих знаний к подавлению вредителей можно только приветствовать. Но как мы определим, какую стратегию применить к определенному виду в конкретной ситуации? Вопрос о том, когда вредоносность вида начинает требовать применения подавляющих мер, тесно связан с вопросом о наилучшей стратегии: ответ на оба вопроса, мы считаем, можно найти в призыве «знай свое насекомое». Приложение наших знаний в количественной экологии и динамике популяций к практике биологического подавления насекомых-вредителей требует большего внимания к этому лозунгу, чем требовалось когда-либо для применения любых соответствующих химических методов подавления.

Для получения информации о насекомых энтомологи применяют несколько различных подходов. Существуют методы описания, наблюдения и экспериментальный метод; при этом проводят таксономические, морфологические, гистологические, генетические, физиологические и различные биологические исследования. Все эти подходы вносят свой вклад в сокровищницу знаний, из которой мы можем в любой момент получить необходимую помощь для применения биологических методов подавления вредителей. В прикладной количественной экологии популяций, возможно, самый важный подход к сбору данных о вредных насекомых – составление таблиц выживания. При исследовании динамики популяций изучают меняющиеся плотности насекомых во времени и пространстве, и процессы, вызывающие эти из-

менения, а таблицы выживания представляют собой способ выражения этих наблюдений упорядоченным образом, исходя из распределения смертности и ее причин по возрастам. Таблицы выживания исходно применялись для изучения демографии людей, особенно компаниями страхования жизни, которых интересовала выживаемость по различным возрастам (или, если хотите, обратный показатель – процент смертности). Эти таблицы оказались очень полезными и при изучении динамики популяций насекомых, особенно моновольтинных видов, для которых гораздо легче получить данные по возрастным группам, чем для поливольтинных видов.

Чтобы составить таблицу выживания, необходимо измерить с помощью проб одинакового размера число особей каждой стадии в данной популяции и все существующие здесь факторы смертности. При отборе проб на протяжении нескольких поколений в нескольких различных районах составляют отдельные таблицы выживания, но можно собрать полученные данные в одну таблицу. Здесь очень важен выбор и разработка подходящих обоснованных методик для сбора данных по пробам, и не меньшее внимание следует обратить на измерение независимых переменных – погоды, естественных врагов и т.д. – наряду с зависимой от них переменной – плотностью популяции вредителя. Собранные данные организуются с соблюдением некоторых общепринятых правил в таблицу выживания, в которой представлены начальная плотность и выживаемость на каждой стадии развития и факторы смертности каждой стадии, а также указан их сравнительный эффект. Если важными факторами смертности являются паразитоиды или хищники, то можно составить частично перекрывающиеся между собой таблицы выживания и для каждого из них.

Таблица выживания – простой и эффективный способ уменьшить объем большого количества данных и представить их в удобной для анализа форме. Из накопленной информации сразу выявляются некоторые данные, полезные непосредственно для практики, например даты появления и продолжительность имеющих экономическое значение стадий, а возможно, и

корреляция между плотностью вредителя и уровнем повреждения урожая (экономический порог); они могут быть использованы производителями сельскохозяйственной продукции, когда перед ними встанет вопрос о необходимости и расписании применения инсектицидов или других мер. Экономический порог – это понятие, помогающее решить, когда плотность популяции вредителя дошла до уровня, при котором необходимо принять меры к подавлению вредителя, чтобы предотвратить экономический ущерб. Например, анализ обратной связи между данными о популяции вредителя, полученными по пробам, и данными о нанесенном ущербе может показать, что присутствие 10 или меньшего количества вредных насекомых в пробе данного размера вызовет уменьшение собранного урожая на порядок меньше того ущерба, который можно перенести без значительных экономических потерь. В этом случае превентивную химическую обработку можно не проводить. Согласно другому определению экономического порога, решение надо принимать на основании того, будет ли потенциальный ущерб меньше или больше стоимости превентивных мер. Кларк и сотрудники обсуждали важный момент, часто упускаемый в таких определениях, - связь всего сообщества вредителей и их естественных врагов с экономическим ущербом, причиняемым одним из этих вредителей. В терминах теории динамики популяций цель подавления насекомых-вредителей заключается в поддержании равновесной плотности популяции вредителя на уровне ниже экономического порога плотности у видов, которые лишь изредка значительно превышают этот порог. Такая ситуация типична для вредителей леса, численность которых, как правило, стабильна довольно долго и находится на низком уровне, но иногда внезапно дает кратковременные пики. Особое внимание здесь уделяется таким изменениям, которые вызывают или предупреждают эти пики. У других видов, более типичных для сельскохозяйственных экосистем, плотность вредителя в норме поддерживается на равновесных уровнях выше экономического порога либо из-за большого размера популяций вредителя, либо из-за того, что порог очень низок и вредителями становятся даже редкие ви-



ды. В этом случае колебания численности популяций с практической точки зрения не имеют большого значения, и поэтому вполне достаточно уделить внимание лишь определению уровня средней характерной плотности.

Из таблицы выживания можно извлечь много другой полезной информации. Благодаря улучшенному и углубленному пониманию динамики конкретной популяции, возникающему после изучения таблицы, появляется возможность выделить с помощью биометрических методов ту стадию, которая определяет варьирование плотности популяции внутри одного поколения или между разными поколениями, и найти факторы, ответственные за это варьирование. Процесс выявления фактора, наиболее тесно связанного с изменениями плотности популяции причинной связью, называется анализом ключевого фактора. Выявление ключевого фактора полезно при планировании стратегии борьбы с вредителем, поскольку после того, как фактор выявлен, он в принципе позволяет предсказывать дальнейшие тенденции развития популяции (а значит, оценивать наносимый ущерб), постоянно измеряя лишь одну независимую переменную. Но применять методы предсказания следует с осторожностью, так как в биологии, как известно, события не всегда так точно следуют математическим расчетам, как это бывает, например, в физике, и ключевые факторы в разное время и в разных местах могут быть разными. Еще одно преимущество работ, в которых составляются таблицы выживания, - это накопление большого фактического материала, полезного при создании математических моделей популяции. Большое количество данных обычно лучше всего анализировать, разбивая их на группы, соответствующие разным периодам времени, и строя для них субмодели. Эти субмодели затем можно соединить последовательно в одну всеобъемлющую модель всего поколения. Благодаря полноте информации, собранной в таблицах выживания, модели, опирающиеся на данные этих таблиц, оказываются более обобщающими, чем другие, основанные на менее полных данных. Модели должны быть, кроме того, реалистичными и точными, т.е. они должны соответствовать биологическим процессам, имитировать их и правильно предсказывать

количественные изменения. Поскольку из-за повышения требований модели постепенно становятся все более сложными, включают механизмы обратной связи и других взаимодействий, в последнее время для их построений стали применять компьютеры. Наконец, данные, поставляемые исследованиями, в которых строятся таблицы выживания, могут быть использованы для изучения различных экологических процессов, например паразитизма, хищничества, внутривидовой конкуренции и влияния абиотических факторов – температуры или количества осадков. Разработка математических выражений, которые описывают и моделируют эти экологические процессы, позволит включить их в общую модель популяции, а это в свою очередь позволит усовершенствовать и модель, и математические выражения. Когда, наконец, построена работоспособная модель, на ней можно проводить имитационные исследования, добавляя и отнимая отдельные параметры, или увеличивая и уменьшая их значения и предсказывая, как эти изменения отразятся на плотности популяции. Этим способом можно, например, найти слабое звено в жизненном цикле вредителя и определить, на какой стадии введение естественного врага будет полезнее всего и каким должен быть этот враг. Или же можно изучить, как следует изменять ключевой фактор, уже присутствующий в окружающей среде, чтобы это изменение было наиболее эффективным.

Хотя моделирование популяций является мощным орудием биологического метода борьбы, все модели в конце концов лишь приближаются к реальности и могут давать более или менее ценную информацию. В настоящее время нам требуется как можно более полное знание динамики популяций насекомых-вредителей (и не вредителей) за долгие периоды в полевых условиях, как при низких, так и при высоких плотностях популяций. Независимо от того, насколько сложны применяемые методы математического анализа или компьютерной обработки данных, результат анализа не может быть лучше, чем анализируемые данные. Насколько нам известно, сейчас не существует уравнений или компьютеров, которые сами были бы способны уби-

вать насекомых; поэтому по-прежнему очень важно знать свое насекомое.

## ***Лекция 5. Понятие об агроэкосистеме и ее основные свойства***

### **5.1. Агроэкосистема.**

Термины «экосистема» и «биоценоз» очень близки по смыслу. И в том, и в другом случае речь идет о комплексе организмов, обитающих совместно и так или иначе связанных друг с другом. Понятие «экосистема» является более широким и универсальным и в нем большее значение придается внешним связям организмов в пределах разных биотопов. Экосистема пространственно не обязательно совпадает с территорией, занятой одним геоботаническим комплексом, в случае агроэкосистемы, - культурой сельскохозяйственного растения, и функционально включает в себя биологически тесно связанные с полем обочины - сравнительно узкие полосы вокруг поля, как правило, покрытые дикой травянистой растительностью. Далее с увеличением расстояния от поля взаимосвязи не столь резко выражены, хотя приток мигрантов, особенно с помощью ветра, возможен с расстояний в сотни километров и более.

Кроме того, у большинства видов членистоногих имеет место сезонная смена биотопов и жизнь их популяции может быть описана только в понятиях комплекса экосистем, т.е. ландшафта в целом, по терминологии А.Ф. Зубкова – агробиоценоза. Теперь уже невозможно представлять себе природу как набор граничащих друг с другом «железных клеток» - биотопов, в пределах которых живут те или иные группы организмов.

Любая экосистема пространственно неоднородна, причем одни организмы более тесно связаны с типом растительности, а другие свободно переходят с одного участка на другой. Так, при рассмотрении территории, занятой агроэкосистемой, следует выделять по меньшей мере три зоны. Это центральная часть поля, краевая зона поля (от самого края и в среднем не менее 7 - 15 м вглубь него) и примыкающая к полю обочина, которая лишена культурных растений, как правило, покрыта травянистой растительностью и не подвергается никаким агротехническим воздействиям. Комплекс членисто-

ногих постепенно изменяется от краевой зоны поля к его центру. Эти различия гораздо более резки между краевой зоной и обочиной.

Обочина начинается от края поля и может быть различной ширины (но не более нескольких метров). Дальше от края поля эта полоса даже при том же геоботаническом составе растений на ней имеет значительно меньшую связь с полем.

Все эти зоны существенно отличаются по микроклимату. Обычно наиболее сухая и контрастная по температурам зона – центр поля, наименее – обочина. Растения и их остатки на обочине замедляют изменения температуры поверхностного слоя почвы. Поэтому весной в дневное время обочина значительно холоднее, чем поле, осенью, наоборот, на обочине теплее. В зимнее время остатки растительности на обочине замедляют промерзание почвы. Эти различия могут быть одной из причин весьма распространенных сезонных миграций членистоногих весной с обочины на поле, а осенью в обратном направлении.

Освещенность на уровне почвы, особенно в начале вегетационного сезона, на поле гораздо выше, чем на обочине. Поле отличается также значительно большей разрыхленностью почвы и, конечно, в первую очередь, наличием искусственно возделываемой монокультуры сельскохозяйственного растения, в то время как на обочине имеет место сложный естественный геоботанический комплекс.

## **5.2. Естественная устойчивость агроэкосистем.**

Комплекс членистоногих играет существенную роль в существовании и функционировании агроэкосистемы. Если этот комплекс хорошо сбалансирован и представлен не только фитофагами, но и в достаточном количестве хищниками и паразитами, то есть все основания полагать, что и агроэкосистема в целом может быть устойчивой. Здесь имеют большое значение фитофаги, не повреждающие культурные растения, и детритофаги, как дополнительные жертвы для энтомофагов. Однако их роль в агроэкосистеме практически не изучена.

Наблюдающиеся часто, а иногда и ежегодно, вспышки массовых размножений фитофагов в свое время привели к ложному, как будет показано далее, выводу, что «агроценоз практически не обладает собственной устойчивостью». Действительно, агроэкосистема возникает в результате действий человека и, благодаря монокультуре, производит впечатление весьма упрощенного и обедненного комплекса видов. Без постоянной поддержки человека культурные травянистые растения за 2-3 года полностью вытесняются дикой (зональной) растительностью. Наиболее важен для земледельца, конечно, первый год после посева. В это время именно устойчивый комплекс членистоногих на поле является, наряду с малым количеством сорняков, гарантией сохранения урожая.

Возникающие на месте заброшенных сельскохозяйственных угодий экосистемы отличаются всегда более богатым видовым составом как животных, так и растений, и способны сами по себе длительно сохраняться в природе. Однако естественные экосистемы на более поздних стадиях сукцессии могут отличаться гораздо меньшим видовым богатством и при этом их устойчивость остается очень высокой. Например, ельники в средней полосе России на протяжении многих десятилетий не претерпевают существенных изменений. Следовательно, устойчивость любой экосистемы положительно коррелирует с видовым богатством только на ранних стадиях сукцессии, в число которых можно включить и агроэкосистему. Устойчивость же определяется не столько видовым разнообразием, сколько отработанностью (постоянством) экологических взаимосвязей, для чего требуется несравненно больший период времени, чем несколько тысяч лет культурного земледелия.

Агроэкосистема создается искусственно, хотя ее энергетическая основа та же, что и у естественных экосистем - солнечный свет. Человек прилагает колоссальные усилия, чтобы на ограниченном участке земли сплошным покровом произрастали обычно чуждые данному району растения. Естественно, что набор фитофагов в поле достаточно мал, зато объекты, приспособившиеся к питанию культурным растением, имеют практически неограниченную

кормовую базу и, следовательно, возможности для массового размножения. Однако монокультура почти не влияет на комплекс энтомофагов, разнообразие которых на поле может не уступать естественному. Только сугубо специализированные паразиты могут выпадать из комплекса видов из-за отсутствия на поле их хозяев. Обычно на поле присутствуют также и детритофаги, служащие дополнительным источником питания для хищников.

Поскольку на поле обилие хищников и паразитов в ряде случаев достаточно, чтобы сдерживать массовое размножение фитофагов, то есть достаточно оснований считать, что в принципе агроэкосистема в течение срока возделывания сельскохозяйственной культуры может быть устойчивой. Отметим однако, что большое количество энтомофагов на поле может быть гарантировано только при отказе от применения химических средств защиты растений.

Едва ли можно согласиться с тем, что неустойчивость агроэкосистем связано со значительным изъятием продукции. Во-первых, для большинства сельскохозяйственных растений агроэкосистема существует лишь на протяжении одного вегетационного сезона, практически до уборки урожая, и на следующий год заменяется другой. Во-вторых, кроме изъятия продукции, агроэкосистема получает дополнительную энергию и питание за счет агротехнических мероприятий.

Несколько иное объяснение частым вспышкам массового размножения дал Саузвуд. Не без оснований он утверждает, что значительная часть вредных фитофагов принадлежит к числу r-стратегов, т.е. они способны к быстрому размножению и расселению. Энтомофаги буквально не успевают сдерживать массовое размножение фитофагов, и вся агроэкосистема оказывается неустойчивой. Однако зависимость от уровня численности хозяина проявляют только высокоспециализированные паразиты. Основными же регуляторами численности фитофагов являются энтомофаги – генералисты. Если на поле или же поблизости есть и другие жертвы, такие энтомофаги могут еще до вспышки численности вредителя быть в достаточном количестве, чтобы ос-

тановить его массовое размножение. При этом энтомофагам не обязательно быть r - стратегами.

Территория вспаханного поля, лишенная растений, действительно, заселяется прежде всего растениями и животными r-стратегами, среди которых имеются и фитофаги, и энтомофаги, и детритофаги. Однако уже засеянное поле резко отличается от пионерных сообществ, так как культурные растения образуют обычно достаточно плотный покров.

Мало того, что поле, временно лишённое растительности, с её появлением должно заново заселяться фитофагами и энтомофагами. Голая почва создает также крайне неблагоприятные для большинства членистоногих микроклиматические условия, особенно для перезимовки или переживания других неблагоприятных условий. Правда, если на таком поле имеются какие-то остатки мертвой растительности, на поле остаются детритофаги и питающиеся ими хищники.

Наблюдения, проведенные не только на самом поле, но и в соседних биотопах, показывают, что в принципе агроэкосистема может быть устойчивой, благодаря постоянному притоку на поле энтомофагов из других биотопов. Однако это возможно только при условии бережного отношения к природе и рациональной организации агроландшафта.

### **5.3. Биологическое разнообразие в пределах агроэкосистемы.**

Под биоразнообразием мы понимаем показатель, который складывается из двух параметров: количества видов и степени выравненности обилия всех этих видов. Следовательно, биоразнообразие возрастает с увеличением количества видов в данном биотопе и уменьшается, если присутствуют какие-то существенно доминирующие по численности виды. Общее уменьшение биоразнообразия при высокой антропогенной нагрузке на местность – печальный и давно известный факт. Разрушение природных биоценозов, обеднение флористического богатства в связи с занятием площади под сельскохозяйственные культуры, загрязнение среды и урбанизация неизбежно ведут к гибели многих видов животных и растений. Общеизвестно, что со



снижением биоразнообразия уменьшается и устойчивость экосистемы в целом.

Однако антропогенное воздействие до определенного предела может привести даже к увеличению биоразнообразия. Так, лесные «островки» в индустриальном и сельскохозяйственном ландшафтах сохраняют биоразнообразие, которое оказывается больше, чем в крупных лесных массивах. Как известно, наиболее богат видами экотон, т.е. переходная зона между биотопами, а мозаичность ландшафта, естественно, увеличивает площадь, занятую экотоном. С другой стороны, не без оснований высказывается, что высокая мозаичность ландшафта может затруднять поиск жертв энтомофагами и, таким образом, повышать возможность возникновения вспышек массового размножения фитофагов.

Интересно, что даже многократное применение пестицидов иногда приводит в дальнейшем к повышению видового разнообразия. Возможно, что такое явление может быть связано и со снижением уровня межвидовой конкуренции после падения численности массовых видов.

Как отмечалось выше, биоразнообразие зависит от количества видов в данной выборке и от степени выравненности численностей входящих в эту выборку видов. Чем больше доминирует какой либо вид, тем меньше индексы биоразнообразия. Видовое богатство членистоногих агроэкосистемы определяется рядом факторов – агротехникой, включая использование пестицидов и гербицидов, географическим районом, сохранностью естественной флоры и фауны. Общее количество видов, собранных на поле, часто ниже, чем в ближайших луговых и лесных биотопах. На обочинах же видовое богатство, как правило, наиболее высокое. Именно поэтому умеренное распахивание участков и их занятие сельскохозяйственными культурами может увеличить биоразнообразие членистоногих всей местности в целом. Доминирование отдельных видов в агроэкосистеме проявляется прежде всего у фитофагов – вредителей сельскохозяйственных растений. Среди энтомофагов такое же доминирование можно ожидать, прежде всего, у специализирован-

ных паразитов в конце вспышки массового размножения их хозяина.

Если возрастание обилия отдельных видов фитофагов на поле совершенно очевидно, то вопрос о доминировании среди энтомофагов гораздо сложнее. Так, в средней полосе России с помощью ловушек Барбера четко выявляются два вида супердоминантов (жужелицы *Poecilus cupreus* L. и *Harpalus rufipes* Deg). Эти виды сменяют друг друга в течение вегетационного сезона. Похожая картина наблюдается и в других регионах и странах, в том числе и в Краснодарском крае. Тем не менее, вывод о снижении биоразнообразия жужелиц на поле был бы преждевременным. Почвенные пробы, взятые там же, показывают, что на самом деле численность этих видов на поле не так уж велика. По данным почвенных проб в Московской области самыми многочисленными являются представители нескольких видов рода *Bembidion*. Различия между результатами, полученными с помощью напочвенных ловушек и почвенных проб, связаны с тем, что напочвенные ловушки выборочно вылавливают жужелиц, наиболее активно «сканирующих» поверхность почвы и относительно крупных, что увеличивает их инерцию. Данные, полученные с помощью любых ловушек и вообще любых привлекающих факторов, существенно искажают представление о структуре доминирования в экосистеме, повышая уровень доминирования отдельных видов и снижая индекс биоразнообразия Шеннона не менее чем в 1,5-2 раза по сравнению с реальной картиной в экосистеме. Следовательно, к индексам биоразнообразия надо подходить очень осторожно, так как большинство методов сбора не адекватно отражают реальное соотношение численностей видов. По-видимому, наиболее близкую к истине картину дают биоценометрические исследования, в том числе и почвенные пробы. К сожалению, эти методы очень трудоемки.

Четко прослеживается связь между разнообразием растений и биоразнообразием членистоногих, при обогащении флоры всегда уменьшается численность доминирующих фитофагов и увеличивается доля энтомофагов в общем списке видов. Был отмечен реальный факт – отрицательная корреля-

ция между биоразнообразием всех насекомых на поле и обилием тлей на сельскохозяйственных злаках. Взаимосвязь между биоразнообразием растений и насекомых не является прямолинейной. Так, при зарастании ранее паханных полей в умеренной зоне максимум флористического разнообразия достигается через 7-5 лет. За ним следует постепенное снижение биоразнообразия растений. Разнообразие же фитофагов и хищников сначала тоже быстро увеличивается, но потом остается примерно на прежнем уровне. Очевидно, биоразнообразие насекомых связано не столько с флористическим богатством, сколько с гетерогенностью местообитаний.

Биоразнообразие насекомых, в свою очередь, может влиять на флористическое богатство. Уничтожение с помощью инсектицида листогрызущих насекомых приводит к мощному развитию многолетних злаков, вытесняющих прочее разнотравье и, таким образом, снижает флористическое разнообразие. Наоборот, гибель от специального пестицида корнегрызущих насекомых увеличивает количество видов растений на опытных площадках.

Кроме того, биоразнообразие в центре поля, на его краях и травянистых обочинах представляет собой результат сложных взаимодействий и подвержено сезонным изменениям. Обочина – это главный источник энтомофагов на поле. Энтомофаги кормятся на поле, но обычно не в состоянии на нём перезимовывать. Соответственно, полевые энтомофаги в неблагоприятный сезон собираются в массе на обочине. В результате выравнивается обилие видов на обочине снижается. Но обочина является частью агроэкосистемы и многие энтомофаги, зимующие на ней, с наступлением весны опять заселяют поле и уничтожают размножающихся там вредителей.

По-видимому, сходное явление имеет место и в течение суток. Многие герпетобионты не могут найти на самом поле подходящие укрытия и поэтому ежедневно мигрируют на поле с обочин в поисках пищи, а потом возвращаются обратно. Во всяком случае, в Подмоскowie почвенные пробы, отражающие реальную численность жужелиц, показывают её снижение по направлению к центру поля, в то время как сборы почвенных ловушек, завися-

щие от уровня активности насекомых на поверхности почвы, наоборот, максимальны в центре поля. Только в результате таких перемещений насекомых в пределах агроэкосистемы она может стать устойчивой. В принципе, и для каждой экосистемы имеет место свой оптимальный уровень биоразнообразия, при котором она будет наиболее устойчива.

Можно сделать общий вывод, что, чем больше биоразнообразие в данной местности, тем больше шансов на то, что поле заселят хищники и паразиты и агроэкосистема будет устойчивой и саморегулирующейся, т.е. охрана природы сама по себе является важнейшей частью защиты растений. Однако сельскохозяйственное использование местности само по себе может снижать биоразнообразие, в основном, только в центральной части поля. Биоразнообразие на обочине, как правило, существенно выше, чем даже в окружающих поле биотопах. Число видов жуужелиц в плодовом саду, давно не подвергавшемся обработке пестицидами, почти вдвое выше, чем в лесу, граничащем с этим садом.

#### **5.4. Число видов и общая экологическая характеристика комплекса членистоногих агроэкосистем.**

Число видов членистоногих, обнаруживаемых на полях с любой сельскохозяйственной культурой и в любых географических зонах, обычно достигает нескольких сотен. На первом месте по числу видов чаще всего оказываются энтомофаги (паразиты и хищники), на втором – фитофаги, а на третьем – детритофаги. Примерно столько же, как и детритофагов, вылавливается членистоногих, не имеющих прямого отношения к агроэкосистеме. Очень незначительно число видов антофилов. После внесения органических удобрений на поле могут быть найдены некоторые виды копрофагов, в основном, жуков и двукрылых.

Приведем некоторые примеры. Так, в СНГ на хлопчатнике обнаружено 350 видов членистоногих, из них 64,0% составляют паразиты и хищники, 22,7% - фитофаги. Среди последних только 4,0% - потенциальные вредители хлопчатника. На посевах люцерны в Туркменистане было зарегистрировано

даже 560 видов членистоногих. Здесь фитофагов несколько больше, чем других форм - 45,7%. Из них 9,35% - монофаги люцерны. 24,7% от общего количества составили хищники, 16,54% - паразиты и 5,56% - сапрофаги. Информация о комплексах членистоногих яблоневых садов более противоречива. В штате Вирджиния (США) обнаружено 162 вида членистоногих, из которых 35% - энтомофаги, 33% - фитофаги, 14% - детритофаги и 18% - случайно попавшие в сад виды. Однако Ф. Козар, пользуясь разными методами сбора, обнаружил в яблоневых садах в Венгрии 1759 видов насекомых. Из них 51% видов он относит к так называемой аэроэнтомофауне, 31% видов были в сборах на яблоневых деревьях и 18% видов – в почве. Он указывает, что на многолетних посадках примерно в 3 раза больше насекомых, чем на однолетних. Согласно И.Я. Полякову и Л.М. Копаневой, с культурой пшеницы в бывшем СССР было связано 669 видов насекомых, из них 416 видов фитофагов и 253 – энтомофагов. Эти авторы объединили данные по многим географическим районам.

Следует подчеркнуть, что выше речь шла о количестве видов. При определении суммарного обилия на первом месте оказываются фитофаги, численность же хищников и паразитов примерно в 3 раза меньше.

Монокультура существенно снижает видовое разнообразие фитофагов на поле. Число их видов заметно увеличивается в том случае, если на поле есть сорняки. Набор паразитических видов, хотя и связан с комплексом фитофагов, но значительно меньше зависит от сельскохозяйственной культуры. Хищники – генералисты почти всегда одни и те же на всех культурах, хотя разный микроклимат на полях и даже в пределах одного поля может влиять на количественное соотношение видов.

Самое высокое видовое богатство по всем группам членистоногих всегда имеет место в переходной зоне, т.е. на обочинах (экотон). Это касается не только фитофагов, связанных с флористическим разнообразием, но также и таких хищников – генералистов, как пауки и жуужелицы. Меньше всего видов всегда в центре поля. Края поля как пространственно, так и по количеству

видов занимают промежуточное положение. Важно отметить, что влияние обочины положительно сказывается на видовом богатстве членистоногих даже на расстоянии от нее в 200 м вглубь поля.

Представляет большой интерес сравнение комплекса членистоногих поля и прилегающих биотопов. Так, в Центральной зоне России смешанный лес без включения опушек и полей отличается очень низким видовым богатством, примерно таким же, как в центре поля. Однако в лесу обитают, прежде всего, специализированные виды, почти не попадающиеся на поле. В принципе, на поле проникают, прежде всего, виды, приспособленные к открытым пространствам. Но даже в степных районах на поле оказываются далеко не все виды, обитающие в целинной степи. По данным классика отечественной энтомологии Г.Я. Бей-Биенко, в окрестностях Орска в целинной степи обнаружено 330 видов наземных беспозвоночных, из которых только 142 вида проникает на поля. Правда, численность особей на 1 кв.м в степи равна 199, а в поле – 351. После распахивания степи на поле появляются даже новые виды, такие как тли *Brachycolus noxius* Mordv. и питающаяся этими тлями божья коровка *Adonia variegata* Goeze. Подобным же образом, далеко не все виды, принадлежащие к луговой фауне, способны заселять поля. Так, в Татарстане на лугах найдено 59 видов мух семейства Chloropidae. Из них только несколько видов способны заселять поля с сельскохозяйственными культурами, однако численность этих видов на поле может быть исключительно высокой.

Такое поведение фитофагов можно было бы объяснить их пищевой специализацией. Однако, и некоторые хищники, в большом количестве встречающиеся вокруг поля на участках с естественной травянистой растительностью, отказываются переходить на него. К числу таких хищников можно отнести некоторых мух семейства Empididae (*Empis* spp. и виды других родов), многих пауков семейств Salticidae и Clubionidae.

### **5.5. Хищники и паразиты в агроэкосистеме.**

Комплексы фитофагов хорошо изучены и подробно описаны в учебни-

ках сельскохозяйственной энтомологии. Значение детритофагов как дополнительных жертв энтомофагов может быть очень большим, потому что они встречаются на поле даже при отсутствии там наземной растительности и, соответственно, и фитофагов. Однако роль этой экологической группы в привлечении энтомофагов на поле и поддержании естественного баланса совершенно неизвестна. Здесь мы остановимся только на основных группах энтомофагов и акарифагов, наиболее типичных для агроэкосистем и обеспечивающих экологическое равновесие в пределах комплекса членистоногих. Особое внимание следует уделить неспециализированным энтомофагам, так как именно они играют ключевую роль в регуляции численности вредителей. Некоторая специализация – преимущественное питание тлями – имеет место у афидофагов, однако большинство из них способны использовать и другую пищу, например, яйца насекомых. Конечно, видовой состав членистоногих зависит от географического района. Здесь мы остановимся на представителях членистоногих, типичных для полей Центральной России и Краснодарского края.

Среди хелицероных на поле постоянно присутствуют пауки (*Aranea*). Как правило, их обилие довольно значительно. Есть основания считать, что их роль в естественном балансе агроэкосистемы достаточно велика. Пауки-волки *Lycosidae* ищут добычу преимущественно на поверхности почвы и в этом отношении подобны жукам-жужелицам. Они, как и другие пауки, охотно поедают тлей, двукрылых на разных стадиях развития и ногохвосток. Многие из этих пауков также охотно питаются цикадками и клопами. Лишь некоторые пауки-волки могут подниматься по растительности и попадать в сачок при энтомологическом кошени. В особых случаях, как, например, на посевах риса, именно эти, также способные ходить и по поверхности воды пауки, являются главным фактором, сдерживающим размножение бабочек-огневок – основных вредителей риса во многих районах Юго-восточной Азии. В Венгрии на полях озимой пшеницы именно пауки-волки доминируют среди пауков – герпетобионтов.

На растительности в поле часто попадаются пауки семейств Thomisidae, Tetragnathidae и Linyphiidae. Пауки-бокоходы (Thomisidae) – подстерегающие хищники, представители двух других семейств делают паутину разных типов. Показано, что все эти пауки поедают большое количество фитофагов и могут иметь большое значение для сохранения естественного баланса агроэкосистемы. Правда, пауки-бокоходы рода *Misumena*, подстерегающие жертву на цветах, уничтожают не только вредные формы, но также паразитических перепончатокрылых и мух-сирфид. Роль пауков высока не только на полях, но также в садах и виноградниках. Так, пауки Clubionidae в большом количестве заселяют гроздья винограда и поедают там гусениц гроздовой листовертки. Пауки Linyphiidae поедают, в основном, ногохвосток, в меньшей степени тлей и двукрылых, и предпочитают делать свою паутину в тех частях поля, где больше всего их жертв. В целом, в Англии пауки этого семейства довольно равномерно заселяют поля с озимой пшеницей. Следует подчеркнуть, что пауки, будучи сами хищниками, играют также важную роль альтернативных жертв для других хищных форм, особенно для жужелиц.

По-видимому, особенно велико значение в сохранении природного баланса пауков, обитающих на растительности. Эти пауки относительно медленно заселяют поле, особенно его центральную часть. Это, скорее всего, связано с тем, что, в отличие от пауков-герпетобионтов, передвигающихся по поверхности почвы, пауки-хортобионты мигрируют в растительном ярусе, который смыкается на поле относительно поздно. В итоге, такие важные вредители как тли, клопы-черепашки и некоторые листоеды, начиная заселение тоже с краев поля, позже оказываются наиболее обильными именно в центре поля, т.е. там, где на растительности меньше всего хищников-генералистов. Герпетобионты же, как пауки, так и жужелицы, заселяют поле гораздо равномернее.

Сенокосцы (Opiliones) встречаются довольно часто, но только на полях с определенными прилегающими биотопами. Эти хелицеровые заселяют преимущественно краевую зону поля. Они уничтожают там насекомых как



на растительности – прежде всего, тлей, так и на поверхности почвы. Сенокосцы активны в основном в ночное время. Их роль в естественном равновесии агроэкосистемы пока не совсем ясна.

Клещи-красотелки (*Trombidiphormes*, *Parasitengona*) – беспозвоночные довольно крупных размеров и легко отличаются от других клещей по их интенсивно красной и бархатистой окраске. Эти клещи в Средней полосе России почти не заходят на поле, хотя могут быть довольно обильны на обочине. Наоборот, в Краснодарском крае клещи-красотелки – массовые формы в поле на поверхности почвы, особенно в весеннее время. Эти клещи способны уничтожать яйца других членистоногих, откладываемые ими у основания стеблей растений, в частности яйца кукурузного мотылька. Не исключено, что клещи-красотелки являются главным фактором, сдерживающим размножение растительноядных двукрылых, хотя есть основания считать, что их основной пищей на поле являются ногохвостки, которые очень обильны весной на поверхности почвы, К сожалению, роль красотелок в жизни агроэкосистемы почти не изучена.

Известно большое количество видов хищных клещей, принадлежащих к другим группам. Размеры всех этих клещей очень малы. Роль клещей в регулировании агроэкосистемы может быть очень значительной. Необходимо специальное изучение альтернативных (дополнительных) жертв клещей, чтобы поддержать их популяцию при отсутствии или малом количестве фитофагов на поле.

Многоножки, по-видимому, не играют большой роли в жизни агроэкосистемы, хотя возможно, что некоторые хищные формы уничтожают вредителей в скважинах почвы.

Наибольшее количество важнейших хищников и паразитов относится к классу насекомых. Многие из видов насекомых сравнительно легко различимы и могут быть индикаторными для практических работников. В некоторых случаях, когда в одно время и в одном месте встречается несколько близких и трудно различимых видов, по-видимому, можно ограничиться группой ви-

дов. Остановимся вкратце на энтомофагах, относящихся к классу насекомых, по порядку, принятому систематикой.

Уховертки (Dermaptera) активно хищничают, поедая на растениях тлей и различных личинок насекомых, особенно гусениц. Правда, иногда уховертки могут употреблять и растительную пищу. Их активность приходится в основном на ночное время, поэтому легче всего уховерток выявить энтомологическим кошением после захода солнца. Уховертки могут передвигаться и по поверхности почвы, и время от времени попадают в почвенные ловушки. Присутствие уховерток в поле существенно зависит от окружающих биотопов. Они больше всего активны в краевой зоне, подобно сенокосцам.

Среди клопов (Hemiptera) много хищных форм. Здесь следует отметить представителей четырех семейств – Nabidae, Anthocoridae, Miridae и Pentatomidae. Клопы семейства Nabidae – относительно крупные формы, они легко отличимы от представителей других семейств и способны поедать цикадок, других клопов, мух и тлей. К сожалению, по крайней мере в Средней полосе России, эти клопы в основном держатся по краям поля и гораздо чаще встречаются за его пределами.

Хищники-крошки (Anthocoridae), несмотря на свои мелкие размеры, сравнительно легко различимы, благодаря характерной форме тела. Они уничтожают тлей, червецов, мелких гусениц и особенно паутиных клещей. К сожалению, на полях, которые были под нашим наблюдением, они встречались относительно редко, хотя, по-видимому, они заселяют практически только краевую зону поля. Эти клопы являются важными хищниками – генералистами на хлопковых полях Туркменистана, но, в основном тоже на краях поля. Из хищников-крошек особенно распространены такие, как *Anthocoris nemorum* L. и *Orius niger* Wolff.

Среди относительно трудно различимых клопов-слепняков (Miridae) преобладают растительноядные формы. Однако многие из этих клопов наряду с растительной пищей способны активно хищничать. Таковы клопы родов *Deraeocoris* и *Campylomma*, которые в Средней Азии оказываются важней-

шими регуляторами численности паутиных клещей и тлей. Очень обильный в Средней полосе России клоп *Lygus rugulipennis* Poppr., известен как фитофаг. Клопы этого вида могут питаться на еще мягких зернах пшеницы, но как указывает А. Варис, это не ухудшает качество муки и даже уменьшает преждевременный опад зерен. Вообще, эти клопы-слепняки явно предпочитают питаться на сорняках, в Московской области – на ромашке непахучей. Кроме того, клопы этого вида могут хищничать, что немаловажно, если принять во внимание их обилие. В частности, они высасывают яйца мух и колорадского жука.

Клопы-щитники (Pentatomidae) – чаще всего растительноядные формы. Среди них попадаются и активные хищники, которые редко встречаются на полях. Правда, сейчас можно встретить специально выпускаемых на поля против колорадского жука завезенных из Америки клопов-щитников родов *Podisus* и *Perillus*. Эти клопы, которых разводят на биофабриках, иногда могут выживать и размножаться в природе, что систематически наблюдается в последнее время, в частности, в Краснодарском крае и Республике Адыгея.

Многие жуки (Coleoptera) играют важнейшую роль в естественной устойчивости агроэкосистемы. Среди них особенно массовыми являются жужелицы (Carabidae). Основное место деятельности этих активных хищников – поверхность почвы, пространство под растительными остатками и поверхностный слой почвы, однако они способны подниматься также на многие травянистые и даже древесные растения. Так как значительная часть фитофагов для окукливания спускается с растения на землю или откладывает яйца на растения на уровне земли, то именно жужелицы могут иметь особое значение в регулировании их численности. Жужелицы поедают также любых членистоногих, случайно упавших с растений. Личинки жужелиц живут в скважинах почвы и также почти всегда являются активными хищниками. Имаго некоторых видов жужелиц способны довольно глубоко проникать в почву. Таковы представители родов *Clivina* и *Scarites*. Как было сказано, некоторые жужелицы поднимаются и на растения (в основном представители

родов *Amaga* и *Harpalus*). Однако здесь они, по-видимому, скорее выступают как фитофаги, поедающие, прежде всего, семена сорняков. В определенной степени на растения способны подниматься и жуки легко различимого вида *Anchomenus dorsalis* Pont., которые в Европе считаются важнейшими регуляторами численности тлей. Правда, в Краснодарском крае жуки этого вида держатся, в основном на обочинах, хотя отдельные особи встречаются даже в центре поля на расстоянии до 400 м от его края. Среди жужелиц также имеется серьезный вредитель хлебная жужелица *Zabrus tenebrioides* Goeze. Имаго и личинки этого вида являются растительноядными формами.

Наиболее распространенные виды жужелиц и в ряде стран Европы, и в европейской части России, которые могут быть индикаторными. Весной и в начале лета – медная жужелица *Poecilus cupreus* L., характеризующаяся расширением тела на уровне надкрыльев и типичной медно-бронзовой или голубоватой окраской, а позже по сезону – жужелица волосистая *Harpalus rufipes* Deg., которую легко отличить по смоляно-черной окраске, рыжим ногам и нежному рыжеватому пушку, покрывающему тело. На Кубани к этим видам следует добавить ярко окрашенный вид *A. dorsalis* и группу жуков-бомбардиров рода *Brachinus*. Последние легко выделяются по синим надкрыльям и голове и ярко оранжевой переднеспинке, однако виды этого рода относительно трудно различимы.

Все указанные выше виды жужелиц могут быть легко учтены с помощью напочвенных ловушек Барбера, но реально наиболее обильны как на поле, так и за его пределами, не указанные выше виды, а жужелицы рода *Bembidion*. Значение этих видов может быть очень существенным, благодаря их большой численности и возможной способности поедать яйца насекомых, особенно мелких двукрылых. Представители этого рода плохо вылавливаются напочвенными ловушками. Они невелики и их сравнительно трудно отличать от других мелких жуков, поэтому они не могут быть индикаторными видами. Напомним также, что эффект хищника определяется не только его обилием, но и размерами.

К сожалению, роль жужелиц в общем балансе существенно снижается, так как, во-первых, большинство видов заселяют практически только краевую зону поля и, во-вторых, они, за редкими исключениями, неспособны освоить травянистый ярус. Кроме того, - это активно мигрирующие насекомые, легко перемещающиеся в агроландшафте в наиболее благоприятные участки, часто не совпадающие с интересами земледельцев. Регуляция миграций жужелиц представляет отдельный серьезный вопрос, не обсуждаемый в рамках настоящего вводного курса.

Другая важная для агроценоза группа жуков – это жуки-хищники семейства Staphylinidae. Относительно крупные представители нескольких видов рода *Philonthus* заселяют поле и активно передвигаются по поверхности почвы и в её скважинах. Эти жуки могут быть относительно массовыми и существенно дополнять роль жужелиц. К сожалению, численность жуков-хищников, в отличие от жужелиц, резко меняется от года к году. Более мелкие виды жуков-хищников также могут играть существенную роль в агроэкосистеме. Так, жуки *Aleochara bilineata* Gill. уничтожают яйца и личинок капустной и луковой мух. Этот вид в массе разводят для практических нужд. Некоторые жуки из рода *Tachyporus* охотно поднимаются на нижние листья растений, где поедают грибковые нарастания, а также тлей. Особенно активными хищниками являются их личинки. Все жуки-стафилины, в отличие от большинства массовых видов жужелиц, отлично летают и способны быстро заселять поле, что очень важно для естественного баланса в экосистеме. К сожалению, популяции этих жуков нестабильны по численности, виды трудно различимы и большинство из них очень мелкого размера. Поэтому вряд ли возможно выделить среди них индикаторные виды.

На растительности нередко попадаются хищные жуки-мягкотелки (Cantharididae), которые в Средней полосе России особенно обильны в начале лета. Наряду с хищничеством, они также поедают цветочную пыльцу. Как хищники они могут иметь большое значение в регулировании комплекса насекомых на поле, тем более, что они бывают многочисленны и предпочитают

центральную часть поля.

Специально выделяют большой комплекс хищников-афидофагов, а также видов, поедающих щитовок, ложнощитовок и червецов. Основными афидофагами являются имаго и личинки жуков-коровок (*Coccinellidae*), личинки златоглазок (*Chrysopidae*), личинки некоторых цветочных мух (*Syrphidae*), а также личинки некоторых галлиц (*Itonididae*). В регулировании численности тлей существенную роль играют златоглазки (*Chrysopidae*). Личинки, а также имаго некоторых видов поедают тлей и яйца других насекомых. Пища имаго более разнообразна и включает также зерна пыльцы и медвяную росу – сладкие выделения тлей. Среди насекомых, уничтожающих тлей, червецов и представителей близких к ним групп, особенно выделяются жуки-коровки, которые также могут питаться медвяной росой и сахаристыми выделениями растений, в том числе нектаром. Практически все эти насекомые могут быть отнесены к числу индикаторных групп или видов. Имаго жуков-коровок хорошо летают и способны быстро заселять поле, включая его центральную часть.

Паразитов, среди которых много перепончатокрылых и двукрылых, достаточно трудно отличить по внешнему облику от нейтральных для агроэкосистемы видов. Однако их относительно легко учесть, если собрать яйца или личинок вредителя в поле и содержать их в лаборатории. В ряде случаев их обилие легко определить, например, по цвету яиц (яйца, зараженные трихограммой, темнеют), а в некоторых случаях после вылета имаго паразитов остаются характерные вздутые шкурки на растениях – так называемые мумии тлей после выхода наездников *Aphidiinae*. Роль паразитов в регулировании численности ряда массовых видов фитофагов, например клопа-черепашки, исключительно велика. Поэтому необходимо тщательное изучение биологии паразитов. Среди наиболее важных аспектов их жизни особенно ограничивают их численность условия зимовки, а также наличие альтернативных хозяев, которых паразиты могут использовать при отсутствии или недостаточной численности их основных жертв.

## *Лекция 6. Взаимодействия между фитофагами и растениями*

### **6.1. Свойства системы растение – фитофаг.**

Устойчивый баланс в агроэкосистеме может достигаться не только в результате взаимодействий между фитофагами и энтомофагами, но также в результате влияния растений и членистоногих-фитофагов друг на друга. Роль растений в жизни членистоногих исключительно велика. Растения предоставляют им самые разнообразные укрытия, пищу и в ряде случаев материал для постройки жилищ. Растения значительно увеличивают поверхность, на которой могут существовать членистоногие, так, общая площадь всей листвы может в 10 и более раз превышать её проекцию на поверхность почвы, обеспечивают многоярусное размещение животных.

Взаимоотношения между членистоногими и растениями очень разнообразны и охватывают весь спектр от несомненного мутуализма, когда растение и насекомое не могут существовать друг без друга, как в случае опыления цветков, и до подобия хищничества, когда членистоногое полностью уничтожает растение. Роль опылителей хорошо известна. Многие растения, например люцерна, не могут дать семена в отсутствии насекомых, питающихся на цветках и способных их опылять.

Ниже охарактеризованы различные аспекты способности агроэкосистемы сохранять устойчивость на основе взаимодействий между фитофагами и растениями. В принципе, такие отношения обычно могут быть охарактеризованы как взаимоотношения между паразитом и хозяином. Однако растения и насекомые настолько приспособились друг к другу за сотни миллионов лет их совместного существования, что питание фитофагов нередко оказывается даже полезным для растений. Продемонстрировано, что растения, умеренно поврежденные насекомыми, растут быстрее, благодаря ускорению фотосинтетических процессов. Во многих случаях наблюдается также дополнительное ветвление растения, что повышает его жизнеспособность. Разреживание некоторых посевов в результате повреждения фитофагом также может оп-

тимизировать условия произрастания. С другой стороны, фитофаги чаще всего устраняют слабые и отмирающие растения, тем самым увеличивая пространство для других более жизнеспособных. Экскременты фитофагов, падающие на поверхность почвы, существенно повышают ее плодородие, а медвяная роса, накапливающаяся под растениями, зараженными тлями, увеличивает обилие азотфиксирующих бактерий в почве.

Необходимо также подчеркнуть, что использование устойчивых к вредителям сортов культурных растений является важнейшей частью интегрированной системы защиты растений и обязательно должно быть одной из основ экологизированной (экологической, см. ниже) защиты, так как не представляет никакой опасности для экосистем и может быть высокоэффективным.

## **6.2. Поиск насекомым кормового растения.**

При поиске кормового растения насекомое использует как зрительные, так и обонятельные ориентиры. Расстояние, на котором может быть обнаружено растение, обычно удивительно мало. Так, колорадский жук начинает привлекаться растением картофеля с расстояния меньше 1 метра, что может быть причиной особенно массового его скопления на больших полях картофеля.

Зрительные ориентиры обычно воспринимаются на большем расстоянии, чем химические. Так, в экспериментах с искусственными моделями растений было показано, что гессенская муха способна реагировать на модель растения, не имеющую запаха, на расстоянии, начиная с 25 см, в то время как запах растения эффективен для привлечения этого объекта лишь в пределах нескольких сантиметров. В зрительном восприятии большую роль играет цветовая гамма и общий облик растения. Бабочки-белянки, например, отказываются откладывать яйца на краснокочанную капусту. Иногда определенную роль играют даже такие признаки, как форма листьев, что было показано для некоторых бабочек.

Запах растений определяется очень сложным комплексом химических



веществ. Так, было показано, что воздух поблизости от растения хлопчатника содержит 54 химических веществ, причем этот комплекс зависит не только от вида растения, но и от его физиологического состояния. Если запах одного растения смешивается с запахом других растений, непригодных для питания данного фитофага, привлекательность кормового растения заметно снижается. По-видимому, это одна из причин большей защищенности растений при совместном посеве нескольких культур на одном поле или поблизости друг от друга. Аналогичное снижение привлекательности растений может быть получено, если в естественной комбинации химических веществ, выделяемых растением, искусственно увеличить концентрацию одного из компонентов.

В ряде случаев поиск кормового растения существенно зависит от абиотических факторов. Так, мухи *Anastrepha obliqua* в тропических районах предпочитают откладывать яйца на кормовые растения, затененные стоящими вблизи деревьями. Для одного из видов бабочек было показано предпочтение разных кормовых растений на протяжении сезона, явно связанное с абиотическими факторами. Эта бабочка откладывает яйца на растительность только в тех местах, где температура варьирует в пределах 24-30 градусов. В результате весной гусеницы этого вида могут быть найдены на растениях, заселяющих открытые солнечные места, а летом только на таких растениях, которые растут в тени деревьев. Такое влияние абиотических факторов на поиск кормовых растений в ряде случаев может объяснить приуроченность некоторых видов фитофагов либо к центру поля, либо к его краям, где возможно затенение деревьями.

### **6.3. Поведение насекомого на поверхности растения.**

Следующим этапом является анализ нелетучих химических веществ на поверхности растений, который производится с помощью антенн, щупиков или яйцеклада. Так, бабочка – монарх *Danaus plexippus* способна определить кормовое растение только после посадки на него. Бобовые тли *Aphis fabae* садятся одинаково часто как на кормовые растения, так и не являющиеся ими. Однако после непродолжительного контакта с некормовым растением

тли его покидают. Экстракт некоторых растений, таких, как например дикий табак, нанесенный на поверхность кормового растения другого вида, отпугивает от него фитофагов.

Физические свойства поверхности кормового растения могут также влиять на его выбор фитофагом. Скользкий восковой слой на листьях может препятствовать внедрению в ткань листа некоторых минирующих личинок. У ряда насекомых имеются специальные приспособления для жизни на таких поверхностях, например тарзальные пульвиллы у цикадок *Empoasca* spp., служащие как присоски, или же крохотные железы на тарзальных пульвилах некоторых жуков-листоедов, выделяющие липкое вещество. Закреплению и движению насекомых по поверхности растения могут существенно мешать волоски – трихомы. Так, длинные трихомы механически препятствуют маленьким сосущим насекомым, например, тлям, добираться до эпидермиса растения своим хоботком. Паразит *Encarsia formosa* заражает своего хозяина – белокрылку – гораздо охотнее на листьях огурца с гладкой поверхностью, чем на покрытых волосками. Самки листоеда *Oulema melanopus* обычно отказываются откладывать яйца на густо опушенные листья пшеницы. Личинки первого возраста, оказавшись на таких листьях, не могут нормально питаться и почти все погибают. В свою очередь, обилие белокрылки зависит от угла наклона трихом. Если трихомы с помощью электробритвы удалить с поверхности листьев, такие листья более охотно заселяются тлями.

Трихомы часто содержат специальные железы. Секрет этих желез может быть липким, что особенно опасно для мелких насекомых, репеллентным, детеррентным, т.е. препятствующим питанию, или токсичным для насекомых. В частности, выделения трихом дикого картофеля *Solanum berthaltii* содержит вещество, препятствующее питанию и влияющее на поведение колорадского жука. Отметим, что выделения трихом могут иногда наносить и косвенный вред растению. Так, экскреты трихом ядовиты для паразитических насекомых.

Волоски на поверхности растения, с другой стороны, могут быть полез-

ны фитофагам при их ориентации на поверхности растения. Так, только что выведшиеся гусеницы бабочки *Chilo partellus* находят места на растениях, пригодные для их питания, ориентируясь по наклону волосков. Известно также, что некоторые насекомые предпочитают садиться на волосистые листья. В частности, ряд бабочек охотно откладывает яйца на такие поверхности.

#### **6.4. Химический состав растения.**

Насекомое, питающееся на растении, поглощает химические вещества, принадлежащие к двум основным группам. Первая группа – это пищевые вещества (в основном первичные метаболиты). К ним относятся белки и аминокислоты, липиды, сахара, нуклеотиды, минеральные соли и витамины. Отметим, что концентрация этих веществ в растении практически всегда значительно ниже, чем в животных тканях. Таким образом, растительные ткани имеют гораздо меньшую пищевую ценность, чем пища хищников и паразитов. Показано, что ассимиляция растительных тканей меняется в пределах 2 – 38%, а животных тканей – в пределах 38 – 51%. Правда, переваривание растительной пищи существенно облегчается благодаря микросимбионтам, обитающим в кишечнике насекомого. В некоторых случаях реальной пищей фитофага являются не сами растительные ткани, а грибы и другие микроорганизмы внутри или на поверхности растения.

Состав этого комплекса веществ примерно одинаков у всех растений, но концентрации отдельных компонентов могут существенно различаться. Концентрация пищевых веществ может несколько возрасти в растениях под влиянием стресса, например в результате длительной засухи. Это является одной из причин массовых размножений фитофагов в засушливые годы.

Другая группа химических веществ – это, так называемые, вторичные вещества. Они не являются обязательными продуктами метаболизма растений. Большинство из них специфично только для определенных видов растений. Правда, все же не имеется четкой границы между первичными и вторичными веществами. Известно более 100 000 химических соединений, которые могут

быть причислены к вторичным веществам. Все они не имеют пищевой ценности для насекомых. Некоторые из этих веществ давно известны и широко используются человеком. Приведем далее основные группы вторичных веществ.

*Алкалоиды* (никотин, папаверин, кокаин, стрихнин, хинин, кофеин и другие). Некоторые из этих веществ являются пищевыми детеррентами или токсинами для насекомых.

*Терпеноиды и стероиды* – самая большая группа вторичных соединений. Гераниол, лимонен, пинен и некоторые другие вещества определяют характерный запах растения и могут служить аттрактантами для насекомых, питающихся растениями этого вида. С другой стороны, некоторые из веществ этой группы являются пищевыми детеррентами. Таковы сапонины, которые также могут выступать как ингибиторы протеазы, т.е. затруднять пищеварение у фитофагов. Некоторые растения, особенно папоротники и голосеменные, продуцируют экдостероиды. Их концентрация в растении может быть в 5 раз выше, чем концентрация этих гормонов в насекомых. Поэтому такие вещества являются прекрасной защитой против большинства фитофагов. К той же группе веществ принадлежат фитогормон гибберелин и токоферолы (например, витамин E). Сескитерпены, обнаруживаемые на поверхности листьев томатов, являются очевидной защитой от фитофагов. Удаление этих веществ путем обмывания листьев в метаноле приводит к увеличению выживаемости гусениц *Spodoptera exigua*.

*Фенолы* включают в себя группу флавоноидов. Например, такие вещества как лютеолин и антоциан, определяют окраску лепестков цветка. Некоторые вещества из этой группы являются пищевыми детеррентами, но они же могут быть использованы специализированными по питанию фитофагами для распознавания своего кормового растения. Широко распространены и относящиеся к этой же группе вещества – танины. Они существенно снижают активность ферментов у насекомых, так как химически связывают белки и насекомые не способны переварить их в своем кишечнике.

*Глюкозинолаты* – это глюкозиды, присутствующие в горчичном масле. Такие вещества типичны в основном для крестоцветных растений и служат очень сильными пищевыми стимуляторами для видов, питающихся ими. Среди этих веществ особенно известен синигрин, который, как известно, стимулирует питание листогрызущих насекомых даже совершенно непригодными для переваривания субстратами, например бумагой. Для многоядных фитофагов эти же самые вещества препятствуют питанию и могут быть токсичными.

*Цианогены* – вещества, которые при повреждении растительных тканей генерируют очень токсичную синильную кислоту. Так, хорошо известно, что смятые листья черемухи имеют характерный запах этого вещества.

Таким образом, многие вторичные вещества могут быть дистантными репеллентами, ингибиторами процесса питания и/или пищеварения, а в ряде случаев являются даже токсинами. Однако одновременно те же самые вещества могут быть аттрактантами и стимуляторами питания или откладки яиц у других видов. Поэтому более правильно рассматривать вторичные вещества в растениях как регуляторные механизмы при взаимодействиях растения со всеми его окружающими организмами. Эти вещества ограничивают количество видов насекомых, питающихся на растении. Интересно, что растения, зараженные некоторыми эндофитными грибами, продуцирующими алкалоиды, оказываются ядовитыми для листогрызущих насекомых. Сами растения мало страдают от этих грибов.

Концентрация вторичных веществ в растении зависит от условий, в которых произрастают растения. В благоприятных для них местах растения развиваются быстро и их ткани содержат лишь небольшое количество алкалоидов и цианогенов. Такие растения мало нуждаются в физической или химической «обороне», так как они способны быстро компенсировать вред, нанесенный им фитофагами. В частности, быстро растущие листья содержат меньше таннинов, чем медленно растущие.

Подчеркнем, что исследование особенностей растения, препятствующего

щих их повреждению фитофагами, имеет также большое практическое значение в связи с селекцией устойчивых сортов.

### **6.5. Изменение химического состава растений под влиянием насекомых.**

Повреждения, наносимые насекомыми, обычно приводят к увеличению концентрации вторичных веществ в тканях растения, например никотина в листьях растения табака, таннинов в листьях дуба и фенолов в листьях березы. Растения картофеля и томатов реагируют на питание на них колорадских жуков увеличением концентрации ингибиторов протеиназы. Интересно, что даже искусственное повреждение листы березы тоже отрицательно влияет на развитие и размножение некоторых бабочек – пядениц. Подобные взаимодействия, очевидно, могут быть существенными регуляторами, препятствующими массовому размножению фитофагов и поддерживающими общий баланс в экосистеме.

По-видимому, взаимодействие внутри самого комплекса членистоногих (регулирующее влияние хищников и паразитов) обычно оказывается более значительным. Если же роль энтомофагов в регулировании численности фитофага невелика, изменения пищевого субстрата в результате питания фитофагов становятся основным фактором, сдерживающим размножение последних. Так, для листовенничной моли *Coleophora sibiricella* было показано, что массовое размножение этой бабочки приводит к такому биохимическому изменению хвои, которое резко снижает как выживаемость гусениц, так и плодовитость бабочек.

Описан пример еще более резких взаимодействий между фитофагом и растением, напоминающим взаимосвязь между популяциями хищника и жертвы. Гусеницы бабочки *Tyria jacobaea* могут почти полностью уничтожить популяцию их кормового растения – крестовника (*Senecio jacobaed*). В результате из-за отсутствия корма популяция бабочки почти сводится на нет. За несколько лет популяция крестовника восстанавливается и после этого опять начинает возрастать численность бабочек. Период таких колебаний численности этих двух связанных друг с другом популяций занимает не-

сколько лет, причем максимум численности яиц, откладываемых бабочками, имеет место через 1-2 года после максимального расцвета популяции крестовника.

Важно подчеркнуть, что изменения биохимического состава растительной ткани под влиянием питания фитофагов не являются специфическими. Такие же изменения могут быть вызваны механическим повреждением растения или засухой. При этом не только увеличивается концентрация вторичных соединений, но также возрастает пищевая ценность растения. Засуха приводит к увеличению содержания в тканях таких веществ как аминокислоты, а в результате она может стимулировать массовое размножение фитофагов. Противоречие между повышением концентрации отрицательно действующих на насекомых вторичных соединений и одновременным увеличением пищевой ценности растения приводит в результате к разным общим реакциям популяций фитофагов на растения, подверженные стрессу. Насекомые, делающие ходы в растительных тканях, а также сосущие насекомые обычно воспринимают эти изменения состояния растений в целом как положительные, а членистоногие, образующие галлы, и грызущие листья чаще чувствуют себя хуже на таких растениях.

Вторичные соединения, выделяющиеся из растения при его повреждении фитофагом, могут быть также сигналами для других организмов. Имеются отдельные сообщения о том, что летучие вещества, дополнительно испускаемые растением при повреждении фитофагом, могут восприниматься рядом стоящими растениями того же вида. Такие вещества являются сигналом опасности и соседние растения повышают концентрацию вторичных веществ, например фенолов, в своих тканях еще до прихода фитофагов. Такая информация получена только для древесной растительности. К сожалению, травянистые растения в этом отношении, по-видимому, не исследованы.

Если такая коммуникация между растениями пока еще только подвергается сомнению, то особая привлекательность растений, повреждаемых фитофагами, для хищников и паразитов хорошо доказана. Образно говоря, рас-

тение как бы зовет энтомофагов на помощь. Важно отметить, что эти сигнальные летучие вещества нередко отсутствуют в неповрежденном растении и вырабатываются только как реакция на повреждение фитофагом. Так, растения *Phaseolus lunatus*, зараженные паутиным клещом *Tetranychus urticae*, продуцируют особые вещества – терпеноиды, которые не обнаруживаются в здоровом растении. С помощью ольфактометров было четко показано, что именно эти терпеноиды активно привлекают хищных клещей *Phytoseiulus persimilis*. Механически поврежденные растения тоже могут привлекать хищных клещей, но не в такой степени как поврежденные паутиным клещом. Сходным образом, паразитические мухи *Cysenis albicans* находят своего хозяина – гусениц зимней пяденицы *Operophtera brumata* по запаху поврежденных ими листьев. Правда, к чисто растительным источникам этого запаха может примешиваться еще и отрыжка гусениц. Не исключено, что такой механизм привлечения энтомофагов играет большую роль в естественной устойчивости агроэкосистемы.

#### **6.6. Приспособления фитофагов к вторичным соединениям.**

Фитофаги регулируют свой жизненный цикл и меняют свое размещение на растении с тем, чтобы по возможности избежать вредного для них воздействия вторичных веществ. Так, гусеницы бабочки пяденицы *Operophtera brumata* могут питаться только молодой весенней листвой дуба. Более зрелые листья этого дерева содержат слишком много для них таннинов. Некоторые личинки, минирующие листья, питаются только губчатыми тканями – мезофильными клетками листвы и не трогают верхние палисадные слои. Показано, что в палисадном слое 38% сухого веса составляют сапонины, в то время как в оставшейся части листа содержание этих веществ – не более 1,3%.

В некоторых случаях растительноядные насекомые способны при питании избегать мест в тканях растения, где концентрация вторичных веществ особенно высока. Так, сосущие насекомые-фитофаги, проникая хоботком вглубь растения, обходят такие места и добиваются своими стилетами до фло-



эмы или же ксилемы, где концентрация этих веществ очень мала. В других случаях слюна, выделяемая насекомыми, способна разрушать некоторые из вторичных веществ. Вредное действие таннинов может быть также нейтрализовано высоким рН в кишечнике насекомого.

Ряд насекомых способен использовать едкие или ядовитые вторичные вещества кормового растения для своих собственных целей. Благодаря этому, насекомые становятся токсичными или несъедобными для своих естественных врагов. Подобным же образом может быть использована и смола растений. Так, личинки пилильщиков, питающихся на хвойных деревьях, накапливают в себе смолу и выплевывают ее на приближающихся хищников или паразитов. Таннины, содержащиеся в дубовых листьях, тормозят рост и развитие насекомых. Однако гусеницы непарного шелкопряда, питающиеся дубовыми листьями с высоким содержанием таннинов, более устойчивы к бакуловирусным инфекциям.

Не все вещества, которые насекомые заимствуют у растений, ядовиты или вредны для энтомофагов. Так, гусеницы некоторых бабочек, например бражников, приобретают окраску благодаря сохранению в кожных покровах хлорофилла и каротиноидов, взятых из кормовых растений.

### **6.7. Опорные структуры растения, смолы и питание насекомых.**

Опорные структуры растений представлены в основном целлюлозой, которая может механически защищать растение от повреждений. Особенно этот эффект выражен у семян растений. Далеко не всякое насекомое способно прогрызть скорлупу ореха. Широко известно, что внедрение панцырных сортов подсолнечника, в семена которых гусеница подсолнечниковой огневки (*Homoeosoma nebulellum* Нв) не в силах проникнуть, спасло эту культуру в СССР.

Показана отрицательная корреляция между уровнем грубости ткани листа, с одной стороны, и привлекательностью для фитофагов и скоростью развития последних, с другой. Смола и млечный сок иногда затапливают ходы, сделанные насекомыми внутри ствола. Эти же вещества приводят к тому,

что у насекомого склеиваются челюсти, крылья и лапки или насекомое целиком приклеивается к субстрату. Мы отмечали выше, что массовое размножение фитофагов, возникающее под влиянием засухи, связано с повышенной концентрацией питательных веществ в растительных тканях. Однако возможна и другая причина массового размножения фитофагов на хвойных растениях – снижение давления смол в растительных тканях.

## **Лекция 7. Формирование и пространственное распределение энтомофауны агроландшафта**

### **7.1. Формирование комплекса членистоногих агроэкосистемы.**

Членистоногие, заселяющие пространство агроценоза, безусловно, существовали и в дикой природе до появления человека. Формирование комплекса членистоногих на поле – довольно сложный процесс. При распашке целинной степи членистоногие, в основном, погибают или уходят на оставшиеся места со степной растительностью. Причины их гибели следующие: изменение структуры почвы, ее температурного и влажностного режима, исчезновение кормовых растений, как центров консорциев, а также воздействие агротехнических приемов.

Ряд членистоногих всё же приспособляются к жизни на посевах. Среди них виды, размножающиеся вне пределов поля, но мигрирующие на дальние расстояния и охотно питающиеся культурными растениями (многие саранчовые), насекомые, мигрирующие на зиму на опушки леса или на обочины поля, например, клоп-черепашка, листоед-пьявица и значительная часть хищников и паразитов, обитатели взрыхленных грызунами почв и растений на этих местах (многие клопы и листоблошки, такие важные вредители, как пластинчатоусые жуки *Anisoplia austriaca* Hbst, *Pentodon idiota* Hbst, озимая совка *Agrotis segetum* Schiff.). На полях оказываются также насекомые, предпочитающие изреженный травостой: жужелицы *Poecilus cupreus* (L.) и многие виды родов *Harpalus* и *Amara*, шелкоуны родов *Melanotus*, *Agriotes*, чернотелки *Opatrum sabulosum* L. Часто встречаются и насекомые, зимующие в многолетних или озимых растениях, а также в растительных остатках (двукрылые *Oscinella*, *Chlorops*, *Mayetiola*).

Таким образом, фауна поля формируется в основном за счет местных видов. Так, при вспашке целинных земель в Казахстане в 50-е годы доминантными видами на пшенице оказались: пшеничный трип *Haplothrips tritici* Kurd., серая зерновая совка *Hadena sordida* Vkh., сибирский остроголовый клоп *Aelia sibirica* Reutt., хлебная полосатая блоха *Phyllotreta vittula*

Reutt). Все эти олигофаги обитали до распахания на степных злаках. Резкое увеличение пищевых ресурсов и более высокая пищевая ценность культурной пшеницы, по сравнению с зернами диких злаков, явились причиной небывало массового размножения серой зерновой совки в первые годы освоения целины. По-видимому, в это время произошло «ускользание» этого вида из-под пресса паразитов и хищников. Однако через 5-6 лет возделывания пшеницы на целинных землях возник новый уравновешенный комплекс насекомых. При этом значительно увеличилось число видов насекомых на полях, снизилась их суммарная численность, возросло видовое разнообразие и количество энтомофагов. Таким образом, местные виды хищников и паразитов быстро приспособились к сдерживанию популяции этой совки в новых условиях на низком уровне. Следует сравнить с последним процессом еще далеко не закончившееся за много десятилетий становление комплекса энтомофагов у такого важного завезенного из Америки вредителя, как колорадский жук.

В случае распашки целинных земель, лежащих поблизости от давно окультуренных, происходит постепенное заселение новых посевов без каких-либо вспышек массового размножения. Это явно связано с наличием там устойчивого комплекса членистоногих агроэкосистемы.

На культурных растениях обычно поселяются местные олигофаги и полифаги. Если же растение чуждо местной флоре, его фитофагами становятся только многоядные насекомые. Примерно так происходит заселение лесопосадок. Заметим, что переход насекомых на новые для них растения осуществляется очень постепенно, что, по-видимому, связано с выработкой новых пищевых рас.

## **7.2. Историческое становление комплекса членистоногих агроэкосистемы.**

Несколько сложнее обстояло дело при распаханности новых участков в лесной зоне России. Здесь, казалось бы, исходно таких открытых мест, которые могли бы поставлять насекомых для полей, практически нет. Действи-

тельно, сукцессия растительных сообществ на этой широте всегда приводит к появлению леса. Зброшенные поля через определенное время заселяются древесной растительностью. Без вмешательства человека, уничтожающего эту растительность, все пространство суши должно быть занято лесом. Однако же на полях мы, действительно, видим большой комплекс растений и животных открытых пространств. Помимо членистоногих, здесь следует вспомнить, например, о птицах, таких как полевой жаворонок и перепел.

Люди появились на Среднерусской равнине около 20 тысяч лет назад. Это конец плейстоцена – ледникового периода. В это время ландшафт был совершенно иным. Гигантские горы льда поднимались над долинами. Летом они постепенно таяли, освобождая значительные пространства суши, бывшие под ними. Конечно, на этих пространствах растительность сначала полностью отсутствовала. Мощные потоки воды, образующиеся при таянии льда, размывали почву. Именно в это время возникли необычайно широкие долины таких относительно небольших в наше время рек как Москва-река и Клязьма. Поблизости от воды в низинах рос лес, во многом сходный с современным. На плакоре же оставались громадные пространства, занятые травянистой растительностью, так называемая, тундростепь. Её заселение древесной растительностью было маловероятным из-за очень умеренного количества осадков. Климат в то время был исключительно сухим, во-первых, по тому, что ледники вобрали в себя громадное количество воды и площади морей и океанов существенно уменьшились, во-вторых, горы льда «забирали» на себя влагу из воздуха (подобно морозилке холодильника). В то время древесная растительность также интенсивно уничтожалась крупными животными, населявшими равнину. Мамонты ломали деревья и отдельные ветви, съедая их листву, а шерстистые носороги объедали верхушки подроста и кустарники. Именно в это время, когда климат был сухим и холодным, образовалась фауна Средней полосы России. Сообщества тундростепи, по-видимому, были относительно устойчивыми, но рядом с ними должны быть существовать участки, иногда обширные, с изреженной растительностью или совсем без

неё, местами с взрыхленной почвой. На плакоре таковыми были колонии степных грызунов, а также места с интенсивным вытаптыванием копытными животными. Ниже в долинах, благодаря мощной водной эрозии, возникали многочисленные речные размывы грунта и сбросы. Мы уже упоминали выше об обширных пространствах, лишенных растительности, остававшихся после отступления ледников, долговременного или сезонного. На всех таких участках возникали пионерные сообщества растений и соответствующие ему комплексы членистоногих. Потом там полностью проходила флористическая сукцессия, а иногда они вновь размывались водой или покрывались льдом. Соответственно, им необходимо было постоянно искать новые, пригодные для пионерной растительности и комплекса животных участки, поэтому здесь выработалась r-стратегия, характеризующаяся, прежде всего, высокими миграционными способностями и большой плодовитостью. Так сформировался комплекс сорняков, а с ними вместе комплекс вредителей, уже заранее нацеленный на любые, благоприятные для них растения, а с ними вместе комплекс их паразитов и хищников.

Неоднократно подчеркивалось, что большинство вредителей является r-стратегиями, поэтому энтомофаги буквально не успевают сдержать размножение фитофагов и агроэкосистема оказывается очень неустойчивой. Вероятно, это лишь констатация ситуации, имеющей место в наше время на полях, благодаря варварскому отношению человека к природе. К питанию фитофагами r-стратегиями приспособлены многие массовые и быстро размножающиеся хищники и паразиты. Типичные обитатели мест с разреженной растительностью, например такие жуки-жужелицы как *Poecilus cupreus* и пауки семейства Lycosidae, успешно заселяют поля и процесс приспособления хищников и паразитов к сельскохозяйственным угодьям, по-видимому, идет и в настоящее время, потому что большие распаханые пространства появились в России только, начиная с XVIII – XIX вв. Задача защиты растений в настоящее время – максимально способствовать этому процессу, создавая оптимальные условия для энтомофагов.

По-видимому, жизнь в агроландшафте приводит к определенным эволюционным изменениям морфологии и физиологии. Так широко распространенная жужелица *Poecilus cupreus* в Подмоскowie, как правило, не способна к полету, летают очень немногие особи этого вида. В то же время в Мордовии, которая находится не так уж далеко от Подмоскowie, летающие жуки этого вида попадаются очень часто. Не исключено, что на землях, регулярно распаханых на протяжении столетий, способность к полету утрачивается. В нем нет необходимости – открытые полевые пространства всегда присутствуют на одних и тех же местах. В Мордовии же земли были освоены значительно позже и жуки еще не успели к этому приспособиться. Можно предположить, что по той же причине в значительной степени утратил полет другой массовый вид жужелиц *Harpalus rufipes*, тоже типичный для нарушенных биотопов. По-видимому, оба эти вида до появления распаханых пространств были r- стратегами. В дикой природе участки с нарушенным по различным причинам растительным покровом попадаются редко и из года в год на разных местах. Членистоногие, не обладающие способностью к активному полету или к пассивному переносу ветром, практически не могут их найти.

В принципе, потеря способности к полету типична для процесса доместикации животных. Яркий выраженный пример такого процесса – разводимый в неволе тутовый шелкопряд, бабочки которого уже на протяжении тысячелетий не могут летать. Однако разведение в лаборатории комнатных мух на протяжении даже нескольких десятков поколений приводит к появлению особей, почти потерявших способность к полету.

Как мы отмечали выше, r-стратеги благодаря своим миграционным способностям быстрее всего способны заселять местность после катастрофических воздействий. Так, во фруктовых садах, при обработке пестицидами резко повышается количество видов r-стратегов, которые постепенно сменяются K-стратегами.

### **7.3. Комплексы членистоногих в разных частях поля и на обочинах.**

Рассмотрим обилие массовых видов членистоногих в разных зонах по-

ля, на обочинах, а также в прилегающих биотопах за весь сезон суммарно. Минимальное количество видов клопов, жуков и пауков вылавливается в центре поля, независимо от географической зоны. Больше всего видов насекомых всех групп встречается на обочине. Как более подробно будет показано выше, практически все фитофаги, сначала заселяют края поля, но лишь отдельные виды позже оказываются наиболее массовыми в центре поля. К числу последних можно отнести клопа-черепашку, клопов *Lygus rugulipennis*, некоторых массовых тлей. Преимущественно остаются в краевой зоне листоеды разных видов *Phyllotreta* и *Oulema melanopus*. Примерно такую же картину распределения в поле показывают перепончатокрылые – хлебные толстоножки (*Eurytomidae*) на стерне яровой пшеницы.

Видовое богатство хищников также убывает от обочины к центру поля. Это очень четко прослеживается на примере пауков-герпетобионтов и пауков, заселяющих травянистый ярус, а также жужелиц и многих других форм.

Однако численность особей, собранных в разных местообитаниях, не всегда соответствовала этому правилу. Так, количество выкашиваемых сачком особей хищных клопов всех семейств действительно максимально на обочине и меньше всего в центре поля. Однако, в Краснодарском крае больше всего особей жужелиц было собрано ловушками в краевой зоне поля, а в Подмосковье – в центре поля. Некоторые жужелицы явно предпочитали для охоты центральную часть поля, как, например, массовый вид *Poecilus cupreus* в Московской области. В Австрии к этому виду присоединяется *Brachinus explodens*, а в Краснодарском крае – *B. elegans*. Как мы отмечали выше, пауков в Средней полосе России оказывалось на обочине всегда существенно больше, чем на краю поля. Но на юге России в лесополосах обилие пауков, пойманных как сачком, так и напочвенными ловушками, было максимальным. Важно отметить, что соотношение между результатами сборов герпетобионтных форм (жужелицы и часть пауков) на обочине и в центре поля было равно примерно 2-3, в то время как сборы пауков, обитающих на растительности в этих зонах, различались в 7-20 раз. Следовательно, герпе-



тобионты (обитатели поверхности почвы) значительно более равномерно распределяются в агроэкосистеме, чем хортобионты (обитатели травяного яруса). Последний вывод имеет очень большое значение для разработки экологического управления популяциями вредных форм. Наиболее уязвимыми, т.е. наименее обеспеченными хищниками-генералистами, оказываются надземные части растений в центральной зоне поля. Именно в этой части поля достигается максимальная плотность популяций и начинается вспышка массового размножения большинства фитофагов-вредителей.

#### **7.4. Сезонные изменения размещения членистоногих в пределах агроэкосистемы.**

Естественно, что каждый вид членистоногого имеет свою сезонную циклику, в результате чего наличие имаго или личинок на поле ограничено определенным временем. Кроме того, членистоногие большинства видов не остаются постоянно на поле, а мигрируют с него на обочину и в близлежащие биотопы с разнообразной растительностью или на соседние поля.

Возможны несколько причин таких миграций. Наиболее обычная из них – это трудности зимовки. Иногда миграции, особенно у крупных членистоногих, связаны с суточными изменениями абиотических факторов. Здесь особую роль могут играть различия в температуре поверхностного слоя почвы на обочине и на поле. Как уже отмечалось выше, изменения температуры на обочине заметно запаздывают. В итоге, членистоногие, весной покидая обочины в благоприятное время суток, остаются на поле, где теплее. Наоборот, осенью членистоногие, оказавшись на обочине, уже не покидают её, так как поверхность почвы на поле значительно холоднее. Однако сезонные миграции могут быть связаны также с различиями в освещенности и влажности воздуха.

Сезонные миграции могут быть нацелены на поиск мест размножения. Часто они вызваны трудностями, возникающими у членистоногих в связи с агротехническими мероприятиями, особенно обработкой поля пестицидами, или же поиском необходимого корма и/или убежищ.

Лишь немногие виды членистоногих способны перезимовывать на поле. Естественно таких возможностей больше в южных районах. Так, несомненно, всю зиму проводят на поле имаго клещей-краснотелок в Краснодарском крае. По-видимому, на поле с озимыми культурами в южных районах также способны перезимовывать пауки семейств Araneidae, Tetragnathidae и Thomisidae. Пауки-волки Lycosidae способны зимовать на полях, по-видимому, в любых географических районах и независимо от сельскохозяйственной культуры. В поле на озимых культурах могут перезимовывать яйца, личинки, куколки некоторых растительноядных двукрылых. Ряд паразитических перепончатокрылых, а также некоторые жуки, особенно Staphylinidae, также способны перезимовывать на поле в растительных остатках. Возможности зимовки, по-видимому, расширяются на полях с многолетними травами. Однако даже на озимых посевах почва зимой промерзает гораздо интенсивнее, чем на обочинах, покрытых травянистой растительностью, и в примыкающих к полю естественных биотопах. Многие зимующие насекомые погибают от холода при снижении температуры субстрата, в котором они находятся ниже - 7,5 градусов. Экспериментально показано, что выживание жужелиц и стафилинид в зимнее время минимально на местах, лишенных растительности. Остатки прошлогодней травянистой растительности, гниющая листва и древесная труха особенно благоприятны для зимовки, так как колебания температуры здесь существенно сглажены.

#### **7.5. Суточные миграции членистоногих.**

Хорошо летающие или способные к быстрому передвижению насекомые могут мигрировать на поле и обратно с обочин и из окружающих биотопов в зависимости от времени суток. Так, показано, что крупные кузнечики день проводят на опушке близлежащего леса, а вечером переходят на поле. Подобным же образом мигрируют некоторые сверчки, которые ночью выходят из леса на поле, а утром возвращаются назад и прячутся в лесной подстилке. Как мы отмечали ранее, сходные миграции могут иметь место у жужелиц, которые выходят для охоты на обильное пищей поле, но не находят

там подходящих мест для укрытий на время покоя. Именно недостаток укрытий в поле может служить причиной слабого заселения его центральной части хищниками-герпетобионтами. Последнее более очевидно на полях большого размера.

Иногда суточные миграции ограничиваются перемещением из почвы или из нижнего яруса растительности в верхний. Только днем на верхних листьях растений находятся имаго и личинки жуков-короедов и личинки златоглазок. В это же время наверху можно найти яйцеедов-теленормин. Наоборот, в основном в сумерки и ночью на верхних листьях растений оказываются личинки цветочной мухи *Melanostoma mellinum* L. и имаго златоглазок, клопы-черепашки. После захода солнца ухвертки поднимаются на растения. Более сложный пример суточных миграций в пределах растений обнаружен при изучении поведения большой хлопковой тли *Acyrtosiphon gossipii* Mordv. Поздним утром тли сидят на верхушечных листьях хлопчатника и легко попадают в сачок при кошении, в середине же дня, когда температура воздуха летом в Туркмении достигает до 40 градусов, тли спускаются по растению вниз и часть тлей прячется в трещинах почвы. К вечеру с понижением температуры тли опять могут подниматься на верхушечные более прогреваемые солнцем листья. Вечером, после захода солнца, тли переходят на центральный стебель и постепенно передвигаются вверх. В это время транспирация прекращается и вместе с этим останавливается в стебле ток холодной влаги из почвы. Ранним утром до 80% тлей концентрируется на верхушке стебля в точке роста, образуя как бы единую гроздь. В точке роста температура в это время на несколько градусов выше температуры окружающего воздуха. Следовательно, учеты многих насекомых с помощью сачка могут показать совершенно разные результаты в зависимости от времени суток.

#### **7.6. Миграции, вызванные другими причинами.**

Как отмечалось выше, иногда имеют место миграции в связи с поиском мест размножения. Например, бабочки кукурузного мотылька спариваются только на обочинах поля. Обработки гербицидами, по-видимому, не вы-

зывают существенных миграций с поля, но пестициды, например децис, приводит к массовой миграции с полей на обочины хорошо летающих видов жужелиц, таких как *Anchomenus (Agonum) dorsalis* (Pont.) и жуки-бомбардиры рода *Brachinus*. Не исключено, что имаго многих видов фитофагов тоже не погибают при применении пестицидов, а улетают или уходят на другие поля. Возможно, что многие жужелицы после уборки урожая или распашки поля тоже перемещаются на соседние поля, такие миграции установлены для многих зон, в т.ч. и Краснодарского края.

Естественно, что созревание и высыхание растений на поле приводит к миграциям растительноядных членистоногих. За ними следуют также более или менее специализированные паразиты и хищники. Особенно высока «мобильность» афидофагов: божьих коровок, цветочных мух сирфид и златоглазок. Хищники – генералисты более привязаны к определенному биотопу, но и они скапливаются в местах, где обильны фитофаги. Подчеркнем, что наличие пищи является лишь ограничивающим фактором, но не решающим. Во многих местах, заселенных потенциальной добычей, хищники и паразиты могут практически отсутствовать в силу неблагоприятного для них микроклимата.

### **7.7. Формирование комплекса членистоногих на протяжении сезона.**

Приведем здесь примеры, показывающие как формируется комплекс членистоногих на посевах озимой пшеницы на протяжении вегетационного сезона в Средней полосе России и на юге нашей страны.

Рассмотрим сначала поведение фитофагов. Многие из них заселяют поле весной с обочин (листоеды *Oulema melanopus* L., огородные блошки *Phyllotreta*, частично мухи разных видов *Oscinella*). По-видимому, несколько позже начинают мигрировать на поле тли и клопы-слепняки. Отметим, что значительная доля этих мелких форм может попадать на поле из биотопов, удаленных на десятки и даже сотни километров. В начале дня, особенно в весеннее время, восходящие токи воздуха подхватывают массу мелких насекомых: тлей, цикадок и мух, которые поднимаются на высоту в сотни метров и там подхватываются ветром. К вечеру восходящие токи ослабевают и этот

воздушный «планктон» начинает оседать вниз. Не исключено, что многие насекомые опускаются не на любые поверхности и, таким образом, избегают гибели в водоемах. Существенную роль в локализации таких мигрирующих насекомых играют ветроломы, которыми могут служить лесополосы, группы деревьев и кустарников, изгороди. В зоне затишья с подветренной стороны всегда скапливается большое количество насекомых.

Некоторые, часто относительно крупные фитофаги заселяют поле активно. Таковы, например клопы-черепашки, зимующие в лесной подстилке, как в лесополосах, так и в отдаленных лесах. Весной эти клопы предпочитают края поля. В дальнейшем происходит перераспределение этих фитофагов на поле. Так, тли *Macrosiphum avenae* F. в Краснодарском крае сначала заселяют в основном края поля, а потом пик их обилия в течение месяца постепенно смещается к центру поля, но, по-видимому, до самого центра (400 м от края) этот пик не доходит. Аналогичным образом происходит передвижение пика численности к центру поля у вредной черепашки. Если перезимовавшие имаго обнаруживаются чаще по краям поля, то клопы нового поколения оказываются преимущественно в его центре. Иная картина сезонного перемещения наблюдается у популяции клопа *Lygus rugulipennis* Poppr. и злаковых мух *O. pusilla* Meig. на небольших полях Подмосковья. Оба вида быстро заселяли поле, с начала мая, концентрируясь в его центре, но позже клопы оказывались равномерно распределенными по всему полю, в то время как мухи с конца мая стремились вообще покинуть поле, переходя на обочины. Мы показали выше, что энтомофаги – хортобионты, например пауки, значительно более обильны по краям поля, чем в его центре. Вполне возможно, что максимум численности массовых фитофагов оказывается в центре поля потому, что по краям эти фитофаги уничтожаются хищниками и паразитами. Подчеркнем, что сезонные изменения численности фитофагов в разных частях поля необходимо принимать во внимание при учетах и проведении мониторинга.

Далее остановимся на пространственной динамике хищников и паразитов. Клеши-краснотелки на юге России в массе встречаются в поле уже в

конце марта. Они явно там зимуют, так как их численность в это время наиболее высока в центре поля, т.е. в 400 м от его края. Позже численность краснотелок всюду снижается и уже в конце мая они редки.

Пауки могут перемещаться в течение сезона с обочин на поле как, например, подмосковные *Tetragnatha extensa* (L.) и *Xysticus ulmi* (Hahn.) Первый вид далее равномерно заселяет и все поле, и обочину, а второй распространяется почти только на края поля, а в центре этот вид относительно редок. Более южный вид пауков семейства Araneidae *Hypsosinga pygmaea* (Sund.) весной сразу же оказывается на поле, которое заселяет почти равномерно, но с небольшим преобладанием в центре. На обочины и в лесополосы этот вид не идет. По-видимому, эти пауки заселяют поле с помощью полета на паутинках осенью или весной. Второй же наиболее массовый в Краснодарском крае вид *Misumenops tricuspidatus* (Fabr.) ведет себя также как подмосковный *X. ulmi*, встречаясь в массе в лесополосе, в небольшом количестве на обочине и редко заходит на поле.

Очень распространены на поле в любом регионе пауки-волки Lycosidae, передвигающиеся, в основном, по поверхности почвы. Вполне возможно, что они способны зимовать на поле. Весной они в массе встречаются там, предпочитая изреженную растительность. Позже они уходят с поля на обочины, хотя растительность там более густая, чем на поле. Возможно, что это связано с пониженной влажностью и более высокими температурами на поле в летнее время.

Важнейший для устойчивости агроэкосистемы комплекс жужелиц также возникает на поле разными путями. Некоторые хорошо летающие жужелицы, например виды рода *Bembidion* и *Agonum muelleri* Hbst., сразу же заселяют все поле, причем последний вид предпочитает центр поля и практически отсутствует на обочинах. По-видимому, сходно поведение жуков-бомбардиров на юге России. Большинство жужелиц передвигаются в основном по поверхности почвы. Такие виды переходят на поле с обочин постепенно. Так, в Подмосковье *Poecilus cupreus* L. в апреле активен на обочинах

и постепенно переселяется на поле, явно предпочитая его середину. На полях большего размера в южной зоне России жуки этого вида тоже в основном держатся на поле, хотя центр поля заселяется ими относительно мало. Другой массовый вид *Harpalus rufipes* Deg. в Подмоскowie проявляет два пика численности в течение вегетационного сезона. Первый пик – с конца мая до середины июня – имеет место в основном на обочинах и в прилегающих биотопах (перезимовавшие жуки), а второй (по-видимому, жуки нового поколения) – в центре поля и на его краях (с конца июля до середины августа). В Краснодарском крае пик численности этого вида наблюдался только в начале июля – перед уборкой пшеницы, этот пик явно соответствует второму пику в Подмоскowie. Заселение поля здесь идет с обочин. Этот вид начинает переходить на поле только в конце весны и постепенно заменяет *P. cupreus*. Предпочтение им центра не так резко выражено, как у предыдущего вида.

Большие различия в распределении разных видов жужелиц отмечены на полях озимой пшеницы в Венгрии. Так, жуки *Amara tricuspidata* Dejean предпочитают само поле, *Calathus fuscipes* (Goeze) – лесополосы, *Harpalus serripes* (Quensel) – полевые обочины, а *Harpalus tardus* (Panzer) – и лесополосы, и обочины. Полевые виды жужелиц зимуют, как правило, на обочинах, или же на островках дикой растительности на самом поле, т.е. там, где условия для зимовки более благоприятны.

Все жуки-стафилины заселяют поле сразу же благодаря их прекрасному полету. Большая часть видов этого семейства концентрируется на обочинах, лишь редко оказываясь на краях поля. Однако в Средней полосе России есть группа видов, предпочитающая центр поля: *Philonthus fuscipennis* Mann., *Ph. rotundicollis* Men., некоторые виды подсемейства Aleocharinae и *Tachyporus hypnorum* F. Все эти виды наиболее активны в начале и середине лета.

Хищные клопы семейств Anthocoridae и Miridae проникают на поле с его обочин. Такие же миграции наблюдаются у представителя семейства Nabidae – клопа *Nabis (Reduviolus) ferus* L. Эти клопы летом держатся в основном на краях поля, но более обильны на его обочинах.

Среди афидофагов, златоглазки и цветочные мухи держатся, в основном, на краях поля, в то время как жуки-коровки, отличающиеся особенно высокой способностью к миграциям, легко заселяют центральную часть. Однако присутствие коровок на поле существенно зависит от количества уже имеющихся там колоний тлей.

В Венгрии также было показано, что златоглазки и гемеробы мигрируют на поле с окружающей его дикой растительности. Аналогичным образом цветочные мухи зимуют на участках, занятых древесной растительностью, а в начале сезона могут заселять поле.

Таким образом, естественная устойчивость комплекса членистоногих, а вместе с ним и агроэкосистемы в целом, определяется наличием на обочинах и в прилегающих биотопах достаточного количества хищников и паразитов, способных заселять поле. Если мы научимся управлять численностью популяций этих объектов или, хотя бы, облегчить им заселение поля, защита растений без использования химических пестицидов может стать реальностью.



## ***Лекция 8. Развитие концепции защиты растений и формирование представлений об экологизированной защите растений***

### **8.1. Необходимость защиты растений и «пестицидная опасность».**

Число людей на земном шаре продолжает возрастать, следовательно, каждый год требуется все больше пищевых продуктов. Уже в середине 80-х годов XX века было распахано не менее 70 млн. км<sup>2</sup>, т.е. около 10% всей суши. Под сенокосение и пастбища было занято примерно 30 млн. км<sup>2</sup>. В зонах, наиболее благоприятных для земледелия, например во многих районах Китая, Индии, в южной России, распахано до 95% земли. Казалось бы, некоторое увеличение площади пахотных земель еще возможно за счет оставшихся местами тропических лесов. Но, как показывает опыт, это часто приводит к экологической катастрофе – мощнейшей эрозии почв и возникновению на месте бывшего леса бесплодной пустыни даже при избытке там воды.

Более того, в настоящее время во всем мире снижается площадь распаханных земель из-за необходимости их отторжения для других целей или из-за эрозии и засоления. В сочетании с ростом народонаселения территория, занятая под пашню, урожаем с которой надо прокормить одного человека, в 2000 году была равна 1990 м<sup>2</sup>, а в 2010 году – 1800 м<sup>2</sup>. Согласно данным ООН, только в развивающихся странах страдает от голода не менее 780 миллионов человек.

Следовательно, остается единственная возможность для выживания человечества – это интенсификация сельского хозяйства. При так называемом «деревенском» земледелии, когда химические удобрения и пестициды не употребляются, а поля небольшого размера окружены естественными биотопами, какой-либо ущерб окружающей среде и здоровью человека практически отсутствует. При интенсивном же земледелии в большом количестве используются неорганические удобрения, гербициды и пестициды, а поля громадных размеров смыкаются друг с другом. В результате отрицательное воздействие сельского хозяйства на природу не уступает промышленному.

Хотя загрязнение среды химическими пестицидами в мировом масшта-

бе все же несколько меньше промышленного, пестициды и продукты их разложения быстрее всего оказываются в пище человека, а также со стоками проникают в водоемы. Промышленное загрязнение обычно более или менее локально, загрязнение же пестицидами охватывает целиком всю площадь сельскохозяйственного района. В некоторых местах, особенно там, где выращивается хлопчатник, многократно обрабатываемый пестицидами, они приводят, как это было в Средней Азии, к массовым заболеваниям печени, многочисленным случаям выкидышей и тератологии (рождению уродов).

Согласно расчетам, в мире почти треть урожая пропадает из-за болезней растений и деятельности фитофагов, прежде всего, членистоногих. По данным разных авторов последние губят примерно 12-16% урожая. Следует подчеркнуть, что таковы потери при использовании во всех странах мира мощных современных средств защиты растений. Впрочем, как будет показано далее, в ряде случаев потери урожая связаны именно с применением этих средств и без них урожай мог бы быть больше.

Избыточное употребление пестицидов вызвано рядом субъективных и объективных причин, прежде всего психологией человека, занятого сельскохозяйственным производством. Вполне естественно, что после затраты огромного труда на выращивание растений очень трудно спокойно созерцать, как насекомые пожирают эти растения. Во всем мире производители сельскохозяйственной продукции уверены, что без пестицидов нормальный урожай не может быть получен. Обработка поля пестицидом как бы дает гарантию сохранности урожая.

Случаи, когда химические пестициды в итоге приводят к существенной потере урожая, по-видимому, широко распространены, но малоизвестны. Например, в Юго-восточной Азии обычно проводится химическая обработка полей риса от огневков, которые при массовом размножении вызывают очень хорошо заметные повреждения растений. Такая обработка губит вместе с вредителями и энтомофагов. В итоге, в массе размножается бурая цикадка *Niloparvata lugens* Stal., повреждения от которой почти не заметны, а урожай

может полностью пропасть. Через месяц после однократного применения пиретроидов в садах численность растительноядных клещей увеличивается в 2-3 раза, в то время как обилие акарифагов только возвращается к уровню, который был до обработки. Еще хуже ситуация при многолетнем и регулярном применении химических пестицидов. В таких садах остается всего 2-5 видов хищников, а их эффективность - не более 5 %. Естественно, что при таком загрязнении не может быть и речи ни об экологически чистой продукции, ни об использовании естественных паразитов и хищников для защиты урожая.

Итак, как правило, применение химических пестицидов в результате гибели естественных энтомофагов приводит к необходимости повторных обработок (здесь четко просматривается аналогия с наркоманией). Во многих случаях кажется очевидным, что гораздо выгоднее и проще отдать фитофагам небольшую часть урожая и не покупать дорогостоящие пестициды. Но на это очень трудно решиться, особенно при отсутствии биологического или экологического образования. Как известно, многие фермеры в Австралии охотно оплачивают компьютерную службу защиты растений, но все же иногда обрабатывают поля пестицидами вопреки рекомендациям – на всякий случай.

Кроме того, избыточное потребление пестицидов вызвано активностью химических фирм. Для доказательства этого достаточно только взглянуть на журналы с цветными красочными обложками и рекламными вкладышами. Не исключено, что фирмы используют как дозволенные, так и недозволенные средства для повышения своих доходов. Этому же способствует усиленно поддерживаемый миф о полной безвредности многих пестицидов, по крайней мере, для человека и теплокровных животных. Известно, что некоторые энтузиасты даже демонстративно ели ДДТ ложками, чтобы доказать всем его полную безопасность. Теперь, после многолетнего опыта, стало ясно, что любые пестициды опасны для всех животных (и для человека тоже), но их эффект может быть существенно отсрочен.

По-видимому, невозможно создать пестицид только для одного вида.

Следовательно, он всегда наносит ущерб энтомофагам, а если не непосредственно им, то их альтернативным жертвам и хозяевам, т.е. фитофагам, не вредящим культурным растениям, но дающим энтомофагам возможность существовать, когда на поле еще или уже нет вредителей. В ряде стран правительства субсидируют производство и продажу пестицидов, не контролируя их применение. Возможно, что, благодаря этому, иногда повышается валовой сбор продуктов. Однако никто не сравнивает эту прибыль с ущербом, наносимом здоровью людей и природе. В некоторых высокоразвитых странах, таких как, например, Швеция, Дания, Нидерланды и США, приняты законы, ограничивающие применение пестицидов.

В интегрированной защите растений вспышка массового размножения вредителя может быть погашена практически только с помощью химических средств. Однако в пределах той же интегрированной защиты существует ряд методов, которые сдерживают рост численности вредных фитофагов или же снижают их вредоносность. Таковы, например, агротехнический метод, селекция устойчивых к повреждению или репеллентных для насекомых растений, генетический метод, дезориентация самцов фитофагов с помощью искусственных феромонов, выпуск искусственно разведенных энтомофагов, микробиологические препараты, некоторые биологически активные вещества и т.д. Иногда эти средства, как, например, селекция устойчивых к повреждению растений, дают исключительно высокий эффект. Чаще же их оказывается недостаточно для сохранения урожая.

Даже после применения химических средств защиты на поле и в саду через какое-то время можно обнаружить хищников и паразитов, уничтожающих вредных фитофагов. Таким образом, сама природа стремится к восстановлению равновесия в комплексе членистоногих и, таким образом, подсказывает нам лучший способ сохранения урожая, причем этот способ не наносит вреда ни окружающей среде, ни человеку. Очевидно, что и наши усилия также должны быть направлены на сохранение и поддержание комплекса членистоногих как на самом поле, так и за его пределами. Это приведет к

увеличению количества энтомофагов, повышению устойчивости агроэкосистемы и всего агроландшафта в целом и в результате сведет на нет возможность массового размножения вредных видов. Такая защита растений должна быть основана на экологических принципах и ее методы во многом будут соответствовать целям охраны природы. Использование же химических пестицидов будет допустимо только лишь в исключительных случаях и только с разрешения специально подготовленного эксперта – эколога.

Последнее, что необходимо здесь подчеркнуть – это относительность понятия «вредитель». Во-первых, при небольшом количестве фитофагов урожай нередко повышается благодаря умеренному разреживанию посевов, увеличению интенсивности физиологических процессов в тканях растений и снижению количества генеративных органов растения, которые в отсутствие вредителей осыпаются сами. Растение как бы заранее рассчитано на умеренное повреждение вредителем.

Во-вторых, надо учитывать все стороны воздействия вредителей на природу и хозяйственную деятельность человека. Например, гусеницы зеленой дубовой листовертки, при массовом размножении этого вида, съедают молодую листву дуба, в результате чего пропадает годовой прирост древесины. Можно сделать вывод, что эта листовертка – явный вредитель. Дубы позже покрываются новой листвой и не погибают. Но в конце весны и в начале лета на необычно ярко освещенном пространстве под дубами вырастает мощная травянистая растительность. Полученное сено может компенсировать убытки от потери древесины. Кроме того, значительная часть питательных веществ в составе экскрементов гусениц попадает на почву под дубами и способствует их росту в последующие годы.

В третьих, известно, что многие фитофаги, способные питаться на культурных растениях, прежде всего, уничтожают сорняки. Поэтому не исключено, что польза от них может быть значительно больше вреда.

Итак, защита растений и охрана природы – совсем не антагонистические стороны деятельности человека. В будущем их задачи сольются друг с

другом, и природа сохранится во всем ее многообразии.

## **8.2. Историческая эволюция стратегии защиты растений.**

Защита растений – составная часть растениеводства, поэтому ее стратегия определяется историческими изменениями культивирования растений. На протяжении XX века четко просматриваются определенные фазы в принципах культивирования сельскохозяйственных растений. Хотя эти фазы были описаны на примере хлопчатника, они наблюдаются и на других культурах. Естественно, что описанные ниже изменения не синхронны как для разных культур, так и в разных регионах.

1) Экстенсивная фаза, когда используются преимущественно традиционные сорта и, прежде всего, агротехнические способы защиты растений. Химические пестициды и неорганические удобрения применяются очень ограниченно. Урожайность в течение этой фазы относительно мала, но также минимален и ущерб окружающей среде.

2) Интенсивная фаза, когда резко увеличивается использование химических удобрений. Вводятся новые высокопродуктивные сорта, а также обладающие высокой токсичностью пестициды. При этом обработка проводится в жестко определенные календарные сроки и поэтому нередко оказывается чисто профилактической. Во время этой фазы резко повышается урожайность сельскохозяйственных культур, однако природе и здоровью человека наносится колоссальный ущерб.

3) Кризисная фаза, когда новые методы оказываются все менее эффективными, особенно в защите растений. Четко выявляется быстрое возрастание устойчивости (резистентности) вредных видов к пестицидам. Химическая промышленность стремится решить этот вопрос выпуском новых ядохимикатов. Увеличиваются как объемы, так и концентрации используемых средств защиты растений. В итоге, темпы роста затрат на защиту растений обгоняют темпы прироста сельскохозяйственной продукции в 4-5 раз. В принципе, очевидно, что любое средство защиты растений (в большей степени химическое и биосинтетическое) и в меньшей биологическое, помимо вы-

работки резистентности, уничтожает вместе с вредителями и другие виды членистоногих и, кроме того, загрязняет среду. В итоге, в течение этой фазы собственная устойчивость агроэкосистемы падает почти до нуля.

4) Фаза деградации культуры, когда производство становится нерентабельным. Хозяйства меняют набор возделываемых растений и часто разоряются.

5) Фаза возрождения культуры, которой соответствует сокращение объемов применения химических средств защиты растений и параллельная разработка управления агроэкосистемой с помощью биологических средств. Такая защита растений, тем не менее, еще противоречива, так как совмещает использование ядохимикатов, разрушающих устойчивость агроэкосистемы, и многочисленные средства, повышающие эту устойчивость. В принципе, эта «экологизированная» система защиты растений позволяет сохранить урожай, хотя и поддерживать баланс между противоречивыми способами трудно из-за боязни риска при отступлении от привычных схем защиты растений.

Предполагается, что за последней пятой фазой должна следовать фаза экологической защиты растений, когда любые воздействия, разрушающие природу, будут отменены.

Смена этих фаз прослеживается в энтомологической литературе. Если взять учебники по сельскохозяйственной энтомологии, изданные в середине XX века, то обнаруживается, что большинство практических рекомендаций напоминает врачебные рецепты. При появлении вредных членистоногих необходимо обработать посевы либо ДДТ (дихлор-ди-фенилтрихлорэтан), либо ГХЦГ (гексахлорциклогексан, гексахлоран) в таких-то дозировках (тогда ассортимент химических пестицидов был очень ограничен).

С интенсификацией сельскохозяйственного производства и возрастанием ассортимента ядохимикатов все чаще возникают проблемы резистентности членистоногих к пестицидам. Появляются тревожные сообщения о серьезном ущербе, наносимом здоровью людей, проживающих в сельскохозяйственных районах, а также употребляющих продукты там выращенные.

Не менее страшна картина деградации природы, резкое обеднение фауны. Именно в это время (60-е годы) кончился варварский период бездумного использования химических пестицидов и резко возросло внимание к другим средствам, не вредящим окружающей среде. В первую очередь речь шла о биологическом методе, т.е. об использовании любых живых организмов или продуктов их жизнедеятельности, которые могут подавить популяцию вредителя или уменьшить его вредоспособность.

Были внесены соответствующие коррективы в терминологию. Раньше всюду употребляли термин «борьба», как например «Подгрызающие совки и меры борьбы с ними». Теперь же стали говорить о регулировании численности, об управлении популяциями вредных насекомых. В англоязычной литературе аналогичным образом термин «control» сменился гораздо более мягким - «management». Действительно, в англоязычной литературе словом «control» обозначают любое воздействие, в том числе абиотических факторов среды, а термин «management» применяется, когда речь идет об управлении, причем с учетом сложности процесса. Подчеркнем, что ни тогда, ни даже в настоящее время, за редкими исключениями, не ставилась под сомнение необходимость употребления пестицидов. Речь шла только о возможном ограничении их применения, о смене универсальных пестицидов на узконаправленные, особенно микробиологические.

В это же время, в конце 50-х – начале 60-х годов стала формироваться новая стратегия защиты растений, которая получила название «интегрированное управления популяциями вредителей» - Integrated Pest Management (IPM). Сначала под этим термином подразумевалась интеграция химического и биологического методов. Правда, несколько раньше высказывалось, что интегрированный «контроль» будет использовать все «экологические ресурсы», но этот призыв довольно длительно оставался без внимания. Позже интеграция распространилась на самые различные аспекты защиты растений, а именно: а) интеграция защиты культурных растений от всех типов биологических повреждений; б) интеграция научных дисциплин, необходимых для



защиты растений (энтомология, акарология, микология, микробиология, физиология растений, почвоведение, агрономия, социально-экономические исследования); в) организация защиты не только на данном поле и в данный сезон, а сразу на больших территориях, т.е. интеграция защиты агроландшафта в целом; г) интеграция различных требований, как со стороны сельскохозяйственного производства, так и охраны природы, медицинских учреждений, туристических организаций и т.д.; д) интеграция интересов производителей, руководства и граждан, населяющих данную территорию и/или потребляющих сельскохозяйственную продукцию.

Всего известно 64 определения интегрированной системы защиты растений, что свидетельствует о больших различиях в подходах разных авторов к этой системе. Приведем некоторые из них.

«Интегрированный контроль популяций вредителя – это такое управление его популяциями, которое, учитывая окружающую среду и динамику численности вредителя, использует все доступные методы и технические приспособления, насколько они совместимы, и поддерживает численность популяции вредителя на уровне ниже экономического порога вредоносности» (Food and Agriculture Organization..., 1975). Более позднее определение дано М. Коганом: «Интегрированное управление популяциями – это система принятия решений и использования различных тактик контроля популяций вредителя, координированных общей стратегией управления, основанной на анализе соотношения расходов и прибыли и учитывающей также интересы производителей, общества и сохранность окружающей среды». В последней интерпретации (Закон Российской Федерации «О защите растений», 1999) определение звучит несколько иначе: «Интегрированная система защиты растений – система, предполагающая максимальное использование естественных механизмов регуляции численности и активности вредных организмов, оптимизирующая и стабилизирующая флору и фауну агроценозов».

Сходный уклон был проявлен в докладе Национальной Академии США. В этом докладе идет речь уже об экологически обоснованном управ-

лении популяциями вредителей (Ecologically Based Pest Management – EBPM). Правда, М. Коган утверждает, что в данном докладе можно спокойно заменить термин EBPM на IPM – суть от этого останется прежней.

Последнее определение (Закон РФ..., 1999) связано с интенсивно развивающейся во второй половине XX века экологизацией защиты растений, со все возрастающим вниманием к возможностям использования природных популяций энтомо- и акарифагов (естественных врагов). Особенно большой прогресс был достигнут в среднеазиатских республиках бывшего Советского Союза. Интенсивное развитие исследований было связано с невероятно частым использованием химических пестицидов, приводившим к тому, что нормальная жизнь людей в этих районах оказывалась невозможной. Эти исследования продемонстрировали, что естественная регуляция агроэкосистемы не только вполне реальна, но и во многих случаях способна сама по себе сохранить урожай. Они показали также, что значительная часть обработок химическими пестицидами может быть отменена, чем достигались экономия средств и оздоровление местности.

В прежних интегрированных системах такое большое значение экологическому равновесию не придавалось, поэтому возникла необходимость нового названия системы. Был предложен термин «экологическая защита растений – ЕРМ». Более точное определение этой системы было дано М.С. Соколовым – «экологизированная интегрированная защита растений».

Однако независимо от степени уклона в сторону экологии основой для любой интегрированной системы являются экономические пороги вредоносности – ЭПВ. Наиболее точное и реальное определение ЭПВ дано В.А. Захаренко и др. – это уровень численности вредителя, начиная с которого обработки пестицидами становятся рентабельными. Внедрение экономических порогов вредоносности было важнейшим шагом, позволившим существенно снизить пестицидную нагрузку на местность, и уменьшившим антагонизм между защитой растений и экологическими представлениями. Именно эти пороги используются в компьютерных программах управления сельскохо-

зяйственным производством.

Недавно был предложен двухуровневый ЭПВ для системы защиты риса во Вьетнаме. Нижний уровень такого порога является сигнальным (предупреждающим), верхний – оперативным, что также позволяет принять во время экологически безопасные меры и сократить расход пестицидов. Для посевов риса с учетом экономических сторон вопроса эти уровни равны 5 и 7 % потери возможного урожая.

Надо отметить, что ЭПВ в большинстве случаев воспринимается как единственный путь к сохранению урожая при минимальном загрязнении среды, как сигнал необходимости использования пестицидов («спусковой крючок»). Другие же важные приемы защиты растений, по отношению к которым нельзя использовать ЭПВ (например, агротехнические методы, сохранение естественных энтомофагов), фактически отходят на второй план, что недопустимо. Как отмечают С.С. Ижевский и соавторы, концепция ЭПВ неприменима также при защите от переносчиков заболеваний растений, при необходимости искоренения карантинных вредителей и в некоторых других случаях.

Другой не менее важный шаг на пути сближения экологии и защиты растений – это разработка концепции уровней эффективности естественных врагов – УЭЕВ. Это такое соотношение численностей популяций вредителя и его хищников или паразитов, при котором нецелесообразно прибегать к каким-либо защитным мерам, тем более к химическим пестицидам, даже если численность вредителя уже существенно превысила ЭПВ. За очень короткий срок энтомофаги сами справятся с популяцией вредителя. Концепция УЭЕВ прежде всего направлена на ликвидацию профилактических обработок химическими средствами.

Здесь возможны различные методические подходы. Лишь в редких случаях определяются численности одной пары видов: фитофаг-энтомофаг. Более практично определение суммарной численности всех хищников и паразитов. Так, наличие 200 - 350 особей энтомофагов на 100 растений хлоп-

чатника полностью обеспечивает защиту растений и обработки пестицидами в таком случае недопустимы. Можно учитывать только многоядных хищников, тогда УЭЕВ достигается при наличии в среднем 2,5 - 3,0 особей на одно растение. На citrusовых плантациях в Грузии учитываются не только энтомофаги, но и заражение фитофагов, в основном сосущих, таких как щитовки, ложнощитовки, белокрылки и тли, патогенным грибом ашерсонией.

Чаще, чем численность паразитов и хищников на одно растение, определяется соотношение между численностями популяций энтомофагов и фитофагов. Так указывается, что при учете всех видов афидофагов на всех стадиях их развития достаточно одной особи на 30 - 45 тлей, чтобы отменить химобработки.

Конечно, такой показатель как УЭЕВ весьма условен. Предпринимались попытки ввести поправки в УЭЕВ, исходя из размеров хищника. Так, было показано, что хищничество одной особи относительно крупного клопа *Nabis palifer* Seid. равно по эффективности хищничеству 13 особей мелких клопов рода *Orius*. На несовершенство такого показателя как УЭЕВ указывал В.А. Миняйло. Действительно, если понимать УЭЕВ, как соотношение численностей энтомофагов и фитофагов, то он должен быть одинаковым как при результатах учета 1/10 (низкие плотности популяций), так и при 100/1000 (высокие плотности). Этот ученый предлагает разработать разные уровни порога вредоносности в зависимости от численности популяций естественных врагов. Тем не менее, общий принцип остается неизменным – если на поле много естественных врагов, то даже при высокой численности вредителя химические средства применять не следует.

В практике сельского хозяйства учет многих видов энтомофагов и акарифагов очень затруднен или невозможен. Иногда вместо энтомофагов ошибочно учитываются растительноядные виды. Есть основания полагать, что численности крупных и мелких энтомофагов обычно коррелируют между собой. Е.С. Сугоняев и А.Л. Монастырский предложили выделять так называемые индикаторные виды, т.е. наиболее крупных и легко учитываемых члени-

стоногих (аналогичная процедура достаточно широко используется в практике биоконсервации, когда некий «зонтичный» вид «закрывает» комплекс охраняемых видов со сходными экологическими требованиями).

Несмотря на большой интерес к фауне хищников и паразитов на поле, в сельском хозяйстве, как России, так и зарубежных стран, УЭЕВ применяется крайне редко. Например, в разработанных для Австралии компьютерных программах сначала предполагалось учитывать энтомофагов, но позже этот пункт был практически снят. Отметим, что численность энтомофагов обычно воспринимается исследователями как нечто данное и не управляемое, подобно погоде. Лишь в редких работах анализируются источники и возможности заселения поля полезными членистоногими.

Независимо от уровня экологизации, любая форма интегрированной системы в ее реальном практическом приложении предлагает пассивное ожидание, пока уровень численности популяции вредителя не превысит экономический порог. Обычно этот уровень относительно высок и имеет место только тогда, когда популяция вредителя «ускользает» от пресса хищников и паразитов. При такой численности вредителя уже необходимо применять срочные «пожарные» меры, т.е. использовать быстро действующие химические пестициды. Декларированное в проекте Закона РФ определение, к сожалению, никогда не соблюдается. При всем том, что на словах уделяется большое внимание устойчивости агроэкосистемы, эту самую устойчивость регулярно сводят на нет. В этом заключается коренная противоречивость любой интегрированной системы, основанной на порогах вредоносности.

Конечно, химические средства дают несомненный эффект, если вредитель не выработал к ним резистентности. Однако этот эффект отличается кратковременностью. Однократная обработка может, например, резко снизить численность гусениц некоторых вредных огневок на ранних стадиях личиночного развития. Однако из-за гибели энтомофагов выживает в дальнейшем несравненно больший процент личинок, которые остались в живых после применения пестицидов. В итоге, численность имаго вредителя на участ-

ках, где проводились химобработки, может быть значительно выше, чем там, где эти обработки не проводились. Следовательно, как и при наркомании, одна обработка пестицидом стимулирует необходимость применения другой, другая третьей и т.д. Если бы на поле всегда имел место необходимый уровень эффективности естественных врагов, мы могли бы вообще забыть о пестицидах и проблемах, связанных с их применением.

## ***Лекция 9. Понятие об «экологическом» управлении популяциями вредителей***

### **9.1. Вводные определения.**

Стратегия экологического управления популяциями вредителей (Ecological Pest Management – EPM – экологическая защита растений) была предложена несколько лет назад В.Б. Чернышевым. С одной стороны, она представляет собой непосредственный результат развития экологизированного интегрированного управления – IPM – и включает в себя тот же арсенал уже разработанных методов защиты растений, кроме использования химических пестицидов и некоторых способов биологической защиты растений. С другой стороны, она принципиально отличается от любой интегрированной системы тем, что в ее основу положено максимальное сохранение экологического равновесия, предельное использование естественной саморегуляции. Следует отметить, что термин «экологическая защита растений» применяется некоторыми авторами для обозначения такой системы, которую называют обычно «экологизированной интегрированной защитой» (ecological plant protection, ecological pest management – EPM, см. выше).

В последней редакции Закона РФ о защите растений, как отмечалось ранее, в основу интегрированной системы положен тот же принцип естественной стабильности. Однако остается неясным, как его реализовать на практике, поскольку химическим пестицидам не поставлен заслон, а их использование всегда в той или иной мере является экологической катастрофой, разрушающей баланс в агроэкосистеме. В меньшей степени, но также снижает устойчивость агроэкосистемы чрезмерное употребление и биологических агентов.

Строго говоря, любое «экологическое» управление остается в определенной степени интегрированным, поскольку оно, действительно, предполагает интеграцию многих давно известных методов защиты растений. Тем не менее, целесообразно не употреблять определение «интегрированная», чтобы подчеркнуть принципиальные отличия рассматриваемой стратегии от иных.

## 9.2. Принципы экологического управления популяциями вредителей.

Ниже изложены основные подходы к экологическому управлению вредителями:

1) Учитывается весь комплекс массовых членистоногих – не только вредители, гербифаги, энтомофаги, но и нейтральные по отношению к посевам фитофаги и детритофаги, служащие дополнительной кормовой базой для энтомофагов. Большое внимание уделяется диким растениям, на которых питаются нейтральные фитофаги. На практике всё это возможно, при учете предложенных специалистами индикаторных, т.е. крупных и достаточно хорошо различимых видов. Наибольшее значение имеют поддерживающие численность вредителей на стабильном и низком уровне хищники – генералисты, такие как некоторые клопы, жужелицы, жуки-стафилины. а также жуки - коровки и златоглазки. Подчеркнем, что для практических мероприятий будет достаточно учитывать только определенные массовые виды.

2) Все учеты должны проводиться не только на самом поле, но также и на его обочинах и, возможно, в прилегающих биотопах.

3) Основное внимание уделяется не непосредственному уничтожению вредителей, а созданию оптимальных условий для размножения энтомофагов и максимально возможного заселения ими всего поля. В принципе, предлагаемая стратегия может быть названа не экологическим управлением популяциями вредителей, а экологическим управлением популяциями естественных врагов.

4) Практически полностью отменяются все резко отрицательно воздействующие на устойчивость агроэкосистемы способы защиты растений. В первую очередь – это химические убивающие насекомых препараты, во вторую очередь, - массовый выпуск искусственно разведенных энтомофагов, а также некоторые опасные для альтернативных жертв микробиологические препараты.

Конечно, как бы мы не старались усовершенствовать агроландшафт, возможность массового размножения вредителей всегда остается из-за не-



благоприятной погоды, массового прилета мигрантов, промышленного загрязнения местности и по другим причинам. Следовательно, необходимы какие-то экстренные (пожарные) меры, которые позволят в этом случае сохранить урожай. Обратимся к критериям, которые являются сигналом для применения срочных мер спасения урожая.

В классических интегрированных системах защиты для этих целей используются на практике экономические пороги вредоносности. Как мы уже отмечали, ЭПВ – это обычно довольно высокий порог численности вредителя, при достижении которого урожай могут спасти только самые жесткие меры, подобные химическим. Очевидно, что такие меры не должны использоваться при экологическом управлении.

Критерий, определяющий необходимость срочных мер в экологическом управлении, должен учитывать два параметра: уровень численности фитофага и уровень численности его энтомофагов. Каждому такому сочетанию будет соответствовать определенные уровни вероятности, что в дальнейшем возникнет вспышка массового размножения (будет превышен экономический порог вредоносности). Эти вероятности можно определить, анализируя многолетние данные мониторинга численности данного вредителя и его хищников и паразитов. В зависимости от степени допустимого риска, а также стоимости дополнительного вмешательства, предельные пороговые вероятности должны быть различными. При их превышении необходимо принять краткосрочные и быстро действующие меры для спасения урожая. К сожалению, эти вероятностные подходы еще не разработаны.

Остановимся на конкретных экстренных мерах, которые можно применять при экологическом управлении, в том случае, когда численность вредителя уже достаточно высока, а численность паразитов и хищников еще слишком мала, чтобы сдержать массовое размножение вредителя. Очевидно, что могут быть использованы только такие способы защиты, которые минимально отразятся на экологическом балансе (а еще лучше его восстановят). Наиболее приемлемым с экологической точки зрения здесь будет частичное ска-

шивание растительности на обочинах, в близлежащих биотопах и, особенно, на полях с многолетними травами. Это обеспечит дополнительный приток энтомофагов на поле извне.

Могут быть использованы также умеренные выпуски искусственно разведенных хищников и паразитов. Однако применение этих объектов методом «наводнения», т.е. как живой инсектицид, крайне нежелательно. Эти массово выпущенные энтомофаги не только составят слишком жесткую конкуренцию для естественных врагов, но также истребят альтернативных (дополнительных) хозяев на сорняках и в окружающих поле биотопах и, тем самым, могут полностью разрушить кормовую базу естественных энтомофагов. Необходимо разработать такой ассортимент искусственно разводимых энтомофагов и акарифагов и такие методы их локального внутриочажного применения, которые минимально вредили бы естественным хищникам и паразитам. Конечно, нормы выпуска искусственно разведенных энтомофагов должны быть по возможности низкими. Впрочем, при достижении только сигнального уровня порога вредоносности даже такие меры, помогающие естественным врагам справиться с наращиваемым свою численность вредителем, могут быть вполне достаточными.

В частности, вполне приемлемо умеренное и локальное использование «мягких» микробиологических и подобных им пестицидов, так как лишь некоторые из них могут быть опасными и для естественных врагов. По-видимому, иногда возможно и умеренное применение биологически активных веществ, таких как регуляторы роста и развития членистоногих, феромоны, детерренты.

При хорошо экологически сбалансированном агроландшафте критические ситуации должны возникать лишь в редких случаях, например при прилете стаи саранчи. Только в такого рода случаях допустимо применение ядохимикатов, но лишь со специального разрешения и под наблюдением специалиста.

Подчеркнем, что любое преждевременное внедрение экологической

защиты растений без проведения соответствующих исследований и разработки необходимых мероприятий может привести к потере урожая. На данном этапе в России и реальное внедрение классической интегрированной системы было бы величайшим благом, не говоря уже об экологизированной защите растений, которая является наиболее совершенной формой интегрированной системы.

Другая и не менее важная сторона экологической защиты растений предполагает селекцию растений, устойчивых к повреждениям, отпугивающих или несъедобных для фитофагов. Последнее особенно важно при защите растений от адвентивных вредителей, например колорадского жука, биоценотическая регуляция численности которых еще не успела выработаться в зоне интродукции.

Итак, экологическая система, в отличие от интегрированной, требует разработки мониторинга не только вредителей и их естественных врагов, но и дополнительных естественных хозяев и жертв, и не только в поле, но также и на обочинах, и в прилегающих к полю, и иногда удаленных от поля биотопах. Такой мониторинг покажет уровень баланса в сообществах и возможности его нарушения в будущем, т.е. дать прогноз устойчивости агроэкосистемы.

Чтобы предотвратить развитие неблагоприятной ситуации необходимо тщательное изучение биологии естественных врагов, а также их дополнительных хозяев и жертв. Такие исследования должны быть основой для организации оптимального агроландшафта. Пристальное внимание необходимо обратить на особенности перезимовки естественных врагов, места их укрытий при неблагоприятной погоде и в разное время суток, их дополнительное питание на цветах, места размножения этих видов и, конечно, уровень обеспеченности этих энтомофагов пищей во время отсутствия вредителей на поле, т.е. наличие в достаточном количестве «нейтральных» видов. Описанный выше мониторинг даст возможность предотвратить вспышки численности вредителей, т.е. гасить не пожар, как принято в интегрированных системах, а

первую искру. В этом случае будет достаточно лишь небольших усилий, и жесткие меры уже не понадобятся.

Рассмотрим стратегии интегрированного и экологического управления популяциями с точки зрения теории динамики численности. Согласно этой теории, уровень численности популяции любого животного в норме колеблется в определенных и относительно узких пределах. Такое сдерживание численности популяции объясняется регулирующей ролью пресса хищников и мало специализированных паразитов, взаимоотношений между фитофагом и растением, которым этот фитофаг питается, и абиотических факторов, прежде всего погоды. Регулирующее влияние хищников и паразитов связано, прежде всего, с их функциональной реакцией. С увеличением численности популяции фитофага возрастает до определенного предела активность уже имевшихся в данном биотопе энтомофагов. Кроме того, резко увеличивается приток хищников и паразитов из окружающих биотопов. При этом особенно велика роль неспециализированных или мало специализированных энтомофагов.

Численная реакция специализированных паразитов проявляется с большим опозданием (инерция), когда баланс уже нарушен и численность фитофага уже возросла до уровня вспышки массового размножения.

Растение изменяется под влиянием питающегося на нем фитофага. Эти изменения обычно отрицательно влияют на последнего, причем интенсивность этих изменений пропорциональна численности фитофага.

Погода может тоже играть регулирующую роль, поскольку уровень влияния неблагоприятной погоды зависит от численности популяции, например от количества свободных укрытий, число которых уменьшается с ростом численности популяции.

Время от времени складываются условия, благоприятные для роста численности фитофага или же неблагоприятные для хищников и паразитов. Таковыми, например, могут быть особо засушливая или влажная погода, а нередко промышленное загрязнение местности или же употребление хими-

ческих пестицидов. Если рассматриваемый нами вид фитофага способен к быстрому наращиванию численности, а пресс регулирующих факторов недостаточен, то происходит, так называемое, «ускользание» популяции вредителя из-под контроля энтомофагов и развитие вспышки его массового размножения. Естественно, что функциональная реакция может работать до определенного уровня численности жертвы (хозяина), так как есть определенный предел аппетита хищника и определенное количество яиц, которое паразит может отложить. Приток же новых хищников и паразитов тоже явно ограничен.

В разгар вспышки массового размножения вредителя начинают действовать другие безинерционные факторы. Это эпизоотии и внутривидовая конкуренция. В это же время обычно включаются специализированные паразиты, если они уже успели размножиться. Эти паразиты уничтожают значительный процент особей фитофага. Однако на данной фазе развития вспышки урожай уже потерян, а применение химических средств защиты растений продлевает вспышку, иногда делая ее перманентной, поскольку ликвидирует все естественные процессы, уменьшающие численность фитофага. В этом случае химобработки временно снижают численность фитофага, спасая его от эпизоотии и внутривидовой конкуренции. Кроме того, они ликвидируют пресс всех энтомофагов, и специализированных и неспециализированных. Итог химобработки в этом случае – продление старой вспышки или возникновение новой.

Конечно, такое происходит только в том случае, если при мониторинге пропущен экономический порог вредоносности или же хозяйство запаздывает с «химобработкой». Экономический порог вредоносности, как правило, лежит между точкой «ускользания» популяции и наивысшей точкой ее численности, когда близки эпизоотии и внутривидовая конкуренция. Мы уже отмечали выше, что интегрированное управление популяциями принимает экстренные меры, когда уже произошло «ускользание» и когда рост популяции вредителя могут остановить только такие «антиэкологические» воздей-

ствия как химические пестициды или «наводнение» поля искусственно разведенными энтомофагами.

В случае экологического управления популяциями все усилия прикладываются к тому, чтобы не произошло «ускользание» популяции вредителя и ее выход на неконтролируемое размножение. Здесь, конечно, особо важную роль играет управление популяциями естественных врагов. Если же условия неблагоприятны для них, то должен применяться выпуск искусственно разведенных энтомофагов, но таких и в таком количестве, чтобы не составить серьезной конкуренции естественным энтомофагам. Численность популяции вредителя, готовой к «ускользанию», может быть также снижена с помощью микробиологических препаратов и ряда других «мягких» средств защиты растений. При разработке экологического управления, несомненно, возникнут значительные трудности.

Во-первых, очень сложно разработать такую систему для тех видов, у которых экономический порог вредоносности очень низок, в этом случае сложно определить сигнальный порог. Такая ситуация касается объектов, которые существенно портят сельскохозяйственную продукцию при своем питании. Например, клоп - вредная черепашка при прокалывании зерен резко ухудшает его товарные качества. Большинство вредителей садов и огородов не только наносят реальный ущерб растению, но и могут портить внешний вид плодов и овощей.

Во-вторых, трудно разработать систему экологической защиты для адвентивных вредителей, по отношению к которым еще не успел сформироваться комплекс энтомофагов. В России таков колорадский жук, по видимому, в меньшей степени – американская белая бабочка.

В-третьих, большие сложности должны возникнуть при разработке такой системы для хорошо защищенных механически объектов, которые к тому же в качестве близких родственников имеют хищников, исключительно важных для сохранения естественного баланса на поле. Таковы, например, хлебные жужелицы. Любые паразиты или болезни, уничтожающие хлебных

жужелиц, должны привести также к гибели необходимых для биологического равновесия на поле хищных жужелиц.

В-четвертых, никакое усовершенствование агроландшафта не спасет хозяйство от массового вторжения активно мигрирующих видов, размножившихся за сотни, а иногда и за тысячи километров от этого места. Такова, например азиатская саранча или луговой мотылек.

В-пятых, в лесном хозяйстве ситуация, близкая к «ускользанию», возникает чаще, чем реальная вспышка массового размножения. Поэтому, прилагая все усилия к максимальному сохранению природного баланса, нецелесообразно, однако, с экономической точки зрения употреблять микробиологические препараты или выпуск искусственно разведенных энтомофагов до того, как начнется реальная вспышка.

Учитывая современные тенденции развития защиты растений в мире, можно предполагать, что в XXI веке экологическое управление популяциями вредителей будет разработано для многих культур и во многих регионах. Безусловно, разработка такой системы потребует серьезного научного подхода и переход к ней должен осуществляться постепенно, через экологизированное интегрированное управление популяциями. Показателем корректности такого прогноза является наблюдаемая переориентация ряда крупных концернов, занятых в области защиты растений, с разработки химических препаратов на разработку технологий защиты растений, сочетающих разнообразные приемы.

### **9.3. Преимущества и недостатки экологического управления популяциями вредителей.**

Сравним преимущества экологической защиты растений и трудности, которые возникнут при её внедрении и применении.

Преимущества экологической защиты растений заключаются в следующем:

1) отсутствие загрязнений местности и продуктов, сохранение природных экосистем, а также редких и исчезающих видов,

2) снятие проблемы резистентности к пестицидам, (правда, возможно возникновение резистентности и к микробиологическим средствам),

3) долговременный, часто многолетний эффект мероприятий по организации оптимального агроландшафта,

4) удешевление мероприятий по защите растений.

Недостатки экологического управления популяциями и трудности, которые возникнут при ее внедрении:

1) психологический барьер у производителей (синдром незащищенности урожая),

2) недостаточная надежность экологической защиты в начале внедрения, пока агроландшафт еще не сформирован, а меры по управлению популяциями энтомофагов еще плохо разработаны,

3) значительное усложнение мониторинга, который потребует высокой квалификации специалистов. В определенной степени, это облегчается тем, что будет необходимо различать только определенные индикаторные и только массовые виды.

4) особые сложности при разработке системы для видов адвентивных, интенсивно мигрирующих, и тех, у которых очень низок порог вредоносности. Однако, как мы указывали выше, экологическая защита растений предусматривает при необходимости использование наименее опасных с экологической точки зрения средств защиты (микробиологические и вирусные препараты, феромоны и детерренты и т.д.).

Переход от экологизированного управления к экологическому может быть только постепенным и нельзя сразу же отменить все химические обработки. Сначала надо выделить наиболее важные виды естественных врагов, а среди них подобрать индикаторные виды, которые могут быть легко подсчитаны. Необходимо изучить биологию естественных врагов, места их зимовки и размножения, их потребности в питании фитофагами, не являющимися вредителями сельскохозяйственных культур, и детритофагами, а также в дополнительном питании на цветах. Необходимо также знать биологию этих



альтернативных жертв (хозяев), их кормовые растения, с тем, чтобы обеспечить выживание популяции энтомофагов в нужное время и в нужном месте. Необходимо также продумать организацию всего ландшафта в целом, чтобы создать оптимальные условия для выживания энтомофагов и неблагоприятные для вредителей.

Экологизированная система управления сама собой постепенно превратится в экологическую по мере последовательной отмены химобработок.

## ***Лекция 10. Управление популяциями естественных врагов вредителей***

### **10.1. Вводные определения.**

Мероприятия, направленные на повышение естественной устойчивости агроэкосистемы, должны охватывать не только поле, но и весь агроландшафт в целом. В частности, на юге России большое значение для формирования комплекса членистоногих имеют лесополосы. Показано, что с увеличением возраста лесополосы возрастает разнообразие как растений, так и насекомых. Лесополосы являются резерватами и своеобразными коридорами, по которым распространяются многие полезные беспозвоночные.

Меры по сохранению и укреплению комплекса естественных врагов могут иметь общий характер или же быть направлены специально на поддержание отдельных групп членистоногих или даже отдельных видов паразитов и хищников. К сожалению, биология многих естественных врагов (а тем более их альтернативных хозяев) изучена еще недостаточно. Эти членистоногие обычно проводят значительную часть своей жизни на обочинах полей или в близлежащих биотопах, куда сельскохозяйственный энтомолог заглядывает очень редко.

### **10.2. Роль гетерогенности ландшафта.**

В общие меры входят охрана природы и максимальное сохранение видового разнообразия. Чем разнообразнее биотопы, чем больше мозаичность культурных и естественных биотопов, чем больше в них разных растений и животных, тем больший арсенал паразитов и хищников имеет защита растений. Мозаичность совсем не обязательно предполагает, чтобы разные биотопы были близкого размера по площади. Так, для сохранения хищных перепончатокрылых рекомендовалось создать места, подходящие для их гнездования. Таковыми могут быть крохотные участки, поросшие какой-либо растительностью с полыми стеблями, канавы с отвесными стенками или даже просто кучи песка.

При большом разнообразии флоры и фауны даже, если в силу каких-

либо обстоятельств, например, неблагоприятной погоды, резко падает численность или активность какой-либо группы важных энтомофагов, то их место займут другие виды и в итоге урожай может быть сохранен. С другой же стороны, большое видовое богатство дает энтомофагам больше возможностей найти альтернативную жертву или хозяина. В итоге, вся система оказывается очень устойчивой. Так, например, в Юго-Восточной Азии большое видовое богатство ложнощитовок приводит к их низкой численности, благодаря мощному прессу хальцид.

Усовершенствование агроландшафта предполагает, прежде всего, бережное отношение к естественным биотопам. Необходимы предохранение их от замусоривания и вытаптывания, аккуратное использование фунгицидов, гербицидов и удобрений с тем, чтобы нанести минимальный вред всему, что окружает поле, прежде всего его обочинам. К сожалению, обочины нередко обрабатываются пестицидами, что приводит к крайне нежелательному изменению баланса в пользу растительных форм. Чем выше техническое и экономическое развитие страны, тем выше доля строго охраняемых территорий. В частности, в Англии уже более 50 лет действует закон, запрещающий распахивание и обработку пестицидами участков вдоль дорог, лесополос и лесов.

Очень важно по возможности задерживать все эти биотопы, особенно примыкающие к полю, на такой стадии сукцессии, когда максимально количество естественных врагов, базирующихся на их территориях. Как было показано ранее, в лесах нет таких естественных врагов, которые могли бы мигрировать на поле. Поэтому нельзя допускать зарастания деревьями или кустарниками обочины – узкой полосы с травянистой растительностью по краям поля. По той же причине следует сохранять и лесные поляны, которые, хотя и не граничат с полем, но являются великолепными резерватами для многих полезных насекомых. Добиться такой остановки сукцессии можно регулярно скашивая растительность на обочинах и лесных полянах. Однако это выкашивание не должно быть сплошным, чтобы не пострадало флористическое

разнообразии.

Кроме того, исключительно важно, чтобы на обочинах и в лесополосах были всегда представлены цветущие растения, необходимые для питания паразитических перепончатокрылых и диких пчел (цветочный конвейер).

Не меньшее значение имеет вопрос о соотношении площадей с сельскохозяйственными растениями и биотопов с дикой растительностью, особенно для южных районов России, где распаханы огромные пространства. Предполагалось, что устойчивый агроландшафт возможен только в том случае, если под естественной растительностью остается не менее 10-15% земли. В число таких площадей входят неудобья, лесополосы, обочины и т.д. Подчеркнем, что площадь лесных массивов здесь не играет большой роли, но очень важна протяженность опушек и площадь, занятая лесными полянами. Мы полагаем, что общая площадь под дикой растительностью, необходимая для устойчивости агроландшафта может быть и меньше 10% при условии создания определенной мозаичности ландшафта и искусственного повышения разнообразия биотопов – устройства прудов, мелиоративных канав, лесополос, а также восстановления утраченной дикой растительности.

Другой важный аспект – это поддержание максимальной гетерогенности сельскохозяйственных культур на полях. В монокультурах количество растительноядных насекомых, приходящихся на одно растение, значительно больше, чем в поликультуре. Приведем некоторые примеры. Так, подсев цветущих растений кориандра и горчицы к гороху на 30 % сокращает численность тлей. Примесь нектароносов на томатах резко повышает численность златоглазок. На чистой культуре томата на 100 растений приходится от 17 до 63 яиц златоглазки, а на смешанных посевах 67-288 яиц. Подсев нектароносов к картофелю снижает численность вредителей на этой культуре в 2-3 раза. Кукуруза значительно меньше страдает от проволочников, шведской мухи и других вредителей, если она посеяна вместе с бобовыми. На посевах овса с бобовыми на 24% увеличивается численность жуужелиц. Лук, посаженный рядом с морковью, снижает зараженность последней морковной мухой

*Psila rosae.*

Особое внимание уделяется посеву в междурядьях плодовых садов растений – нектароносцов, например укропа, гречихи и других. Такие растения хорошо привлекают энтомофагов, уничтожающих вредителей сада. Однако урожай яблок в таких садах снижается, по-видимому, из-за конкуренции этих растений с яблонями. Такой эффект более выражен в молодых садах, чем в старых.

Подобный же эффект наблюдается при посеве многолетнего райграсса на картофельном поле. С одной стороны, при этом существенно снижается количество тлей на картофеле, но с другой – клубни становятся мельче. Правда, общий урожай картофеля с подсевом райграсса примерно такой же, как на поле, где между растениями картофеля остается голая земля.

Один из возможных механизмов повышения устойчивости смешанных посевов различных культур – это дезориентация насекомых при их поиске растений-хозяев. Когда летучие вещества от разных растений смешиваются друг с другом, их гораздо сложнее опознать. Иногда это связано с изменениями абиотических условий. Так, при совместном посеве бобов, тыквы и кукурузы затенение высокими растениями кукурузы приводит к снижению количества жуков-листоедов, повреждающих другие более низкорослые растения. Кроме того, при поликультуре увеличивается количество альтернативных жертв (хозяев) и этим самым обогащается кормовая база, особенно для хищников-генералистов. Интересно, что специализированные паразиты более обильны на полях с монокультурами.

**10.3. Сорняки и устойчивость агроэкосистемы.**

Ту же положительную роль, что дополнительно подсеянные растения, могут играть и многие цветущие сорняки. Кроме того, сорняки могут отвлекать на себя фитофагов с культурных растений. Одна из интересных рекомендаций – оставлять при обработке поля гербицидами необработанную узкую краевую зону, что, по-видимому, не только не снижает урожай, но может и повысить его за счет активного привлечения энтомофагов на поле. Наблю-

дения, проведенные на поле сахарной свёклы, показали, что полосы шириной в 1 м, пересекающие всё поле и либо засеянные смесью цветущих бобовых растений, или же заросшие сорняками, почти одинаково интенсивно привлекают цветочных мух.

Сорняки являются также «резервуаром», позволяющим сохранить питательные вещества в агроэкосистеме, так как забирают их внутрь и препятствуют таким образом их смыву дождями. После применения гербицидов эти вещества опять могут быть использованы культурными растениями.

Однако, сорняки, впрочем, как и другие цветущие растения, могут давать питание не только энтомофагам, но и фитофагам и тем самым способствовать их размножению. Так, в США табачный бражник существенно более обилен на таких плантациях табака, где есть и другие цветущие растения. Сорняки являются дополнительным питанием для многих вредителей-фитофагов и не только отвлекают вредителей на себя, но также и привлекают их на поле. Так, считается необходимым очищать поле хлопчатника от вьюнка, который обеспечивает приток на поле озимой совки. Однако, по другим данным, вьюнок, наоборот, отвлекает вредителей от культурных растений.

Следовательно, роль сорняков при их относительно небольшом количестве на поле может быть положительной и приводить к повышению урожая и рентабельности производства. Крайне важно разработать экономические пороги вредоносности не только для фитофагов, но и для сорняков.

#### **10.4. Искусственные «обочины».**

Совместное возделывание разных сельскохозяйственных растений довольно трудно для хозяйств. Предлагается высевать цветущие растения полосой вокруг поля, создавая тем самым как бы вторую обочину. Возможно также оставление коридоров – сравнительно узких полос с травянистой растительностью, пересекающих поле. Большой эффект достигается также при создании среди полей с монокультурами, так называемых маточников, т.е. островков площадью в 3 – 5 га, на которых возделываются отдельными участками самые разнообразные растения, в том числе и цветущие, до 22 куль-

тур на одном участке.

Не менее успешно для сохранения устойчивости агроэкосистемы оставление на поле узкой нераспаханной полосы, покрытой дикой цветущей растительностью. В одном из экспериментов на поле зерновых делали с помощью трактора в осеннее время вал шириной в 1,5 м и длиной 290 м. Этот вал не доходил до краев поля и возвышался над его уровнем на 0,4 м. Часть вала засеивали травами и другими цветущими растениями, часть с помощью гербицидов оставляли без растений. Сорняки на вале практически отсутствовали. Такой вал с посеянной растительностью, особенно ежой сборной, привлекает в массе пауков, жужелиц и жуков-стафилинов. С годами этот эффект усиливается по мере накопления там растительных остатков. С помощью почвенных проб было показано, что один такой вал предоставляет место для зимовки почти 700 тысячам особей хищников.

Специальные исследования мест зимовок членистоногих на обочинах показали, что разные виды предпочитают несколько различные условия. Так, жужелицы *Demetrias atricapillus* L. чаще зимуют в местах произрастания образующего кочки злака – ежи сборной, а жуки-хищники и уховертки – под отмершей листвой. Собственно говоря, такой вал является дополнительной обочиной, только созданной в центре поля. Давно известно, что обочины играют громадную роль в жизни агроэкосистемы, являясь резерватами не только для хищников и паразитов, но также и для многих вредителей, например для огородных блошек *Phyllotreta* spp. Однако нет никаких сомнений, что необходимо сохранять на обочинах комплекс естественной травянистой растительности, соответствующий не пионерным, а более поздним стадиям геоботанических сукцессии. Замусоривание обочин, их распахивание, обработка гербицидами и пестицидами, а тем более выжигание, с благой целью уничтожить сразу и сорняки, и вредителей неизбежно приводят к обратному результату, т.е. к начальной стадии сукцессии. На голой земле могут поселиться только сорняки r-стратеги и такие же насекомые. Наоборот, нужно стремиться возможно быстрее пройти пионерную стадию сукцессии на обочине,

например с помощью посева мелко нарезанного сена, скошенного на лугах (Миркин, 1984). На таких обочинах с естественным комплексом растений К-стратегов уже не будет места ни для сорняков, ни для большинства вредителей. Для энтомофагов же будут созданы особенно благоприятные условия и для перезимовки, и для дополнительного питания на цветах. Энтомофаги найдут там также и других фитофагов, не вредящих сельскохозяйственным растениям, которые могут быть альтернативными жертвами при отсутствии на поле вредителей. Необходимо способствовать развитию на обочинах не только злаков, но также и многих цветущих растений, не являющихся сорняками, например для дополнительного питания перепончатокрылых особенно благоприятны зонтичные, розоцветные, молочайниковые и крестоцветные растения. Насекомые обычно предпочитают мелкие цветки, обладающие хорошо доступными нектарниками и собранные в соцветия. Именно флористическое разнообразие является одним из важнейших условий обеспечения стабильного уровня энтомофагов.

Для перезимовки хищники обычно выбирают места на обочинах, отличающихся сухостью, хорошим прогревом солнечными лучами и наиболее мощным слоем почвы. Лучше, если эти места несколько возвышаются над уровнем поля.

Итак, обочины это основной элемент агроэкосистемы, способствующий её устойчивости. На обочине видов хищников значительно больше, чем в поле, но они относительно малочисленны. В поле же наблюдается совершенно обратное соотношение. Напомним, что, кроме того, обочины с цветущими растениями – места обитания самых различных опылителей. Однако при поиске мест зимовки более привлекательными для насекомых оказываются такие обочины, около которых находятся живые изгороди или лесополосы. На полях со злаковыми культурами, расположенными около лесов или старых лесополос, численность жужелиц и стафилинид была в 6 - 8 раз выше, чем на полях, удаленных от облесенных. Конечно, опавшая и гниющая листва деревьев и кустарников является пристанищем для многих самых разно-



образных членистоногих и червей, которые в свою очередь могут быть дополнительной пищей для хищников. В этой же листве легче спастись от морозов или найти более влажные участки. Живые изгороди, а тем более лесополосы, создают мозаичность микроклимата, благоприятную для увеличения биоразнообразия. Сами по себе группы деревьев и кустарников являются ветроломами. С их подветренной стороны возникает турбулентный эффект, благодаря которому на растительность оседает громадное количество летающих насекомых, особенно мелких. Наконец, контуры, возвышающихся деревьев и кустарников, могут быть хорошим зрительным ориентиром, направляющим насекомых во время их осенних миграций к местам зимовки.

Обочина – зона, переходная между двумя биотопами с разными комплексами растительности. Такие зоны в экологии носят общее название «экотон». Именно на территории экотона всегда максимально видовое богатство и больше всего хищников. В зоне экотона могут быть найдены такие виды, которые отсутствуют в обоих смыкающихся биотопах. Часто именно эти виды имеют особое значение для устойчивости агроэкосистемы. Присутствие в агроландшафте лесных массивов значительно увеличивает количество афидофагов на поле, таких как *Coccinellidae*, *Chrysopidae*, *Anthocoridae* и пауков разных семейств. Обилие этих афидофагов максимально поблизости от края леса или лесополосы. Аналогичным образом, зараженность яиц клопа-черепашки теленоминами возрастает по мере приближения к краю лесополосы.

### **10.5. Размеры и форма поля.**

Чем меньше поле по размерам (или хотя бы по ширине), тем легче оно заселяется энтомофагами. Ранее было показано, что большинство энтомофагов, за редкими исключениями, предпочитают края поля его центру. Это явление мало зависит от способности к полету. Так, хорошо летающие жуки-бомбардиры сразу оказываются в центре даже большого поля на юге России, а жуки того же семейства – хорошо летающие *A. dorsalis* – плохо заселяют поле. Практически нелетающий *P. cupreus* и хорошо летающий *A. muelleri* в

Подмосковье предпочитают центр поля. Однако *P. cupreus* на Кубани, где расстояние до центра равно 400 м, до него почти не доходят. В целом видовое богатство энтомофагов явно убывает по направлению к центру поля. На малых полях жулицицы *P. cupreus* крупнее по размерам и более плодовиты, и заметно больше видовое богатство стафилинид.

Массовые фитофаги гораздо чаще, чем энтомофаги, населяют центр поля. Как мы отмечали ранее, это справедливо для огородных блошек в разных географических районах, злаковых мух и клопов-слепняков. Надо сказать, что фитофаги заселяют поле, все же начиная с его краев, а потом постепенно пик их обилия перемещается к центру, хотя во многих случаях до него не доходит. Особенно четко это проявляется у злаковых тлей *Macrosiphum avenae*, обилие которых даже при максимальной численности в самом центре чуть меньше, чем на соседних участках того же поля. Аналогичная картина имеет место при заселении поля клопами вредной черепашки. Перезимовавшие особи чаще встречаются на краях поля, а личинок и клопов следующего поколения больше в его центре. Не исключено, что повышение численности фитофагов в центре поля связано с большей активностью энтомофагов в краевой зоне, т.е. выживает часть популяции фитофага, находящаяся в центральной зоне поля.

Колорадский жук сравнительно редко встречается на небольших, удаленных друг от друга участках картофеля, и в то же время может быть очень обилен там, где эти поля большие. Сходное преимущественное заселение больших скоплений кормового растения отмечено у совки-монофага *Abrostola asclepias* Denis et Schiffermueller.

Таким образом, чем меньше поле, тем больше на всей его поверхности энтомофагов, и тем меньше фитофагов. Невозможно дать общую рекомендацию для всех сельскохозяйственных культур и регионов. Однако многие наблюдения показывают, что желательная ширина поля не более 400 м. При этом на большом поле, по-видимому, достаточно посередине создать узкую искусственную обочину, как уже отмечалось выше. Длина же поля может

быть как угодно большой.

### **10.6. Севооборот и соседние угодья.**

Миграции паразитов на поле с обочин затрудняются также из-за севооборота, который разобщает места зимовки и места обитания хозяев. Не исключено, что для каких-то паразитов можно создать специально сооруженные и особенно привлекательные для них места зимовок, а потом весной переносить эти сооружения на края других полей. Впрочем, некоторые виды жужелиц и стафилинид могут заселять поле из биотопов, достаточно от него удаленных. Это же можно сказать о жуках-коровках и многих других насекомых. В принципе меньше всего страдают от севооборота все хищники-генералисты, которые заселяют поле почти независимо от сельскохозяйственной культуры.

На состав фауны на поле, конечно, влияют не только естественные биотопы, но и комплекс сельскохозяйственных культур на близлежащих полях. Так, капустная совка на полях капусты, поблизости от полей укропа и пастернака, была заражена паразитами на 94%, на расстоянии 400-500 м – на 70%, 900-1000 м – на 54%, а 1500 м – на 33%. Гессенская муха на посевах озимой пшеницы поблизости от полей с люцерной, а также лесополос и целинных участков, была заражена паразитами на 60-80%, а поблизости от полей с горохом, других полей пшеницы и даже гречихи – на 10-30%. Однако среднее количество пупариев гессенской мухи на 1 кв.м. максимально около целинного участка – 77 и минимально среди посевов пшеницы – 19. Если учитывать число выживших гессенских мух, то наилучшим для сохранения урожая будет соседство с люцерной, горохом и лесополосой, а наихудшим – близость целинного участка. Посев кукурузы по соседству с хлопчатником заметно снижает численность листоверток, вредящих последнему.

Среди культурных посевов особую роль для стабилизации соседних агроэкосистем играют поля с многолетними травами. Эти травы создают благоприятный микроклимат и несколько лет произрастают на одном и том же месте. Поэтому многолетние травы являются прекрасным резерватом для

хищных и паразитических форм. Так, процент зараженных паразитами особей озимой совки в 2-7 раз выше на полях ржи, расположенных рядом с полями клевера.

Особенно благоприятны для повышения устойчивости агроценозов посевы люцерны. Так, показано, что зараженность вредителями зерновых культур поблизости от полей люцерны снижается втрое. В засушливых районах значение полей люцерны, в частности для повышения устойчивости агроэкосистемы хлопчатника, ещё более очевидно. Энтомофаги в целом естественно менее специализированы по отношению к флористическому комплексу, чем фитофаги, поэтому при необходимости увеличить число энтомофагов на хлопчатнике рекомендуется скашивать частично посевы люцерны, находящиеся поблизости. Тогда значительная часть энтомофагов переходит с люцерны на хлопчатник. При скашивании поля люцерны энтомофаги могут пострадать по механическим причинам. Поэтому разработано специальное вибрационное устройство, прикрепляемое к косилке и отпугивающее насекомых. Комплекс энтомофагов на люцерне следует сохранять возможно дольше, поэтому рекомендуется скашивать не сразу все поле, а лишь отдельные полосы на нем.

### **10.7. Привлечение энтомофагов на поле.**

Важнейший аспект управления популяциями естественных врагов – это их привлечение на поле. Мы уже отмечали выше роль цветущих растений в этом процессе. Однако энтомофаги могут привлекаться феромонами их жертв. Например, синтетический феромон калифорнийской щитовки может повысить численность коровки-хилокоруса на плантации в 2-7 раз и увеличить паразитирование проспальтеллой в 2-9 раз. В ряде случаев привлекательным может быть запах растения, на котором питается жертва – фитофаг. Так, ароматические компоненты сока хлопчатника привлекают златоглазок. Эти же объекты могут привлекаться и искусственной падью (слабым раствором дрожжей и сахара в воде), имитирующей выделения тлей.

Естественно, что энтомофаги не заселяют поле, если на нем нет или не-

достаточно подходящего для них корма. Особенно это касается относительно специализированных хищников и паразитов. При такой ситуации нередко возникает разрыв между скоростью размножения вредителя r-стратега и функциональной реакцией энтомофага. Энтомофаги скапливаются на поле с запозданием, когда они уже не могут сдержать «выскользнувшую» из-под их контроля популяцию вредителя. Предложены различные способы, позволяющие привлечь энтомофагов на поле еще до массового размножения вредителя.

Наиболее перспективным представляется прием, разработанный В.Г. Коваленковым, когда на поле заранее вносится в достаточном количестве альтернативный хозяин, не имеющий прямого отношения к сельскохозяйственной культуре. В его опытах на полях с томатами, перцем, кукурузой, капустой, а также во фруктовых садах помещали специальные кассеты с гусеницами мельничной огневки – обычного лабораторного хозяина при разведении паразитов на биофабриках. На 1 га посевов приходилось 15 таких кассет. В результате зараженность паразитами хлопковой совки, кукурузного мотылька, яблонной плодовой жорки была примерно на том же уровне, что при выпуске искусственно разведенных на биофабрике энтомофагов. Однако, совершенно очевидно, что этот способ защиты оказывается дешевле. Предложенный В.Г. Коваленковым прием идеален потому, что совмещает в себе одновременно и привлечение естественных энтомофагов на поля, и поддержание их популяций.

Более сомнительно, хотя и дает иногда хорошие результаты, искусственное заселение культурных растений фитофагом-вредителем, когда численность этого фитофага в поле еще очень мала. В результате функциональная реакция энтомофагов начинается раньше и ускользание популяции вредителя может и не произойти. Здесь явно просматривается аналогия с медицинской вакцинацией. Так, пробовали цитрусы на плантации заранее заражать разведенной в лаборатории щитовкой *Saissetiola oleae* (Bern.) с тем, чтобы привлечь и поддержать естественную популяцию ее паразита

*Metaphycus helvolus* (Corp.). Более стабильный успех был получен при заражении клубники растительноядным клещом *Steneotarsonemus pallidus* (Banks), что приводило к массовому появлению на клубнике хищных клещей *Typhlodromus reticulatus* Oud. К сожалению, эти исследования, по-видимому, не были продолжены, возможно, по психологическим причинам, Представьте себе реакцию сельскохозяйственного работника, когда мы искусственно заражаем плантацию опасным вредителем! В этом отношении сходны предложения сажать рядом с сельскохозяйственными растениями другие, которые могут долго и устойчиво поддерживать популяцию вредителя и, тем самым сохранять постоянное присутствие паразитов. Так рекомендовалось поблизости от citrusовых садов размещать посадки олеандра, или же плюща. Оба эти растения часто заражаются щитовками. Не исключено, что подобные «рассадники» вредителей поставляют на плантации не только и не столько паразитов, но и самих вредителей.

В некоторых случаях популяция энтомофага поддерживается благодаря другим вредителям на той же культуре или поблизости от нее. Так, капустная моль *Plutella maculipennis* Curtis успешно подавляется на своем кормовом растении хищниками-афидофагами в том случае, если на самой капусте или поблизости на других растениях много тлей. Вообще, проблема альтернативных хозяев, наряду с обеспечением успешной зимовки – одна из самых важных в управлении популяциями естественных врагов. Конечно, не обязательно при этом использовать именно вредителей самого культурного растения. Паразиты, а тем более хищники, очень редко бывают монофагами. Так, наездники-теленонины, заражающие яйца клопа черепашки и обеспечивающие гибель значительной части его популяции, поливольтинны, клоп-черепашка имеет одно поколение в год. Это означает что теленомины как до весеннего появления черепашки на поле, так и после полного созревания ее яиц, используют других хозяев, Таковыми являются относительно крупные клопы семейства Pentatomidae – ягодный клоп, итальянский клоп и другие. Эти клопы широко распространены, но, скорее всего не являются r-стратегами, не

дают вспышек массового размножения и, за редкими исключениями, мало вредят сельскохозяйственным растениям. Интересно, что привлекательность этих альтернативных хозяев может зависеть от их пищевых растений. Так, паразит *Trissolcus grandis* Thorns, заражает яйца ягодного клопа на табаке на 70% и почти не заражает яйца того же вида на подсолнечнике. Наоборот, *Telenomus chloropus* Thorns, на подсолнечнике заражает до 60-90% яиц этого вида, и только 0,3-5,0% - на табаке. На посевах пшеницы оба вида «работают» одинаково успешно.

### **10.8. Дополнительные хозяева и жертвы энтомофагов.**

К сожалению, биология большинства альтернативных хозяев (жертв) изучена совершенно недостаточно. Это происходит, по-видимому, потому, что эти насекомые не являются вредителями, не уничтожают сами вредителей и вообще не живут на сельскохозяйственных угодьях, если они не связаны с сорняками. О таких объектах обычно сообщается, что они «не имеют практического значения». Тем не менее, именно управление их популяциями может оказаться решающим для постоянного сохранения устойчивости агроэкосистемы.

Особое внимание следует обратить на кормовые растения этих насекомых. Не исключено, что понадобится искусственно поддерживать ту стадию сукцессии в естественном биотопе, которая соответствует расцвету этих растений. Не следует думать, что это нарушение природных экосистем. Скорее, это будет имитацией воздействий на природу ныне не существующих элементов экосистем, а именно крупных растительноядных млекопитающих, таких как мамонты, носороги, олени, туры, в большом количестве населявших умеренную зону до появления там человека. Можно также искусственно провоцировать вспышки массового размножения фитофагов этих растений. Известно, что нарушенный баланс удобрений, особенно при избытке азотистых веществ, приводит к массовому размножению тлей, а также других сосущих насекомых. Следовательно, небольшое количество азотных удобрений в природном биотопе может привести к массовому размножению тлей на ди-

ких растениях. Колонии таких тлей, возможно, и не являющихся вредителями культурных растений, могли бы служить мощным источником афидофагов для близлежащих полей.

### **10.9. Взаимодействия между энтомофагами.**

При управлении популяциями естественных врагов необходимо также обращать внимание на возможность взаимодействий между ними. Так, многие широкораспространенные жужелицы и жуки-стафилины являются хищниками-генералистами. Они поедают всех доступных им членистоногих, оказавшихся по тем или иным причинам на поверхности почвы, в том числе и разнообразных пауков и личинок златоглазок. Личинки же златоглазок не трогают ни пауков, ни жужелиц, хотя и поедают, кроме тлей, являющихся их основной пищей, также яйца многих насекомых. Пауки активно уничтожают личинок златоглазок и других пауков, которые меньше их по размерам, т.е. пауков других видов и ювенильных особей своего же вида. Конечно, такое хищничество существенно ограничивается ярусностью местообитаний.

Таким образом, управление популяциями естественных врагов вполне реально. Предложен ряд конкретных мер, которые в принципе могут повысить численность этих членистоногих в агроэкосистеме. К сожалению, значительная часть этих рекомендаций остаются непроверенными и пока не могут быть приняты практикой сельского хозяйства. Общая система управления популяциями естественных врагов, обеспечивающая им надежную перезимовку, успешное заселение полей, постоянное наличие пищи в виде альтернативных жертв или хозяев, еще не разработана ни для одного вида хищников или паразитов.

### **10.10. Воздействие некоторых сельскохозяйственных мероприятий на естественных врагов.**

В этом разделе рассматривается влияние на естественных врагов пестицидов, фунгицидов, гербицидов, удобрений, орошения и некоторых других приемов растениеводства.

Как правило, комплексы членистоногих восстанавливаются на поле че-



рез некоторое время после его обработки инсектицидами. При этом, как отмечалось выше, сначала возобновляются популяции фитофагов, беспрепятственно размножающихся до тех пор, пока хищники и паразиты не заселят поле. Это объясняется не только их меньшей способностью к миграциям (что сомнительно), но уходом энтомофагов с поля из-за малого количества жертв. Так, после обработки фруктового сада перметрином популяции фитофагов полностью восстанавливаются через два месяца, становление же популяций энтомофагов идет значительно медленнее. Афидофаги хорошо приспособлены к поиску разрозненных колоний тлей, поэтому их миграционные способности выше, чем у других хищников. Комплекс афидофагов после обработки пестицидом восстанавливается всего за две недели. Однако даже за это время тли, оставшиеся на поле или прилетевшие на него извне, могут размножиться в таком количестве, что их популяция «ускользнет» из-под пресса энтомофагов.

Пестициды особенно опасны для естественных врагов, прежде всего для перепончатокрылых с их интенсивным обменом веществ. Конечно, обработки химическими препаратами дают совершенно очевидный положительный эффект для растениеводства сразу же после их применения, более поздние ситуации здесь обычно не учитываются. Так, после обработки рисовых плантаций инсектицидом широкого действия против огневки *Snaphalocrocis medinalis* Guinee. выживаемость гусениц этого вида была равна 10%, а без применения пестицидов – 88%. Однако гибель энтомофагов и сравнительно медленное восстановление их популяций привели к значительному повышению выживаемости гусениц старших возрастов. В итоге, популяция вредителя была более многочисленной на обработанных пестицидами полях риса.

Правда, имеется информация, что на небольших участках (0,2-0,5 га) обработка инсектицидами приводит в дальнейшем к более высокому соотношению биомасс энтомофагов и фитофагов, чем на необработанных участках. Вряд ли возможно создание химических пестицидов, уничтожающих только один вид и не поражающих энтомофагов и/или их альтернативных хо-

зьев (жертв). Относительно узко направленные пестициды существуют, но они, как правило, очень дороги, а их полная безопасность для окружающей среды и человека может быть поставлена под сомнение.

По-видимому, более перспективны в плане сохранения естественных врагов биологически активные вещества (БАВ). В еще большей степени безопасно для энтомофагов использование феромонов для дезориентации вредных насекомых.

Безусловно, особенно «мягкими» пестицидами являются микробиологические препараты. Дендробациллин, и лепидоцид при употреблении в поле не влияют на численность полезных насекомых – бракона, златоглазок и коровок. Битоксибациллин (БТБ) все же существенно уменьшает популяции этих энтомофагов, особенно бракона. Наиболее вероятная причина гибели полезных насекомых – это содержание в БТБ экзотоксина. По-видимому, именно микробиологические и вирусные препараты, а также паразитические нематоды, наряду с некоторыми искусственно разведенными энтомофагами, должны быть резервными экологически безопасными средствами для спасения урожая в случае прорыва по каким-либо причинам естественной защиты. При этом следует помнить, что все эти средства могут при неаккуратном их использовании нанести существенный вред популяциям альтернативных жертв (хозяев). Выпущенные же в слишком большом количестве искусственно выращенные хищники и паразиты могут также существенно подорвать популяции естественных врагов.

Гербициды относительно мало влияют на численность полезных насекомых. По-видимому, также мало выражено влияние фунгицидов на полезных членистоногих, хотя и есть сообщения о гибели некоторых видов гусениц от них.

Удобрения могут существенно влиять на численность насекомых. Так, употребление органических удобрений на поле привлекает многих хищных членистоногих, особенно жужелиц и стафилинид, так как в навозе и перегное содержится много копрофагов и детритофагов, служащих им пищей. На поле

после внесения таких удобрений прилетает много мух, являющихся пищей для пауков. Минеральные фосфорно-калийные удобрения могут быть токсичными для некоторых фитофагов, но мы не нашли информацию об их влиянии на естественных врагов.

Орошение существенно отражается на жизни всей агроэкосистемы. Показано, что слабый полив замедляет развитие и созревание растений, что благоприятно для быстрого роста популяции тлей и их «ускользания» из-под контроля афидофагов. Обильный полив нередко приводит к повышенной смертности тлей от грибных заболеваний, возникающих в результате повышенной влажности. При чрезмерном же поливе в воде погибают многие паразиты и хищники.

Отмечено, что естественные враги существенно страдают от пыли, покрывающей растения поблизости от грунтовых дорог.

Наконец, следует обратить внимание на весьма распространенный прием – сжигание растительных остатков с имеющимися в них вредителями. Так, в садоводстве практикуется сбор бутонов, зараженных долгоносиком *Anthonomus pomorum* L., которые потом сжигают. Гораздо более целесообразно было бы сохранять эти бутоны в мелкосетчатых контейнерах, из которых могли бы выйти паразиты, а сами долгоносики остались бы внутри.

### **Тема 3. ПРИРОДНЫЕ РЕСУРСЫ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ АГЕНТОВ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ**

#### *Лекция 11. Насекомые паразитоиды*

##### **11.1. Роль естественных врагов в подавлении вредителей.**

Хорошо известно еще со времени самых ранних свидетельств об отношениях типа паразитоид – хозяин и хищник – жертва, что самый важный фактор, препятствующий организмам (в данном случае насекомым) захватить весь земной шар, - это смертельные схватки между ними. Многие насекомые-вредители, конкурирующие с человеком, повреждая или уничтожая его пищу и растительное волокно, хорошо заметны, в то время как полезные организмы, как правило, действуют скрытно и незаметно. Только когда размножение вредителей принимает размеры эпизоотии или когда новый вредитель попадает в ранее свободную от него область, становится заметным отсутствие или скудность полезных организмов. Де Бах подчеркнул этот факт, сравнив количество действительных экономически важных насекомых-вредителей и количество потенциальных, сдерживаемых своими естественными врагами, с частями айсберга. Видимая верхушка айсберга, составляющая около 1 % потенциальных насекомых-вредителей, может казаться огромной и впечатляющей, но она незначительна по сравнению с гигантской глыбой льда, невидимой для нас и представляющей 99% потенциальных вредителей, подавленных благодаря естественному регулированию.

Биологическое подавление вредных насекомых в его первичном, или классическом, смысле состоит в направленном использовании полезных организмов. Эти полезные организмы распадаются на несколько категорий: сюда входят беспозвоночные, такие, как паразитоиды, нематоды и хищные насекомые; патогенные микроорганизмы, такие, как вирусы, бактерии, грибы, риккетсии и простейшие; а также позвоночные хищники, такие, как птицы, рыбы, питающиеся насекомыми млекопитающие и амфибии.

Рассмотрим отдельные группы организмов и их роль в подавлении вредителей.

### **11.2. Паразитоиды как энтомофаги.**

Многие годы термины «паразитические насекомые» и «паразитоиды» использовались как синонимы, хотя каждый автор немного изменял определение термина, приспособлявая его к своим нуждам. В целом паразитоид – это насекомое, паразитирующее на членистоногом. Эскью определяет протелических паразитов как насекомых, являющихся паразитами только на незрелых стадиях, а паразитоида – как особый случай протелического паразита, живущего на беспозвоночном хозяине, который при этом почти всегда гибнет. В программах классического биологического подавления вредных насекомых паразитоидов обычно использовали в 2 - 4 раза чаще, чем хищников. В русскоязычной литературе термин паразитоид часто заменяется на паразит.

Суитмен привел 5 отрядов, включающих около 86 семейств, паразитирующих на членистоногих (в основном на насекомых). К пяти отрядам, в которых известны паразитоиды, относятся Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera и Strepsiptera, но в биологическом подавлении вредных насекомых используются представители отрядов Hymenoptera и Diptera, особенно первые из них.

Отряд Hymenoptera содержит примерно 200 000 видов, крайне различных по своей биологии. Предполагают, что описано лишь около 30% паразитических видов, а из этого числа сведения по биологии имеются лишь примерно для 3% видов. Примерно половина семейств, имеющих в своем составе энтомофагов, относится к паразитоидам, а виды, в основном используемые в классических программах биологического подавления вредных насекомых, относятся к надсемействам Ichneumonoidea (семейства Ichneumonidae и Braconidae) и Chalcidoidea (много семейств). Интродуцированные перепончатокрылые паразитоиды обеспечили 66% всех успешных программ биологического подавления вредных насекомых.

В семейство Ichneumonidae входят в основном самые крупные из полезных перепончатокрылых, связанных с личинками и куколками вредителей, но в нем есть и много мелких видов. Ихневмонид можно отличить от близких родственников, принадлежащих сем. Braconidae, по жилкованию крыла. Ихневмонида, как правило, имеет две возвратные жилки, если же есть только одна, то их брюшко в три раза длиннее остальной части тела. Это обычно черные или желтовато-коричневые насекомые с точками или полосками белого, желтого или красного цвета, имеющие длинные нитевидные антенны. Вертлуги двучлениковые, средние и задние тазики часто увеличены. Брюшко чаще всего вытянутое, яйцеклад либо незаметен, либо имеет несколько сантиметров в длину в зависимости от вида.

Бракониды в среднем, как правило, значительно мельче ихневмонид. Их передние крылья имеют одну возвратную жилку или совсем ее лишены. Окрашены они обычно не так ярко, как ихневмонида. По другим характеристикам они сходны с ихневмонидами, но их антенны обычно не столь нитевидны.

Надсемейство Chalcidoidea включает много семейств паразитических перепончатокрылых, сюда входят самые мелкие и самые многочисленные из известных видов. Они имеют коленчатые антенны, а их пронотум по бокам не доходит до основания крыльев. Обычно тело насекомого не опушено или покрыто редкими волосками и имеет металлический оттенок. Брюшко короткое, почти округлое, стебелек очень тонкий. Крылья почти лишены жилок.

Как уже говорилось, двукрылые (отряд Diptera) занимают второе место после перепончатокрылых по важности в программах биологического подавления вредных насекомых. Указываются следующие семейства, включающие только паразитические виды: Cyrtidae, Nemestrinidae, Pipunculiidae, Conopidae, Pyrgotidae и Tachinidae. Семейство Bombyliidae содержит в основном паразитические виды. В программах ввоза для подавления вредителей самую важную роль играет семейство Tachinidae. Со-

гласно Эскью, всего известно около 1500 видов тахинид.

Тахиниды внешне напоминают комнатных и мясных мух, но отличаются от них, как правило, голыми аристами и присутствием на основании брюшка крупных щетинок. Жилки часто не доходят до задних краев крыльев. Это обычно сильные насекомые с ногами, покрытыми многочисленными щетинками, некоторые виды ярко окрашены.

### 11.3. Биологические взаимоотношения.

Биологические взаимоотношения между перепончатокрылыми и двукрылыми паразитоидами и хозяевами крайне разнообразны. Настоящие яйцевые паразитоиды – это особи, откладывающие свои яйца в яйца хозяина, из которых затем выходит потомство паразитоида. Видимо, наиболее известные примеры – это виды рода *Trichogramma*, которых часто используют, выпуская их методами наращивания и наводнения для борьбы со многими видами чешуекрылых хозяев. Виды *Ooencyrtus* тоже настоящие яйцевые паразитоиды различных чешуекрылых. В таблицах яйцевых паразитоидов обычно обозначают буквой *E*. Другие яйцевые паразитоиды, например бракониды *Chelonus annulipes* Wesmael, живущие на кукурузном мотыльке *O. nubilalis* (Hubner), откладывают яйца в яйца хозяина, но развитие и выход насекомых завершаются только после того, как хозяин достигает стадии гусеницы. Такие паразитоиды обозначаются  $E_L$ . Если такой паразитоид выходит из куколки хозяина, он обозначается  $E_P$ . Настоящие личиночные паразитоиды обычно откладывают яйца на личинки хозяина, а потомство их завершает развитие в этих личинках и выходит из них. Такие паразитоиды обозначаются буквой *L*. Другие паразитоиды, откладывающие свои яйца на личинки хозяина, в них или вблизи от них, выходящие из куколок хозяина, обозначаются буквами  $L_P$ . Настоящие куколочные паразитоиды откладывают яйца в куколки хозяина и выходят из них же. Их обозначают буквой *P*. Встречаются, хотя и нечасто, и паразитоиды взрослых хозяев. *Blaesoxipha kellyi* (Aldrich), паразитоид саранчи, откладывает личинку в хозяина на лету, и зрелая личинка выходит из мертвого

имаго. Таких паразитоидов обозначают буквой *A*.

Качественные взаимоотношения между паразитоидами и их хозяевами выражаются в различных формах паразитизма – некоторые из них уже были перечислены. Паразитоиды бывают одиночными; каждая особь в этом случае способна завершить свое развитие в одиночку в хозяине или на нем, что мы наблюдаем у многих крупных наездников, например у *E. amictorius*, живущего на сосновом пилильщике. Они могут быть групповыми; это значит, что несколько особей потомства завершают свое развитие на одном хозяине или в нем. Более высокую степень группового паразитизма представляют паразитоиды, откладывающие в хозяина одно или всего несколько яиц, из которых затем развиваются сотни или тысячи особей паразитоида. Таковы виды, обладающие полиэмбрионией, часто предлагаемые как кандидаты для участия в программах биологического подавления вредных насекомых. И одиночные, и групповые паразитоиды могут быть эндопаразитоидами или эктопаразитоидами – первые завершают развитие внутри хозяина, вторые питаются, находясь на нем снаружи. Эндопаразитоиды тлей часто выходят из хозяина через отверстие с откидной крышечкой, прорезаемое в брюшке хозяина.

Упомянем еще несколько терминов, связанных с взаимоотношениями в пищевых цепях, которые часто используются в программах биологического подавления вредных насекомых, особенно когда речь идет об интродукции, методах распространения подавляющих агентов и контроля результатов. Наиболее интересны для нас так называемые первичные паразитоиды, т.е. насекомые, кормящиеся на виде-вредителе или внутри него независимо от его местообитания. Некоторые из первичных паразитоидов изредка выступали также как вторичные. Другие паразитоиды всегда бывают только вторичными или третичными. Все паразитоиды, находящиеся выше первого (первичного) уровня, называются сверхпаразитоидами, т. е. паразитоидами паразитоидов. Многие из сверхпаразитоидов паразитируют непосредственно на своих хозяевах, а другие действуют косвенным путем, откладывая



яйца на насекомом-хозяине, на котором уже присутствует другой паразитоид, в нем или вблизи от него.

Перезаражение – это явление, при котором в хозяине или на нем образуется большее число особей какого-то паразитоидного вида, чем хозяин может поддерживать. Многочисленные паразитоиды обычно появляются в результате повторных нападений на хозяина разных самок одного вида. Это часто наблюдается в природе на личинках соснового пилильщика, каждая из которых может нести несколько макротипических яиц тахиниды *D. lophyri*. Хотя из всех яиц выходят личинки, которые проникают через покровы хозяина, до взрослой стадии доживает только одна из них. Подобная же ситуация встречается у перепончатокрылых паразитоидов, правда, многие из них избегают перезаражения, так как способны отличать уже зараженных хозяев от еще незараженных либо по запаховым меткам, оставленным яйцекладами самок, которые уже отложили яйца в хозяина, либо органами чувств, которые расположены на яйцекладе. Групповые паразитоиды тоже страдают от перезаражения: если их соберется слишком много в одном хозяине, то размер взрослых особей может уменьшиться, а смертность увеличиться.

Множественный паразитизм (мультипаразитизм) – это ситуация, при которой в одном или на одном и том же хозяине в одно и то же время встречаются особи двух или нескольких видов паразитоидов. В результате одна из особей гибнет из-за прямых схваток, помех развитию или какого-либо другого фактора смертности, но не из-за сверхпаразитизма. Многие из тахинид, первичных паразитоидов еловой листовертки-почкоеда, конкурируют с паразитоидами-наездниками в случае как внутреннего, так и наружного заражения. Гусеницы листовертки-почкоеда, на которых видны наружные паразитоиды *P. fumiferanae*, часто содержат и внутренних паразитоидов – тахинид родов *Lypha*, *Omotoma* и *Madremyia*. Последний, всегда самый конкурентоспособный, может уменьшить эффективность *P. fumiferanae* почти на 3%. Другая форма множественного паразитизма – так

называемый клептопаразитизм – выражается в том, что какой-то паразитоид предпочитает пиратским образом нападать на хозяина, уже зараженного паразитоидом другого вида.

Аутопаразитизм, или адельфопаразитизм, - это способ развития, при котором паразитоиды используют в качестве хозяина особей своего собственного вида и выкармливают на них часть потомства. Пример такой ситуации – развитие *Encarsia formosa* Gahan, первичного эндопаразитоида тепличной белокрылки *Trialeurodes vaporariorum* Westwood, самцы которого развиваются как внутренние сверхпаразитоиды личинок самок собственного вида в тех случаях, когда белокрылка становится редкой. Встречаются такие виды и среди афелинид в родах *Coccophagus* и *Prospattella*, но здесь эти связи гораздо сложнее.

Следует упомянуть еще несколько категорий взаимоотношений паразитоид – хозяин. Некоторые паразитоиды, называемые монофагами, специфичны к одному конкретному хозяину. Например, паразитоид-наездник *M. tenthredinis* Morley считается специфичным к листовенничному пилильщику *P. erichsonii* (Hartig). Другие паразитоиды связаны с несколькими, часто близкородственными между собой хозяевами (например, видами одного рода). Их называют паразитоидами-олигофагами или стенофагами. Третья категория – паразитоиды-полифаги, способные развиваться на множестве разных хозяев. Например, *Compsilura concinnata* (Meigen), паразитоид из тахинид, ввезенный в США для борьбы с непарным шелкопрядом, был отмечен примерно на 200 хозяевах. Многие из олигофагов и полифагов гетероксенны, т.е. для завершения нескольких поколений каждый год им требуется смена хозяев. Так, тахинида *C. auricaudata* в канадской провинции Британская Колумбия перезимовывает в куколке такого хозяина, как американская белая бабочка *Hyphantria cunea* (Drury), а весной в норме нападает на моновольтинную еловую листовертку-почкоеда *C. fumiferana*. Листовертка-почкоед перезимовывает в зимовочном убежище в виде гусеницы первого возраста, поэтому осеннему поколению *C. auricaudata* прихо-

дится сохраняться на другом хозяине. Моноксенные паразитоиды, напротив, требуют для развития только хозяина одного вида, например *E. amictorius* (хозяин – завезенный в Америку сосновый пилильщик) и *Drino bohethnica* Mesnil, тахинида, паразитирующая на еловом общественном пилильщике. У одного вида хозяин имеет два поколения в год (поливольтинный), у другого – только одно (моновольтинный), и развитие обоих паразитоидов прекрасно синхронизировано с жизненными циклами хозяев.

#### **11.4. Жизненные циклы некоторых паразитоидов.**

Биология паразитоидов отличается удивительным разнообразием. Особенно это верно в отношении перепончатокрылых паразитоидов, а в какой-то степени и в отношении двукрылых, используемых в программах биологического подавления насекомых-вредителей. Иметь по возможности полные данные по биологии – важнейшее условие успеха любой такой программы. Рассмотрим жизненные циклы нескольких паразитоидов, где предстанут во всей сложности их взаимоотношения с хозяевами.

*Diplostychus lophyri* (Townsend) (Diptera: Tachinidae) – первичный одиночный эндопаразитоид поздних личиночных стадий пилильщика; он является типичным представителем тахинид. Взрослые особи свободноживущи – они разыскивают хозяев, на которых откладывают свои макротипические яйца. Самка откладывает жизнеспособные яйца только после спаривания. В лаборатории продолжительность жизни имаго – примерно 34 дня. Между спариванием и откладкой яиц проходит 6,5 дня, за это время яйцо развивается. Откладка происходит быстро, при этом яйцо обычно попадает в складку покрова хозяина под прямым углом к продольной оси личинки. Эмбриогенез происходит после откладки яйца и за 48 ч личинка пробуравливает тонкий вентральный хорион яйца и покровы хозяина. В месте внедрения образуется дыхательная воронка, увеличивающаяся по мере роста личинки паразитоида. Личинка последнего возраста выходит через дыхательную воронку и начинает продвигаться через жизненно важные органы и ткани хозяина, уничтожая их. Личинка первого возраста ме-

тапнейстична и имеет на задней поверхности последнего сегмента брюшка два маленьких дыхальца, а во втором и третьем возрасте она амфипнеистична и имеет передние и задние дыхальца. Паразитоид зимует обычно в виде личинки второго возраста внутри хозяина, а следующей весной завершает развитие. Зрелая личинка, перед тем как окуклиться внутри кокона хозяина, выполняет любопытную функцию: она мигрирует к переднему концу кокона и своими ротовыми крючками делает там круговую бороздку. Это позволяет взрослому паразитоиду, надув лобный пузырь, выбить образованную личинкой крышечку и выйти из хозяина. *D. lophyri* может быть моновольтинным и поливольтинным в зависимости от хозяина и климатических условий.

Есть много отклонений от такого цикла. Некоторые двукрылые паразитоиды, например *C. auricaudata*, откладывают микротипические яйца на листву, которую позже поедают насекомые-хозяева. Такие виды, как *C. concinnata*, откладывают внутрь хозяев живых личинок, другие откладывают личинок на поверхность почвы или листа. Личинки должны активно разыскивать хозяев, как у *Dexiinae*, или самка должна откладывать их вблизи от хозяев, как у *Macquartinae*. Способ зимовки тоже может быть самым разным. Большинство видов покидает останки хозяина и образует пупарии в почве, как, например, *Omotoma fumiferanae* (Tothill). Некоторые виды, например *D. bohémica*, перезимовывают в виде личинки первого возраста обычно в продольной мускулатуре хозяев, находящихся в состоянии диапаузы. Мелкие личинки, не имеющие дыхательной воронки, поглощают кислород всей поверхностью тела. Позднее, когда их размеры увеличиваются, они могут получать необходимый воздух, разрывая трахеи или воздушные мешки хозяина или даже пробуравливая отверстия наружу через его покровы.

*Itopectis conquisitor* (Say) (Hymenoptera: Ichneumonidae) – распространенный в Северной Америке местный паразитоид, хорошо приспособленный ко многим чешуекрылым хозяевам. Он найден примерно на 82

видах Lepidoptera и на одном виде Coleoptera. Его многократно выводили из завезенного в США соснового пилильщика и отмечали как сверхпаразитоида в коконах наездников и браконид. Свободноживущие имаго разыскивают хозяев в стадии куколки или перед окукливанием и откладывают в них яйца. *I. conquisitor* – первичный одиночный эндопаразитоид-полифаг. В провинции Онтарио он может давать до 5 поколений в год, так что ему требуется смена хозяев. Недавно вышедшие самки обычно охотно спариваются с более старыми самцами. Период созревания яиц до их откладывания длится 8 - 10 дней. В лаборатории при наличии свежих куколок самки продолжают откладывать яйца до самой смерти. Неоплодотворенные самки дают в потомстве только самцов (аррентокия). В яичниках самок, выходящих из хозяев, присутствуют 10 - 20 совершенно развитых яиц, но созревание новых яиц задерживается до того момента, когда самка проколет куколку хозяина и напитается ее содержимым. Для откладки одного яйца самка прокалывает куколки 5 - 6 раз. Продолжительность жизни и плодовитость самок увеличивается при добавочном подкармливании их углеводами и пыльцой. Выращенные в лаборатории самки живут в среднем 56 дней, самцы – 29. Сколько бы яиц ни было отложено в одного хозяина, до взрослой стадии доживает только один паразитоид. За 6 - 12 дней личинки проходят через 5 возрастов, а все развитие личинки и куколки занимает в среднем 15 - 16 дней. В потомстве слегка преобладают самки; их доля обычно зависит от размера хозяина: более крупные куколки хозяина дают преимущественно самок, а более мелкие – самцов.

В надсемейство Ichneumonidea входят виды, значительно отличающиеся по своей биологии от только что описанного. Видам, нападающим на личинок и куколок, скрытых в норках, коконах или под слоем древесины в несколько сантиметров, требуются длинные яйцеклады, чтобы доставать до хозяев. Так, *Megarhyssa* sp. кладет яйца в сверлящих дерево личинок перепончатокрылых, а *Exeristes cotnstockii* (Cresson) – в личинок

соснового побеговьюна, живущих в почках. Такие виды, как *E. amictorius*, не имеют видимого выдвигаемого яйцеклада и частично внедряют свои яйца в покровы хозяина. Яйцеклады часто используются и не по прямому назначению. Например, самка эктопаразитоида *P. fumiferanae* использует свой яйцеклад, чтобы укалывать личинок листовертки-почкоеда еловой и обездвигивать их примерно на 15 мин. За это время она успевает выбрать наиболее подходящий для откладки яиц участок тела личинки. В личинку хозяина внедряется только стебелек яйца, служащий своеобразным якорем для развивающихся личинок паразитоида. Другие виды вызывают у хозяев постоянный паралич. Некоторые паразитоиды-бракониды, например *Habrobracon brevicornis* (Wesmael), образуют питательную трубку, через которую они всасывают жидкости тела хозяина, выделяющиеся после укула яйцекладом.

И браконидам, и ихневмонидам свойственна полифагия. Тем не менее, удалось установить у многих подсемейств предпочтение к определенным хозяевам. Так, к Rogadinae относятся в основном одиночные эндопаразитоиды гусениц чешуекрылых, к Scolobatinae – в основном эндопаразитоиды личинок пилильщиков и т.д. Количество поколений в год может изменяться в зависимости от климатических условий и наличия хозяина. Разные паразитоиды зимуют в разных стадиях жизненного цикла, и для выживания совершенно необходима синхронность циклов паразитоида и хозяина. Известны виды, зимующие на личинках ранних или поздних возрастов, например *Glypta fumiferanae* (Viereck) и *Scambus hispae* (Harris). На стадии куколки зимует, например, *Aphidius fabarium* Marsh, а на стадии имаго – *Phaeogenes hariolus* (Cresson).

*Perilampus hyalinus* Say (Hymenoptera: Chalcidoidea: Perilampidae) – считавшийся раньше малоэффективным паразитоид из надсемейства, включающего виды с крайне разнообразными взаимоотношениями с хозяином, морфологическими характеристиками и особенностями поведения. *P. hyalinus* известен и как первичный, и как вторичный паразитоид, но его

роль как первичного паразитоида до недавнего времени недооценивали. Взрослые паразитоиды, видимо, привлекаются колониями питающихся личинок пилильщика, так как они всегда откладывают яйца вблизи от этих колоний. Яйца откладываются у основания сосновых иголок, обычно два яйца на одну иголку, и приклеиваются слизистым веществом. Личинки пилильщика питаются старой хвоей, на которой находятся яйца паразитоида. В природе личинки паразитоида выходят из яиц через 8 - 10 дней, как раз в то время, когда на месте откладки яиц оказываются питающиеся личинки пилильщика третьего возраста. Личинки паразитоида первой стадии – планидии, – освободившись от хориона, как правило, остаются торчать на иголках, пока к ним не прикоснется личинка хозяина. Они способны к ограниченной подвижности. Как только планидия коснется хозяина, она прикрепляется к нему и некоторое время остается снаружи, но вскоре проникает в гемоцель. Там планидии остаются, пока хозяин образует кокон и зимует в своей предкуколичной стадии. Диапауза планидии нарушается, видимо, когда у личинки хозяина начинается гистолиз. В это время личинка *P. hyalinus* покидает свою внутреннюю среду и начинает наружное питание. Она быстро растет, затем линяет на второй возраст и приобретает типичный гименоцероидный облик. Эта хальцида имеет четыре личиночных возраста, и в последнем из них защитная оболочка или кокон не выделяется. Личинка обычно лежит, тесно прижавшись к личинке хозяина, и в этом положении окукливается. В лаборатории развитие от планидии до имаго занимает 29 дней. Полностью сформировавшиеся особи: прогрызают в коконе хозяина неровное отверстие и выходят наружу. Соотношение полов близко к 1 : 1, с небольшим преобладанием самок. Продолжительность жизни имаго 2 - 5 нед. Сверхпаразитизм у *P. hyalinus* редок и не более 5% всех особей становятся вторичными паразитоидами.

Мы уже отмечали крайнее разнообразие представителей Chalcidoidea. Их хозяева относятся по большей части к Lepidoptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera и Hemiptera. Часть семейств специфична к определенным

группам хозяев: так, Leucospidae паразитируют, видимо, только на одиночных пчелах, а Eucharitidae на муравьях. Трихограмматиды, мимариды и многие ооэнциртиды – яйцевые паразитоиды. Что касается количества поколений в год, способа перезимовывания и репродуктивных особенностей, то Chalcidoidea по разнообразию в общем сравнимы с Ichneumonoidea. Chalcidoidea не раз были крайне важными компонентами в программах биологического подавления вредных насекомых.

### **11.5. Программы массового разведения отдельных паразитоидов.**

Всякая попытка массового разведения паразитоидов с целью последующего выпуска требует большого внимания к мелочам. Необходимо ознакомиться с общей биологией паразитоида, особенно с повадками при спаривании, получить сведения о периоде питания перед откладкой яиц, периоде откладки яиц, продолжительности жизни, соотношении полов, требованиях к пище и влажности, предпочитаемом хозяине.

При массовом разведении различных паразитоидов часто удается в случае трудности получения естественных хозяев использовать неестественных, или виды-заменители. Следующий шаг – перевод паразитоидов на искусственный рацион. Появились многочисленные синтетические питательные среды с известным химическим составом для перепончатокрылых паразитоидов. Здесь первый успех был достигнут с *L. conquisitor*, наездником-эндопаразитом, выращенным в аксенической культуре. Йазгану удалось довести до стадии имаго с нормальной плодовитостью 62% вышедших из яиц личинок. Томпсон выращивал эндопаразитоида из ихневмонид *Exeristes roborator* (F.) в асептических условиях на меридных и голидных средах с известным химическим составом, при этом выживаемость составляла около 80%. И так далее.

В том случае, если не найден искусственный или синтетический источник пищи, требуется также основная информация о биологии насекомого-хозяина, которого мы собираемся использовать. Успехи, достигнутые в разработке искусственной пищи для разведения насекомых-хозяев или на-



секомых-жертв, уже значительны. Многочисленные примеры, имеющиеся в литературе, собраны в разнообразных обзорах.

Необходимо постоянно предупреждать любое загрязнение культуры, защищать материал, предназначенный для размножения и выпуска, от вредных условий среды и стремиться к максимально рентабельному выпуску здоровой продукции. А для всего этого крайне важно, чтобы работа велась под надзором высококвалифицированных исследователей, специалистов в этой области. Крупномасштабное разведение паразитоидов предпринимается в тех случаях, когда из страны происхождения трудно получить крупные собранные в поле популяции, когда нам требуются большие количества насекомых для быстрого распространения по обширным районам или когда желательно повторять колонизацию паразитоидов ежегодно или часто. Этот последний прием применяется для борьбы с быстро размножающимися или постоянно мигрирующими в защищаемую область вредителями, а также при низкой выживаемости паразитоидов во время смены генераций. Большинство программ массового разведения должно проводиться в карантинном режиме, для чего требуется сложное оборудование: специальное здание, приборы для поддержания постоянной влажности и температуры, инкубационные и холодильные камеры, специальные садки и оборудование для каждого содержащегося здесь полезного или вредного вида.

Опустошения, нанесенные еловым общественным пилильщиком лесам на востоке Северной Америки, побудили интродуцировать и размножать для выпуска его первичных паразитоидов. Разведение двух из них – *D. fuscipennis* (Eulophidae) и *D. bohémica* (Tachinidae) – дает хороший пример использования разнообразных методик разведения, поэтому мы кратко их рассмотрим.

*Dahlbominus fuscipennis* (Zetterstedt) (Hymenoptera: Eulophidae) – групповой эктопаразитоид пилильщиков, принадлежащих главным образом к родам *Diprion* и *Neodiprion*. Этот вид разводился для выпуска в Канаде и

США. Исходные популяции были пересланы в Канаду из Европы, а их потомство затем передано специалистам на востоке США. Поскольку *D. fuscipennis* заражает хозяина через кокон, для программы разведения необходимо было получить большое количество здоровых коконов. Вначале их собирали в районах сильного заражения еловым общественным пильщиком. Позже, когда его численность упала, пришлось собирать личинки других видов, например *N. lecontei*, и выращивать их, получая коконы. Самки охотно использовали этих подходящих хозяев для откладки яиц. Перед использованием коконы очищались от мусора и пропускались через зерноочистительную машину, которая удаляла мертвые и пустые коконы. Здоровые коконы обваривали, помещая их на 3 минуты в воду с температурой 58° С. Подобная обработка парализует личинок и частично денатурирует их белки, так что развития личинки до взрослой стадии не происходит, а развитие паразитоидов может продолжаться.

Хотя техника разведения была простой, она требовала большого количества персонала и строгого внимания к деталям. Обваренные коконы подсушивали и на них переносили из садка для разведения самок *D. fuscipennis*. Когда самка выбирала кокон, ее удаляли вместе с ним и помещали в небольшой бьюкс, закупоренный ватой. Затем проводили инкубацию при 25° С и относительной влажности 75%. За день или два паразитоид откладывал все яйца, а развитие личинки или куколки занимало около 15 дней. Длительность развития можно было изменять, варьируя температуры, правда, слишком высокая температура вызывала стерильность у самцов. Обычно каждый кокон давал 25 - 60 имаго. Этот метод использовался в Канаде в течение всей программы разведения. Чтобы накопить взрослых особей для выпуска, инкубированные зараженные коконы через 12 дней переносили в холодильную камеру. Но часть коконов этой партии продолжали инкубировать вплоть до выхода имаго. Вышедших особей подсчитывали отдельно пополам, чтобы можно было оценить, сколько самцов и самок выйдет из коконов, хранящихся в холодильнике. Затем эти ко-

коны вынимали из бьюксов, рассортировывали на кучки с таким расчетом, чтобы каждая из них дала 10 000 имаго *D. fuscipennis*, и помещали в затянутые сеткой выпускные садки. Размножающуюся популяцию паразитоидов держали в специальных непроницаемых для насекомых садках. Такой садок состоит из двух отделений – одного затемненного, другого со стеклянным верхом, – соединенных отверстием. Готовые к размножению имаго выходили из коконов пилильщика в затемненном отсеке и переходили в освещенный. Их можно было использовать для дальнейшего разведения. Метод массового разведения, применявшийся в США, отличался от канадского главным образом исключением бьюксов. Для оценки заражения партии коконов одного определенного дня инкубировали контрольные порции. И при канадском, и при американском методе важно было задержать развитие паразитоидов на определенной стадии, чтобы они не перешли в стадию имаго вплоть до прибытия к месту выпуска. Обычно для перевозки к месту выпуска хватало четырех дней в охлажденном льдом контейнере.

*Drino bohémica* Mesnil (Diptera: Tachinidae) – одиночный эндопаразитоид общественного елового пилильщика, относящийся к тахинидам. Он успешно акклиматизирован в Канаде и остается сегодня важным компонентом комплекса биологических факторов смертности пилильщика. Как и в других программах массового разведения, для этого вида пришлось разработать специальное оборудование. Коппел и Хауз разработали садки для массовой откладки яиц, для инкубации, выращивания и для вылета имаго перед выпуском. Каждый садок для откладки яиц может содержать не менее 50 оплодотворенных самок *D. bohémica* и корм для них – 10%-ный водный раствор меда и кубики сахара. Для массового размножения использовали непитающиеся личинки последнего возраста разных видов пилильщиков. В основном личинок вынимали из коконов и на выдвижном лотке помещали на дно садка для откладки яиц, а после того, как самки паразитоида откладывали на их покровы макротипические яйца, лотки

удаляли. Один работник может обслуживать 4 садка с 200 оплодотворенными самками. При постоянном соблюдении предосторожностей сверхпаразитизм встречался редко.

Зараженных личинок на лотках с ячейками и с сетчатым дном помещали затем для инкубации в садок, состоящий из трех отсеков. Этот садок для инкубации и вылета можно закрыть, затемнив полностью два крайних отсека, содержащих зараженных личинок. Каждый лоток с сетчатым дном имеет 500 ячеек; в крайние отсеки садка входит по 7 таких лотков. Таким образом, в садке помещалось 7000 зараженных личинок. При температуре в лаборатории  $27,7^{\circ}\text{C}$  и относительной влажности 60% жизненный цикл завершался за 25 дней. Зрелые личинки паразитоида выходили из остатков хозяина, пробирались через сетчатое дно лотка и на нижнем сплошном дне образовывали пупарии. Вышедшие имаго привлекались в освещенный средний отсек, где была пища и нужная влажность, из которого их можно было собирать для выпуска или для дальнейшего размножения. Поскольку с пупариями, которые у этого вида особенно хрупки, не приходилось выполнять никаких операций, выживаемость насекомых при таком способе разведения возросла примерно на 20%. Взрослых особей легко удаляли из среднего отсека, отсасывая их с помощью вакуума длинной стеклянной трубкой. Садки с имаго дважды в день опрыскивали из пульверизатора водой, чтобы повысить влажность и снабдить насекомых водой. С помощью описанной методики за сезон получали 20 - 75 тыс. особей имаго.

Виды рода *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) разводились для выпуска в большем количестве и в большем числе стран, чем любые другие паразитоиды. Поэтому, говоря о массовом разведении, их невозможно не упомянуть. Это настоящие яйцевые паразитоиды. Таксономия разных видов трихограмм сложна. Существует много видов и рас этих паразитоидов, и сейчас изучаются их взаимоотношения с хозяевами и требования к местообитанию. Шире всего местные виды этого рода применяются, видимо, в России, но в Мексике, странах Европы, Китае, Калифорнии и

Техасе также ежегодно для выпуска в экспериментах или в поле производятся миллионы особей. Трихограмм можно выращивать на яйцах разных хозяев. В программах массового разведения в США использовали яйца бабочек *Anagasta kuhniella* (Zeller), *Sitotroga cereatella* (Olivier), *Plutella maculipennis* (Zeller) и других. Марстон и сотрудники обсудили преимущества использования для этой цели более крупных яиц большой пчелиной огневки *G. mellonella* (L.). Спенсер и коллеги сконструировали специальную камеру для разведения зерновых молей, в которой за день удается получать 1 млн. яиц. Эти яйца, приклеенные к полоскам бумаги, подставляют трихограммам, готовым к откладке яиц. Через два дня контакта с паразитоидами яйца заменяют свежими. Зараженные яйца можно хранить вплоть до вывоза в поле.

Для борьбы с вредителями сахарного тростника большие количества *Trichogramma* производятся и используются также в КНР. В районах выращивания сахарного тростника организовано около десятка центров разведения. Они дают ежегодно такое количество трихограмм, которого достаточно для 7 – 9-кратного выпуска на 2500 га из расчета 36 - 60 тыс. паразитов на 1 га. Главное достижение китайских специалистов состоит в использовании таких хозяев, яйца которых могут дать много паразитоидов. Одно яйцо *Sitotroga*, вида, используемого в России, США и в других странах, может прокормить лишь одного паразитоида в ходе его развития. В Китае используются яйца клещевинного шелкопряда *Samia cynthia ricini* Boisduval и соснового шелкопряда *Dendrolimus* sp., дающие примерно по 28 паразитоидов каждое. По-видимому, выходящие из них паразитоиды в среднем крупнее, более активны и имеют повышенный репродуктивный потенциал по сравнению с паразитоидами, развивавшимися в мелких яйцах хозяина. Кроме того, в отличие от популяций, разводимых в яйцах *Sitotroga*, в данном случае не происходит уменьшения количества самок в последующих поколениях.

### 11.6. Примеры подавления вредителей с использованием паразитоидов.

В мировой практике насчитывается около 300 случаев полного, почти полного и частичного успеха в программах биологического подавления вредителей посредством ввоза естественных врагов. Перечисляют около 75 вредных видов-мишеней, полностью или частично контролируемых этим способом. По большей части они относятся к Homoptera, Coleoptera, Lepidoptera, Diptera и Hymenoptera. Это число значительно возросло бы, если добавить к нему частично успешные программы и случаи успешного подавления в разных странах одного вида-мишени, например кровавой яблонной тли.

Могут быть названы программы по борьбе с червецом *Pseudococcus citriculus* и щитовкой *Chrysomphalus aonidum* L. в Израиле, с червецом Комстока, щитовкой *Lepidosaphes beckii* New., червецом *Antonina gratnini* Mask., фиолетовой щитовкой, красной померанцевой щитовкой *Aonidiella aurantii* Mask, и ореховой тлей в континентальной части США, с восточной плодовой мухой и тлей *Chromaphis juglandicola* Kalt. на Гавайях, с восковой ложнощитовкой *Ceroplastes rubens* в Японии, с цитрусовой белокрылкой в Мексике, с зимней пяденицей в Канаде, с щитовкой *Chrysomphalus dictyospermi* Movg. в Греции и с тлей *C. juglandicola* в Австралии. Почти все эти программы считаются вполне успешными, а ведь были еще и частично успешные кампании.

## ***Лекция 12. Нематоды, хищные насекомые и другие беспозвоночные***

### **12.1. Нематоды.**

Обычно ассоциированных с насекомыми и применяемых для их подавления круглых червей (Nematoda) рассматривают вместе с микробными патогенами. Но делается это скорее по недоразумению. Первые сведения об ассоциированных с насекомыми нематодах опубликованы примерно в середине XVIII века. Ван Цвалювенберг собрал имеющиеся в литературе данные по этому вопросу. Он обнаружил приблизительно 420 случаев связи нематод с насекомыми. Уэлч сделал сводку мировой литературы по этому вопросу до 1964 г. В более поздней сводке Поинара собрано около 3142 случаев взаимоотношений насекомых с нематодами.

Хотя между различными авторами существуют разногласия в отношении систематики некоторых родов и высших категорий нематод, положение видов, потенциально пригодных для использования в программах биологического или интегрированного подавления вредителей, уже установлено. Нематоды имеют обычно веретеновидную или червеобразную форму, рот терминальный, расположенный на закругленной голове, хвост сужается к заостренному концу. Эти раздельнополые беспозвоночные представляют собой несегментированные многоклеточные организмы, обладающие двусторонней симметрией. Дается простое общее правило для определения энтомогенных нематод по их размеру и количеству. В соответствии с этим правилом, если в насекомом найден только один червь, и его длина 30 см, то это либо мермитида, либо волосатик. Если в насекомом один или два червя длиной около 2-3 см, то это тоже, вероятно, мермитиды. Если же в насекомом найдена одна или несколько нематод длиной около 1-5 мм и примерно 1-10 тысяч мелких червей длиной около 0,5 мм, то это, вероятно, нематоды из сферуляриид. Если при вскрытии насекомого внутри его обнаружена беловатая масса и около 100 тысяч мелких нематод длиной около 0,2 мм и несколько более крупных длиной 1-5 мм, то это, скорее всего, *Neoaplectana*. Наиболее интересны с

точки зрения программ биологического подавления вредных насекомых виды семейств Mermithidae (*Reesimermis*), Neotylenchidae (*Deladenus*) и Steinernematidae (*Neoaplectana*).

Особь упомянутых выше 27 семейств и более высоких категорий энтомогенных нематод ассоциированы с насекомыми, принадлежащими к 19 отрядам. Во взаимоотношениях нематод с насекомыми-хозяевами выделяют три основных типа: 1) форезию, 2) облигатный паразитизм и 3) факультативный паразитизм. Форезия – это просто использование насекомого-хозяина как средства передвижения, когда нематода находится некоторое время на насекомом или внутри него. При облигатном паразитизме живое насекомое-хозяин позволяет нематоды довести развитие до такой стадии, когда она перестает нуждаться в питании. Затем паразит может стать свободноживущим и созреть во внешней среде. Примером облигатных паразитов, интересующих специалистов по биологическому подавлению, являются мермитиды. При факультативном паразитизме нематода может либо заражать здоровых насекомых, либо развиваться во внешней среде. Представители факультативных паразитов, интересные с точки зрения биологического подавления вредителей, имеются в семействах Steinernematidae и Neotylenchidae. Пойнар так распределяет энтомогенных нематод: 13 групп могут быть форетическими (8 из них только форетические); 14 групп могут быть облигатными (12 из них только облигатные) и 7 групп могут быть факультативными. Семейство Rhabditidae имеет своих представителей в каждой из этих групп.

Большинство нематод, наносящих вред своим хозяевам-насекомым, являются эндопаразитами. Они встречаются в гемоцеле, кишечнике, мальпигиевых сосудах, яичниках и в других органах. Заражение может быть пассивным, когда восприимчивый хозяин случайно съедает яйца или инвазионных личинок, или активным, когда инвазионные личинки проникают через кутикулу хозяина. В последнем случае нематода инвазионной стадии должна двигаться, чтобы найти подходящего хозяина, но является ли это движение направленным или случайным, не очень понятно. Деятельность нематоды



внутри хозяина может привести к серьезным повреждениям либо из-за недостаточного питания хозяина, либо из-за нарушения целостности и работы органов. В результате этой деятельности замедляется рост насекомых, уменьшается их активность и снижается плодовитость, а иногда они становятся стерильными или среди них появляются интерсексы. Вместе с тем не исключено, что механическое разрушение тканей хозяина, удаление из тела хозяина жизненно важных для него жидкостей или проникновение через поврежденный покров других вредных организмов приведут хозяина к гибели.

Сейчас хорошо известно, что в естественных популяциях насекомых присутствуют многие виды нематод. Мы знаем их важность и эффективность. Их потенциальная ценность как управляемых агентов подавления – либо самостоятельных, либо в комплексе с другими агентами в интегрированных программах в последнее время привлекла должное внимание.

В первых полевых опытах с видами рода *Neoplectana* использовалась *N. glaseri* Steiner в основном против личинок японского жука *P. japonica* Newman. Численность личинок после проведения этой программы упала на 40%. Позже для подавления японского жука стали использовать патогенные микроорганизмы (бактерии), и интерес к нематодам пропал, хотя уже были накоплены ценные данные о *N. glaseri* Steiner, в том числе о разных аспектах ее жизненного цикла, биологии, массовом разведении, распространении и т.д. Эти данные послужили основой для опытов с линией DD-136 нематоды *N. carpocapsae*, которые начали проводить несколько позже. Сообщается об опытах против 19 вредных насекомых. В число хозяев в этих опытах входят представители Lepidoptera, Coleoptera и Diptera. Нематода *N. carpocapsae* впервые была выделена Я. Вейзером из гусениц яблонной плодожорки, собранных в Чехословакии. Датки и Хоу описали паразитическую нематоду из того же хозяина, собранного в штате Виргиния (США), и обозначили ее DD-136. Шмиге, подробно изучив морфологию этой нематоды, предположил, что чешская и американская нематоды идентичны. Тем не менее, нематоды из США сохраняют либо обозначение DD-136, либо данное им позже название

*Neoplectana dutkyi* Jackson.

Инвазионные личинки *N. carpocapsae* в норме поглощаются насекомыми-хозяевами. Попав в просвет кишечника, они проходят через стенку пищеварительного тракта в гемоцель. Здесь нематода выпускает через анус бактерии, вызывающие смерть хозяина от септицемии через 24-28 часов. Нематоды питаются размножающимися бактериями и тканями мертвого хозяина. В полости тела хозяина они усиленно размножаются и дают несколько поколений. В конце концов появляются личинки в чехле (несброшенной личиночной шкурке предыдущей стадии), содержащие бактерии. Они покидают мертвого выеденного хозяина, и если им встретится новый подходящий хозяин, то процесс повторяется. Весь жизненный цикл занимает 5-8 дней. В одной гусенице большой пчелиной огневки *G. mellonella* может вырасти не менее 100 000 переживающих личинок. Новые методы разведения, в которых используется готовый корм для собак, позволяют недорого производить большие количества нематод.

Полевые испытания *N. carpocapsae* линии DD-136 против сельскохозяйственных и лесных вредителей дали разные результаты. В опытах с яблонной плодовой жоржкой, совкой *Heliothis virescens* (F.) и другими видами была зарегистрирована 60%-ная смертность личинок, в то время как в опытах со многими другими видами насекомых-вредителей никакого экономически существенного уменьшения численности личинок вредителя или наносимого ими вреда не наблюдали. Исходя из требований нематод к влажности, считают, что их следует применять либо во влажных микроместообитаниях, либо в сочетании с веществами, повышающими влажность или в комбинации с патогенным микроорганизмом, например *B. thuringiensis* Berliner.

Мермитиды – паразиты комаров – распространены во всем мире и в 63 видах-хозяевах найдено свыше 20 видов мермитид. Они являются облигатными паразитами, поэтому большинство видов с трудом поддается недорогому массовому разведению. В связи с этим ими стали серьезно интересоваться как агентами биологического подавления вредных насекомых толь-

ко в последние годы. Но потенциально они перспективны, так как в общем хорошо приспособлены к своим хозяевам и довольно специфичны к ним. Кроме того, выходя из хозяина, они убивают его, а для созревания, спаривания и откладки яиц уже вне его пища им не требуется.

Петерсен и его сотрудники успешно исследовали, разводили в массовых количествах и испытывали в поле *R. nielseni*. Они разработали метод массового разведения с использованием 10 инвазионных личинок *R. nielseni* на 1 личинку комара. После недельного совместного содержания зараженных личинок комара переносили в неглубокие лотки, а затем в сборные сосуды. Выходящих свободноживущих личинок мермитид промывали и переносили на противни со стерилизованным песком, залитым тонким слоем воды. Здесь личинок хранили 3 недели, затем лишняя вода отсасывалась. В последующие 1-4 месяца мермитиды линяли, спаривались и откладывали яйца. Примерно с середины этого периода яйца можно было собирать.

Проводились полевые эксперименты с наводняющим выпуском инвазионных личинок. На личинках видов *Anopheles* получили среднюю экстенсивность заражения 33-65%. При использовании нематод в количестве 1000 особей на 1 м<sup>2</sup> площади против личинок второго возраста была получена экстенсивность заражения 94%. Дополнительные исследования на рисовых полях Калифорнии с использованием 1150 инвазионных личинок на 1 м<sup>2</sup> дали 80-85% заражение *Anopheles freeborni* Aitken.

Один из самых замечательных результатов изучения нематод связан с подавлением рогохвостов *Sirex noctilio* в Австралии. Этот вид серьезно угрожает посадкам сосны Монтерея; так, в одном из лесов Тасмании рогохвосты всего за несколько лет погубили 40% всех деревьев. Первое сообщение о нематодах, полученных из *Sirex*, принадлежит Зондагу из Новой Зеландии. Позже этих нематод описал Беддинг, выяснивший также, что они питаются грибами и насекомыми. Он обнаружил, что можно выращивать *Deladenus siricidicola* Bedding в течение нескольких поколений в лаборатории на двух грибах-симбионтах рода *Amylostereum*, переносимых рогохвостами.

Биология видов рода *Deladenus* крайне интересна. Как только хозяин начинает окукливаться, репродуктивная система мермитид быстро увеличивается, и вскоре каждая самка дает по несколько тысяч яиц. Личинки выходят из яиц еще внутри родительской особи, покидают ее и переходят в репродуктивные органы куколки хозяина. Там они проникают либо в развивающиеся яйца самки, либо в семенники самца. Самки при этом стерилизуются, а самцы нет, так как большинство сперматозоидов к этому времени уже перешло в семенные пузырьки, куда нематоды не проникают. Самки рогохвоста откладывают зараженные яйца с симбиотическими грибами в ствол дерева. Личинки нематод выходят из яиц хозяина, питаются грибами и дают несколько поколений свободноживущих взрослых особей, питающихся грибами. В присутствии личинок *Sirex* личинки нематоды могут развиваться в инвазионных взрослых самок, которые после оплодотворения проникают в личинки *Sirex* и быстро увеличиваются в размерах. Затем цикл повторяется.

Разработан метод культивирования гриба и нематоды с использованием пластинок картофельного агара с декстрозой, а позже модифицировали этот метод, приспособив его к нуждам массового разведения и применив 500-миллилитровые колбы, в каждой из которых образуется 3-10 млн. нематод. Этого количества хватает на заселение 100 погонных метров древесных стволов. Используя специально разработанный пробойник и подходящую среду для распространения нематод (вспененная желатина), один работник может заселить нематодами 100 погонных метров за 1 ч.

Полевые опыты, начатые в 1970 г. в северной Тасмании, показали, что *D. siricidicola* имеет блестящее будущее в защите леса. Каждый заселенный нематодами ствол дал примерно 50 зараженных самок рогохвоста, и к 1972 г. 92% зараженных рогохвостом деревьев в районе выпуска нематод и 37% - во всем этом лесном районе содержали нематод. Ныне проводятся ежегодные оценки с целью проследить движение рогохвостов и нематод по мере их приближения к большим районам с видами деревьев, подверженными нападением рогохвоста.

## 12.2. Хищные насекомые.

Существуют различные определения того, что такое хищное насекомое и чем оно отличается от паразитоида. Основная отличительная особенность хищного насекомого состоит в том, что оно, как правило, съедает за свою жизнь не одну жертву, а несколько. Кроме того, большинство хищных насекомых и в неполовозрелых, и во взрослой стадиях свободно движутся при поисках и потреблении жертв. Многие хищники крупнее своих жертв, но не все. В некоторых случаях взрослые паразитоиды действуют как хищники, питаясь на хозяине и убивая его. Все эти данные приводят нас к заключению, что между хищниками и паразитоидами существует не резкая граница, а скорее размытая переходная зона.

В 1936 г. Суитмен, собрав литературные данные, насчитал в 14 отрядах около 167 семейств, в которых есть хищные виды насекомых. Через 22 года он добавил к этому списку 2 отряда и около 42 семейств. Большинство из них (но не все) питаются жертвами-насекомыми., Значительный вклад в литературу по таксономии и биологии хищных групп внесли Балдаф, Клаузен, Суитмен и Сван. Все отряды, в которые входят хищные насекомые, играют большую роль в естественном подавлении численности их жертв, причем наиболее важными в биологическом подавлении вредных насекомых оказались Coleoptera, Neuroptera, Hymenoptera, Diptera и Hemiptera.

Хищные кокцинеллиды, или коровки (Coleoptera: Coccinellidae) легко распознаются по яркой окраске разных оттенков красного, коричневого, бронзового и даже черного цветов. Надкрылья обычно пятнистые. Длина коровок 2-6 мм, форма полусферическая. Но самый таксономически важный признак этого семейства – трехчлениковые лапки. Небольшая голова, вооруженная жующими ротовыми органами, скрыта в углублении переднегруди. Антенны короткие, булабовидные. Личинки обычно удлиненные, с постепенно сужающимся к заднему концу телом. Тело четко разделено на отделы и ярко окрашено в синий, черный и оранжевый цвета. На спине бородавки или шипы.

Жужелицы (Coleoptera: Carabidae) – это жуки в основном черного цвета, но некоторые виды имеют яркую металлически зеленую, синюю или пурпурную окраску. У большинства видов широкие надкрылья, более узкий пронотум и еще более узкая голова. Длина примерно от 2 мм до 25 мм. Антенны сужаются к концу и прикреплены между глазом и мандибулой с двух сторон головы. Длинные ноги позволяют этим жукам быстро двигаться, это своего рода «волки» среди насекомых и соразмерных жертв. Личинки со слегка уплощенным тонким телом, суживающимся к заднему концу, который несет два шиловидных выроста. Ротовые органы личинок жующие. Жужелицы активно мигрируют внутри агроландшафта, размножаются только в наиболее удобных для них местах, а в остальных пробегают в поисках жертв. Определение таких мест размножения и «проходных» станций в агроландшафте крайне важно для любых проектов, направленных на активизацию их деятельности как энтомофагов.

Златоглазки (Neuroptera: Chrysopidae) – насекомые со стройным телом нежно-зеленого и с глазами золотого цвета, имеющие длинные и тонкие антенны. Они имеют четыре крыла приблизительно равной длины с зелеными жилками, обильно раздваивающимися у краев крыла. Имаго некоторых видов и все личинки златоглазок – хищники. Прожорливые веретеновидные личинки снабжены мощными серпообразными мандибулами. Ноги тонкие, покрытые волосками, по бокам тела идут ряды бугорков с шипами. Личинки обычно покрыты серыми, желтыми, зелеными, красными или черными пятнышками.

Муравьи (Hymenoptera: Formicidae) – общественные насекомые, часто обладающие полиморфизмом. Ротовые органы у них жующие. Антенны резко коленчатые, с очень длинным первым члеником. Тело четко разделено на сегменты, обычно самая узкая часть тела – грудь. Вздутая часть брюшка прикрепляется к груди коротким тонким стебельком, имеющим один или два бугорка, или выроста.

Насекомоядные мухи-журчалки (Diptera: Syrphidae) являются хищни-

ками в личиночной стадии. Внешний вид имаго разнообразен, некоторые имеют узкое тело, другие – широкое. Тело блестящего черного, металлически синего или зеленого цвета с яркими желтыми полосками, пятнами или волосками. Длина варьирует от 3 до 25 мм. Журчалки отличаются от всех других двукрылых присутствием на крыле продольной изолированной жилки между радиальной 4+5 и медиальной 1+2. Кроме того, эта продольная жилка пересекает радиомедиальную поперечную жилку. Личинки зеленые или бронзовые, удлинённые, безногие, имеют заостренные сосущие мандибулы.

Семейство клопов-слепняков (Hemiptera: Miridae) включает много хищных видов. Имаго 2,5-6 мм в длину, бархатистые на вид, часто ярко окрашены. Важные для систематики признаки – наличие кунеуса и одной или двух крупных ячеек в мембране переднего крыла. Хоботок и антенны имеют по 4 членика, глазков нет. Тело вытянуто-овальное, часто покрыто тонкими волосками. Передние крылья длиннее брюшка, преобладающие цвета – комбинации зеленого, черного или красного с пятнами или полосками черного, желтого, белого или красного цветов. Ротовые органы сосущие. Метаморфоз неполный, нимфы также являются хищниками.

Биологические взаимоотношения между хищными насекомыми и их жертвами-насекомыми не отличаются разнообразием. Жертва либо поглощается с помощью жующих ротовых органов, как это происходит у богомоллов, муравьев, коровок и т.д., либо высасывается с помощью сосущих ротовых органов, как, например, у журчалок, златоглазок, клопов-хищнецов, клопов-щитников и др.

Специфичность взаимоотношений хищных насекомых с их хозяевами изучалась не раз. Томпсон подчеркивает, что хищники, как и паразитоиды, имеют полный набор органов чувств, а значит, могут распознавать жертву на расстоянии. Он убежден, что у 13 видов коровок, которых он выпустил для борьбы с двумя бермудскими щитовками родов *Diaspis* и *Lepidosaphes*, существует высокая специфичность к хозяину. Из 13 видов смог выжить и сохраниться только *Lindorus lophanthae* Blaisdell. Эксперименты в садках показали

важность обонятельной реакции для поисков жертвы, а Аллен и др. подчеркивают при этом важность зрительных стимулов.

Некоторые взаимоотношения между хищниками и жертвами, сходны с уже рассмотренными взаимоотношениями между паразитоидами и хозяевами. Например, родолия *R. cardinalis* считается специфическим хищником желобчатого червеца, и потому ее относят к монофагам. Подобным же образом *Scymnus impexus* (Mulsant) является хищником-монофагом хермеса *Adelges piceae* (Ratzeburg). Вместе с тем встречаются и хищники-олигофаги с небольшим диапазоном хозяев. Например, личинки журчалок питаются только тлями, а *Laricobius erichsonii* Rosenhauer (Coleoptera: Derodontidae) питается хермесами родов *Adelges* и *Pineus*. Но наиболее распространены хищники-полифаги. К ним принадлежат богомолы, щитники, муравьи, стрекозы, осы, жужелицы и представители многих других семейств. Эти виды-полифаги питаются самыми разнообразными видами.

У многих видов есть особые морфологические или биологические приспособления, делающие их эффективными хищниками. Богомолы имеют хватательные и удерживающие передние ноги, большие глаза и очень подвижную голову, что помогает им находить и ловить добычу. Личинки стрекоз обладают специализированными ротовыми органами для ловли водных животных, а взрослые стрекозы – отличные летуны – способны ловить жертв на лету. Взрослые жужелицы с их длинными ногами быстро бегают, догоняя жертв. Личинки муравьиного льва затаиваются в специально построенных ими ямках, поджидая неосторожную жертву. Муравьи в силу своего общественного образа жизни помогают друг другу в ловле жертв и транспортировке их в гнездо. Хищники часто парализуют жертву ядовитым жалом, и потому легко наполняют свои норки и гнезда запасной пищей для развивающегося потомства. Взрослые журчалки могут откладывать яйца прямо среди тлей, так что вышедшие из яиц личинки сразу оказываются рядом с пищей. Благодаря медленному движению и полусферической форме тела жуки-коровки, охотясь среди колонии жертв, не привлекают внимания муравьев, охраняю-



щих тлей, что позволяет им беспрепятственно питаться. Клопы-щитники имеют мощные сосущие ротовые органы, они способны высасывать жертву, удерживая ее на весу.

Между различными группами хищников и внутри них существует некоторая конкуренция. Встречается каннибализм, когда происходит питание особями своего вида. В природе это бывает редко, но иногда способствует выживанию вида, если нет другой пищи. В лабораторных условиях, при скудности и ограниченных запасах пищи, каннибализм наблюдается часто. Некоторые коровки, только выйдя из яиц, способны питаться яйцами той же кладки, из которых не вышли личинки. У златогазок благодаря тому, что их яйца расположены на стебельках, каннибализм и поедание яиц другими хищниками исключается. Общественные хищники, например муравьи, могут кооперироваться, помогая друг другу в ловле и транспортировке жертвы в гнездо. Особенно интересна в этом отношении группа лесных муравьев *Formica rufa* L. Муравьи, пасущие и тем самым как бы охраняющие тлей, часто приносят вред, так как они мешают взрослым паразитоидам откладывать яйца, а хищным личинкам – питаться. Иногда можно видеть, как несколько молодых особей необщественных хищников, например клопов-щитников, совместно питаются одним насекомым-жертвой.

### **12.3. Жизненные циклы некоторых хищников и их использование.**

Разнообразие в биологии хищных насекомых огромно, оно не уступает их численному и таксономическому разнообразию. Биотические и абиотические факторы вызывают значительную изменчивость даже внутри отдельных видов. Приведем примеры жизненных циклов хищников двух видов, широко используемых в программах биологического подавления вредных насекомых.

*Rodbliа cardinalis* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae). Хищник родолия *R. cardinalis*, видимо, чаще других упоминается в литературе по классическому биологическому методу. Имаго этого вида спариваются, по-видимому, сразу же после выхода из куколки; летом до откладки яиц проходит 3-4 неде-

ли, а зимой 1-3 недели. Яйца откладываются поодиночке или небольшими группами. Период откладки яиц продолжается в среднем 57 дней (11-170 дней), и за это время самка в среднем откладывает 341 яйцо на яйцевые мешки жертв. Ежедневно самка откладывает в зависимости от времени года от 1 до 15 яиц. Личинка выходит через 6 дней и затем развивается (4 личиночных возраста) 22 дня. Стадия куколки продолжается почти 8 дней, а все развитие от яйца до имаго занимает 35 дней. Все указанные сроки при подъеме или падении температуры соответственно укорачиваются или удлиняются. В Палестине средняя продолжительность жизни взрослой самки 70 дней, а самца – 81 день, причем за год *R. cardinalis* дает здесь 6-7 поколений, а в Луизиане – 11.

Рацион личинок и имаго одинаков – это австралийский желобчатый червец. Крессман и Дюместр обнаружили, что спаривавшиеся яйцекладущие самки *R. cardinalis* поедают больше червцов, чем девственные самки или самцы. Хотя многие евроазиатские и североамериканские виды коровок на зиму собираются вместе и образуют скопления, *R. cardinalis* этого не делает.

*Chrysopa carnea* Stephens (Neuroptera: Chrysopidae). *Ch. carnea* считается одной из самых важных златоглазок, применяемых в программах биологического подавления вредителей. Ее жизненный цикл во многом типичен для всего семейства. Характерные яйца на стебельках дают личинок в среднем через 9,5 (7-15) дней. Вышедшие личинки, по-видимому, не имеют запасов питательных веществ, поэтому им приходится немедленно спуститься по стебелькам и начать поиски жертвы. Три личиночных возраста занимают 8-51 день. Стадии предкуколки и куколки в коконе занимают в Германии в среднем 19,2 (11-21 день), в Израиле 6-48 дней, а в Англии 15-31 день. Все развитие от яйца до имаго занимает в Германии и Англии 37-70 дней. Активная куколка выходит из кокона и вскоре линяет в имаго. Сразу после подсыхания имаго спариваются. Как показано в Израиле, для продолжения откладки яиц требуются повторные копуляции. В кладке обычно 3-4 яйца, за жизнь самка откладывает 500-700 яиц. Число поколений зависит от климатических

условий и колеблется от двух с лишним в Германии и Англии до семи в Израиле. Зимует обычно имаго, прячась в укрытиях.

Литературные данные о питании имаго несколько противоречивы. В Израиле, как сообщают, *Ch. carnea* отказывается от живой пищи и питается медвяной росой и раздавленными тлями. Но наблюдалось также питание имаго *Ch. carnea* тлями и другими мелкими насекомыми. В Северной Америке обычно считается, что имаго *Ch. carnea* питаются медвяной росой, нектаром и пылью, а их личинки поедают почти всех садовых вредителей. Своими сосущими ротовыми органами они быстро высасывают жидкости тела из тлей, некоторых клещей, из яиц трипсов, бабочек, цикадок и т.д.

Пример программы массового разведения хищника: *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae). Массовое разведение и периодический выпуск *C. montrouzieri* в целях борьбы с различными мучнистыми червецами – вредителями цитрусовых – продолжаются уже более 100 лет. В ранний период (1916-1930) разведение хищника шло примерно в 16 инсектариях, но к 1963 г. благодаря успешной акклиматизации различных ввезенных паразитоидов и других хищников мучнистых червецов остались необходимыми только 4 инсектария. Основной вредитель, против которого разводят *C. montrouzieri*, - виноградный мучнистый червец *Platiococcus citri* (Risso).

Считается, что примерно треть успешных программ биологического подавления вредных насекомых можно отнести на счет интродукции и выпуска хищных насекомых. В основном это коровки, но используются также жуужелицы, златоглазки, муравьи, журчалки и клопы-слепняки. Успешно подавляемые жертвы – это в основном равнокрылые. Хотя многими равнокрылыми на их родине питаются и паразитоиды, и хищники, на некоторых видах отмечены только хищники. Рассмотрим два примера интродукции хищных насекомых с успешными результатами и один пример с перспективой успешных результатов.

*Icerya purchasi* Maskell (Homoptera: Margarodidae). Родолия *R. cardinalis*

хорошо известна всем специалистам по биологическому методу подавления вредных насекомых. Существуют подробные обзоры по этому виду. Мы в первой теме тоже уже кратко касались истории успешного применения родолии против *I. purchasi* в Калифорнии. Следует добавить, что калифорнийский успех повторился в 30-50 странах мира, везде, где выпускали *R. cardinalis*.

Особенно интересно, что еще одно доказательство ценности этого хищника было получено в результате нарушения калифорнийской экосистемы цитрусовых. Обработка инсектицидами с целью подавить некоторых вредителей цитрусовых вызвала здесь рост численности других вредителей, в том числе желобчатого червеца. Видимо, такие инсектициды, как ДДТ и более поздние биологические аналоги, по-разному токсичны для червеца и его хищника, родолии. Червцам инсектицид практически не повредил, а родолия была уничтожена. Популяции червеца после этого гигантски размножились, нанеся большой ущерб цитрусовым плантациям. Такие же последствия были вызваны переносом пестицидов малатиона и паратиона с других культур, обработанных ими. Еще одна вспышка желобчатого червеца была вызвана «эффектом ловушки», когда коровки попали в район, ранее обработанный инсектицидом. Такие нарушения исчезают не всегда быстро, так как некоторые инсектициды очень устойчивы. Иногда нормальное равновесие восстанавливалось на плантациях только через 3 года, хотя в каждый последующий год колебания численности популяции становились все менее и менее резкими.

*Perkinsiella saccharicida* Kirkaldy (Homoptera: Cicadellidae). Цикадка *P. saccharicida* была в начале XX в. серьезным вредителем сахарного тростника на Гавайях. Поскольку она заселила обширные плантации и причинила огромный ущерб, в 1904 г. был начат поиск полезных насекомых. Исследования естественных врагов велись в Австралии, на Фиджи, в Китае, на Филиппинах, в Новой Гвинее, в Японии и других странах, и в 1916 г. были ввезены и выпущены примерно 6 паразитоидов. Пять из шести акклиматизировались и обеспечили удовлетворительное подавление вредителя почти на всех Га-

вайских островах, кроме тех районов, где почти весь год бывают большие осадки.

В 1919 г. в Австралии были предприняты дальнейшие поиски других полезных видов. Особенно ценными оказались глубокие и тщательно проведенные энтомологические исследования. Общеизвестно, что большинство представителей семейства *Miridae* на разных растениях высасывают насекомых. Но в данном случае был найден представитель этого семейства – *C. mundulus* (Breddin), который является эффективным яйцевым хищником цикадки *P. saccharicida*. В 1920 г. были проведены первые выпуски *C. mundulus*, завезенного из Австралии, и в том же году с Фиджи для выпуска и разведения был ввезен добавочный материал. К 1923 г. цикадка была подавлена, и это положение сохраняется до настоящего времени.

Что касается различных вредителей из отрядов *Lepidoptera* и *Hymenoptera*, то первый известный случай применения тактики биологического подавления вредных насекомых в их отношении отмечен в Китае около 900 г. н. э. Чтобы апельсиновые рощи не давали «червивые» фрукты, там использовали муравьев (см. выше). Хотя в XVIII-XIX вв. в Европе многие интересовались применением муравьев для регулирования численности вредителей леса, большинство подробных исследований ценности муравьев как хищников было выполнено только в XX в. в Италии, Германии и России.

В группу рыжих лесных муравьев *F. rufa* входит примерно 8 видов, из них особенно важными для поддержания популяций вредителей леса в равновесном состоянии считаются три. Эти виды эффективны, многочисленны, агрессивны, питаются днем и ночью, создают крупные популяции-колонии со множеством гнезд и длительное время ведут широкие поиски пищи. Их рацион состоит из активных и покоящихся стадий чешуекрылых и перепончатокрылых, а когда их становится трудно найти, муравьи питаются медвяной росой тлей. Кроме уничтожения вредных насекомых, эти муравьи способствуют улучшению почвы и обогащению видового состава растений.

Внутриареальный перенос местных естественных врагов может быть

хорошим методом использования многих полезных видов насекомых. Муравьи – не исключение. Согласно Францу, муравьи группы *F. rufa* часто перевозились, особенно в Италии и Германии. Они показали свою эффективность как хищники-полифаги лесных гусениц и личинок пилильщиков. По видимому, муравьи обычно специфичны к определенному виду жертв, особенно если этот вид обилен. Муравьям требуется около двух недель, чтобы перейти на поедание личинок соснового пилильщика *Prestifora abietina* Christ во время вспышки его численности. Личинки этого вида составляли до 90% рациона колонии муравьев. Численность гусениц соснового походного шелкопряда *Thaumetopoea pityocampa* (Denis et Schiffermuller) тоже сильно сократилась, и после этого муравьев перевезли из Альп в Апеннины в Италии, чтобы ускорить их распространение в этом районе. Франц отмечает существенный побочный эффект от совместного присутствия рыжих лесных муравьев и сравнительно безвредных тлей в хвойных лесах. Муравьи стимулировали продукцию медвяной росы тлями, и пасечники стали собирать по меньшей мере на 50% больше меда, чем в тех районах, где не было *Formica*.

Отсутствие рыжих лесных муравьев в Северной Америке побудило Финнегана изучить возможность межконтинентального переноса их из Европы (Италия) в восточную Канаду. Он решил, что такой эффективный факультативный хищник был бы полезен для лесной экосистемы Канады, особенно в районах со смешанным составом хвойных пород. Поэтому собранные на севере Италии *Formica lugubris* Zetterstedt в 1971 г. были перевезены в Канаду и выпущены. В следующие два года расположение гнезд в колонии значительно изменялось, но Финнеган считает, что к 1973 г. популяция из завезенного миллиона с небольшим выросла до трех и более. Акклиматизация совершилась, но не следует забывать о значительной конкуренции со стороны местных муравьев и об активном поедании муравьев птицами.

#### **12.4. Хищные беспозвоночные (исключая насекомых).**

Возможности использования хищных беспозвоночных (кроме насекомых) в программах биологического подавления вредных насекомых пока ма-

ло исследованы. В группах Araneida (пауки), Acarina (клещи), Hydrozoa (гидры) и Turbellaria (планарии) можно найти виды, перспективные в этом отношении. Во все четыре группы входит много хищных видов, некоторые из них уже использованы или планируются к использованию в программах подавления вредных насекомых. В качестве объектов подавления наибольшее внимание привлекают водные вредные насекомые, имеющие медицинское значение, особенно комары.

Пауки (Arthropoda: Araneida). Представители этой большой группы встречаются повсюду. Они питаются в основном насекомыми и, следовательно, должны уничтожать огромные их количества. Тенетные пауки завязят в своем питании от тех организмов, которые запутываются в их неподвижных сетях, поэтому, чтобы уменьшить популяцию какой-либо определенной жертвы, они должны быть сами особенно многочисленными. Вместе с тем агрессивные бродячие пауки часто придерживаются определенных местообитаний, и если они совпадут с местообитаниями какого-либо вредного насекомого, то популяция последнего может быть подавлена. Изучая завезенного в Америку соснового пилильщика, Коппел и Смайс отметили на веймутовой сосне вместе с личинками пилильщика богатую фауну пауков. Оценки выедания сделано не было, но пауки рода *Xystichus* встречались часто и явно уничтожали большие количества личинок пилильщика.

Сообщений о практическом использовании пауков немного. *Thanatus flavidus* Simon был с успехом применен для уничтожения постельных клопов (*Cimex*) в лагерях греческих беженцев. В Германии Хазе ввел тот же вид в помещение вивария и отметил успешное подавление постельных клопов. Берджес указал на длительный полезный эффект больших общественных паутинок общественного паука *Mallos gregalis* для жителей селений вблизи Гвадалахары в Мексике. Они издавна называют этого паука «эль москоро» - мухолов. Когда в дождливый сезон мухи становятся особенно многочисленными, в домах размещают покрытые паутиной ветки деревьев точно так же, как у нас используют липкую бумагу.

Клещи (Arthropoda: Acarina). Хотя в этот отряд входят и клещи-кровососы, нас интересуют только клещи, питающиеся разными видами насекомых. Клещи в основном наземные животные, и примерно 50 их семейств из более, чем 180, включают паразитов и хищников насекомых. Большинство примеров, рассмотренных Суитменом, - естественные хищники клещей-фитофагов или насекомых, но лишь немногие из них использовались для биологического подавления вредных насекомых. Филлипсен сделал обзор литературы по взаимоотношениям между клещами и насекомыми и отмечает, что в разных формах симбиоза (в широком смысле этого термина) с клещами участвуют представители не менее 11 отрядов насекомых. Есть немало сообщений об эффективности некоторых видов в уменьшении популяций вредных насекомых в естественных условиях, но направленные программы подавления с применением клещей редки.

Уилсон рассмотрел программу биологического подавления ногохвостки *Sminthurus viridis* (L.) в Австралии. Этот вид вредит клеверу и другим пастбищным растениям по всей Австралии, особенно на западе и юге материка. Он завезен в Австралию и имеет палеарктическое происхождение. В 1931 г. в Австралии был найден хищный европейский клещ *Biscirus lapidarius* (Kramer) из семейства Bdellidae, вероятно случайно завезенный сюда. Программа разведения дала достаточные количества *B. lapidarius* для рассылки в районы, страдающие от *S. viridis*. Выпуск клещей проводили с 1933 по 1941 гг. Хотя клещ встречался в некоторых районах и до выпуска, программа выпусков ускорила его расселение по новым пастбищам с клевером, поскольку он сам обладает низким расселительным потенциалом. В некоторых районах Австралии он явно имеет большое значение как агент подавления *Sminthurus viridis*, а в других районах его ценность сомнительна. Возможно, неэффективность клеща здесь объясняется неблагоприятными физическими факторами.

Гидра (Coelenterata: Hydrozoa). Гидры – одиночные полипы, очень распространенные в большинстве пресноводных водоемов. Харгривс одним из



первых отметил нападение гидр на личинок комаров, а Кьюреши и Бей провели эксперименты для оценки эффективности *Hydra americana* Нуман против личинок *Culex peus* Speiser и предположили, что этот вид может быть полезным, если удастся наладить массовое производство эмбрионов гидр в оболочках. Легнер и Медвед изучали естественных хищников комаров в Риверсайде (Калифорния) перед тем, как проводить крупномасштабные полевые опыты. Позже им удалось провести массовый выпуск гидр против природных популяций двух видов комаров.

В полевых экспериментах в Калифорнии использовалась линия вида *Chlorohydra viridissima* (Pallas), имеющаяся в Калифорнии. Предварительные испытания *C. viridissima* на приспособляемость к различным водам показали, что 8 из 10 мест выпуска оказались подходящими. Один вид комаров *Aedes nigromaculis* (Ludlow) преобладал на орошаемых пастбищах, а другой – *Culex tarsalis* Coquillett – в разлившихся водах реки и в утиных прудах. В каждое из этих местообитаний в садках из сетки площадью 1 м<sup>2</sup> помещали по 500-1500 гидр в разных экспериментах. В июле на орошаемом пастбище популяции *A. nigromaculis* сократились более чем на 67%, а в сентябре – декабре в утиных прудах плотность *C. tarsalis* была сокращена почти на 80%. Плотность *C. viridissima* выросла во всех местах выпуска, и многие гидры перезимовали у Риверсайда без пищи. Одно из преимуществ гидр, кроме легкости их массового разведения, - это наличие инцистированных эмбрионов с пониженной жизненной активностью, которых можно хранить вплоть до расселения, правда, слишком длительное хранение (более 2 месяцев) без пищи может вызвать уменьшение размеров эмбрионов. Рекомендуют по мере возможности способствовать размножению уже имеющихся в водоемах гидр для того, чтобы они подавляли комаров.

Планарии (Platyhelminthes: Turbellaria). В отряд Tricladida входят свободноживущие, главным образом пресноводные виды, хотя сюда относятся и некоторые морские и наземные плоские черви. В ручьях и прудах США наиболее распространен вид *Dugesia dorotocephala* (Woodworth), В связи с тем,

что его легко получить от большинства поставщиков экспериментальных животных, он изучался наиболее интенсивно. Собрано множество данных о морфологии, питании, пищеварении, движении, водном балансе, выделении, размножении, регенерации и полярности этого вида. Полученной информации в основном достаточно для рассмотрения *Dugesia dorotocephala* как потенциального агента подавления вредных насекомых. Лабораторные исследования ясно показали, что планарии способны уничтожать большое количество комаров, даже больше, чем им нужно для нормального питания. В настоящее время ощущается острая необходимость чем-то заменить инсектициды в подавлении комаров и мокрецов, и если будет налажено разведение планарии, то они могут оказаться подходящим фактором подавления. Их естественные популяции сами по себе, как правило, не дают подавления в нужной степени. Согласно Легнеру и др., планария *D. dorotocephala* поддается массовому разведению, легко хранится, удобна для применения в зараженных вредителями районах и может применяться в очень мелких или временных водоемах, где не встречаются рыбы, питающиеся двукрылыми комарами или хирономидами.

Самые серьезные усилия по уменьшению численности кровососущих комаров и хирономид с помощью планарии были предприняты Легнером и др. в Калифорнии. Эти исследователи начали свои эксперименты в 1971 г. после того, как заметили, что в прудах, где они выращивали комаров, планарии уничтожили комаров *Culex*. В дальнейших опытах с усиленным кормлением и скучиванием планарии они интенсивно размножались делением, и в одном эксперименте в июле – августе 1973 г. планарии за 26 дней сократили численность личинок *Culex* более чем на 90%. *D. dorotocephala* потребляет все стадии комаров, хотя явное предпочтение отдает более старшим. Планарии выделяют слизь, эффективно обездвиживая ею личинок-жертв, которые затем частично обволакиваются телом планарии и постепенно высасываются досуха. Полевые исследования проводились в вырытых в земле «садках», зараженных личинками комаров и засаженных в мае рисом. Планарии вселя-

лись в количестве примерно 29 особей на 1 м<sup>2</sup>, после чего начинался регулярный отбор проб. К 26 июля, через месяц после вселения планарии, популяции личинок комара сократились на 68%, а к 10 августа – на 80%. Различие с контрольными «садками» без планарии было статистически значимым на 90% уровне достоверности. В среднем за сезон (с июля по октябрь) по сравнению с контролем уничтожалось 73% личинок, а увеличение числа вселяемых планарий до 115 особей/м<sup>2</sup> позволяет получить и большее подавление. Поскольку в начале сезона было уничтожено 80% куколок, после августа выход комаров из прудов с планариями прекратился. Популяция планарии в прудах удваивалась примерно каждые 30 дней, а в лаборатории она может удвоиться за 5-7 дней. Полагают, что планарии вполне заменяют химические инсектициды в программах подавления некоторых водных вредителей.

## *Лекция 13. Хищные позвоночные*

### **13.1. Принципы использования хищных позвоночных в биозащите.**

Примеры использования хищных позвоночных в программах биологического подавления вредных насекомых немногочисленны, но они дают представление о возможностях применения этих животных. Основы такого применения мало отличаются от принципов применения беспозвоночных паразитов или хищников. Методы также сходны, они состоят либо в интродукции чужеземных видов в новые для них области, либо в поощрении размножения местных видов путем периодического выпуска или изменения местообитания. Собраны подробные данные о питающихся насекомыми хордовых из следующих групп: *Pisces* (рыбы), *Amphibia* (саламандры, лягушки, жабы), *Reptilia* (змеи, ящерицы), *Aves* (птицы) и *Mammalia* (кроты, землеройки, летучие мыши, мыши, скунсы, броненосцы, муравьеды и др.). Проведено множество наблюдений за поведением хищников в природе, собраны обширные данные о содержимом их желудков. Ниже дан краткий обзор успешным программам подавления вредных насекомых с участием представителей четырех групп позвоночных.

### **13.2. Рыбы.**

И в пресных, и в солоноватых (прибрежных морских) водах тропического и умеренного пояса много мелких видов рыб, питающихся насекомыми. Большинство насекомых, потребляемых ими, не является вредными или экономически важными для человека. И все же есть смысл использовать рыб для биологического подавления вредных насекомых, так как они поедают и личинок комаров, имаго которых разносят возбудителей болезней (малярии, желтой лихорадки и т.д.); в их рацион входят и другие водные личинки кровососущих двукрылых, досаждающих человеку. Наиболее важные, эффективные и широко используемые виды рыб относятся в основном к семейству *Poeciliidae*, а некоторые – к семейству *Cyprinodontidae*. Для программ подавления комаров наиболее желательны рыбы, обладающие следующими при-

знаками: быстрое размножение (высокая плодовитость, короткий жизненный цикл), малый размер взрослой особи, сбор пищи с поверхностной пленки воды, предпочтение личинкам комаров, но вместе с тем способность жить и на другой пище; способность проникать в заросли растений в поисках жертв, выносливость (для пересылки и колонизации) и устойчивость к загрязнениям. Высокая стоимость вспомогательных мер по уничтожению водных сорняков – применение механических косилок или гербицидов – заставила изучить в системах орошения и в озерах Калифорнии возможности использования растительноядных рыб. В настоящее время весьма перспективными в подавлении водных сорняков считаются африканские виды рода *Tilapia* из семейства цихлид. Уничтожая сорняки, мы лишаем личинок комаров их укрытий, что облегчает гамбузии и другим хищникам доступ к этим личинкам.

Члены семейства Cyprinodontidae распространены почти во всех умеренных и тропических или же только в тропических районах Америки, Африки, Южной Европы, Азии и в индо-малайском районе. Эти мечущие икру виды нерестятся главным образом на мелководье. Икринки приклеиваются ко дну или к водным растениям. Период нереста зависит от климатических условий, но в тропических районах он продолжается почти круглый год. Мальки выходят через 5-20 дней, а развитие до половозрелых особей занимает 3-12 месяцев. Лабораторные эксперименты, проведенные в 1912 г. на Сейшельских островах, показали высокую ценность *Pachypanchax playfairi* (Gunther) как хищника комаров. Хотя этот вид никогда практически не применялся на Сейшельских островах, его особи были пересланы в Восточную Африку (Занзибар), где, насколько известно, в колодцах и резервуарах с чистой водой, содержащей личинки комаров, были получены хорошие результаты.

Родина видов семейства Poeciliidae – умеренная и тропическая зона Америки. Это живородящие рыбы. Как правило, они размножаются круглый год, кроме видов, живущих на северной границе распространения семейства. Обычно в борьбе с комарами используются виды *Gambusia affinis* (Baird et

Girard) и *Poecilia reticulata* Peters. *G. affinis*, по-английски часто называемая «комариной рыбой», достигает половой зрелости через 2-3 месяца после рождения. С увеличением размеров самки растёт и размер выводка, вплоть до максимума в 200 мальков. Число выводков в год варьирует в зависимости от местности, довольно часто оно равно 4-6 выводкам в год. Группы *P. reticulata* ещё более плодовита, чем гамбузия. *G. affinis* считается сейчас космополитом, так как ещё с начала XX в. она расселена и акклиматизирована практически во всем мире. Одна из самых ранних интродукций проведена в 1905 г. на Гавайях. На юго-востоке США в 20-х гг. XX века отмечено примерно 60% подавление гамбузией *Anopheles quadrimaculatus* Say. В 1927 г. были проведены интродукции в Малагасийскую Республику (Мадагаскар), и через два года сотни тысяч рыбок обитали в водных путях вокруг районов выпуска. К 1934 г. они широко распространились и стали давать хорошие результаты. Были проведены дополнительные выпуски, и сейчас гамбузия считается важным фактором подавления анофелеса на Мадагаскаре, особенно в местообитаниях с открытыми водными пространствами. Но, поскольку гамбузия вытеснила многие местные виды, сейчас в Африке планируется способствовать размножению местных форм, таких, как виды рода *Epiplatys*. В Иране первые выпуски гамбузии были проведены в северных провинциях с 1922 по 1930 г., а в 1966 г. материал из этих провинций был расселен по южному Ирану, чтобы подавить четыре вида комаров *Anopheles*. В 1969 г. на юге Ирана было выведено и расселено свыше 1,5 млн. гамбузий.

В США изучались местные виды рыб как возможная замена для *G. affinis* в полувысыхающих водоемах. Несмотря на возражения против расселения гамбузии, запасные размножающиеся популяции поддерживаются либо организациями по борьбе с комарами (в Калифорнии), либо агентствами по борьбе с переносчиками с целью обеспечить материал для выпуска в помощь акклиматизированным естественным популяциям, обедняющимся из-за вылавливания.

### 13.3. Земноводные.

Земноводные – саламандры, лягушки и жабы – живут в неполовозрелых стадиях в воде. Большую часть рационов неполовозрелых и взрослых особей составляют насекомые. Использование земноводных в программах биологического подавления вредных насекомых было пока крайне ограниченным. Существуют многочисленные сообщения о составе их рациона (по содержимому желудков) и об их прожорливости, как в природе, так и в лаборатории. Жабы – единственные из земноводных, активно применявшиеся для подавления вредных насекомых. Наиболее распространенные жабы входят в семейство *Bufo*, а несколько видов, имеющих особое практическое значение, относятся к роду *Bufo*. Хотя жабы могут жить в более сухих областях, чем лягушки, в период размножения им приходится держаться близ воды. Икру они обычно откладывают в виде желеобразных масс или студенистых нитей. Стадия головастика сравнительно короткая, молодые жабы быстро переходят к наземному образу жизни, питаясь любыми движущимися организмами, которые они только могут проглотить.

Жаба *Bufo marinus* (L.) живет в Америке, в тропиках, например в Пуэрто-Рико, размножение идет, видимо, круглый год или, по крайней мере, весь сезон дождей. Мелкие бледно-желтые икринки заключены в пенистую желеобразную массу и откладываются на берегах прудов или по краям луж. В одной кладке может быть до 10000 икринок. Через 24-48 часов из них выходят головастики, питающиеся желеобразной массой. Молодые жабы выходят на сушу. Интродукции *B. marinus* в Эфиопии оказались безуспешными, а в Юго-Восточной Азии и Тихоокеанском районе, хотя и была отмечена акклиматизация этих жаб, эффективного подавления вредителей не наблюдалось. На Филиппинах эта жаба не только не проявила себя как полезный хищник, но способствовала элиминации местной лягушки *Rana* и уничтожала цыплят, перекусывая им шею.

Но на островах Фиджи, куда *B. marinus* была интродуцирована в 1936 г., она, видимо, помогла уменьшить популяции гусениц шелкопрядов и со-

вок. Наиболее успешная интродукция *B. marinus* отмечена в Пуэрто-Рико, куда ее впервые ввезли в 1920 г. для подавления июньского жука, медведки и тараканов. Анализ содержимого желудков жаб, собранных в районах выращивания сахарного тростника, показал, что 51% рациона *B. marinus* составляют опасные вредители сельского хозяйства, в основном жуки *Phyllophaga*. Жаба ага была важным фактором в решении проблемы с личинками хрущей. Как было установлено при наблюдении на банановых плантациях, каждая жаба съедает за ночь в среднем 12 жуков. Сообщалось о почти полном истреблении жука-носорога сахарного тростника *Strategus* на молодых посадках сахарного тростника в Пуэрто-Рико. Однако со времени этих успешных попыток биологического подавления вредных насекомых произошли значительные, неблагоприятные для жаб изменения в практике ведения сельского хозяйства. В процессе осушения уничтожаются удобные для их размножения места; химические инсектициды, применяемые против личинок комаров, истребляют головастиков, а сокращение популяций личинок хрущей затрудняет выживание *B. marinus*.

#### **13.4. Птицы.**

Способность к полету, имеющаяся среди позвоночных практически только у этой группы, ставит птиц в преимущественное положение. Естественно, местообитания птиц и насекомых тесно взаимосвязаны. Многие птицы потребляют насекомых в большом количестве. Обнаружение этого факта привело к предварительным исследованиям, которые касались либо возможностей применения птиц для подавления вредных насекомых, либо охраны и поощрения птиц в районах с высоким риском заражения насекомыми. Энтомофагию у птиц рассматривают как приспособительную стратегию, особенно в отношении сбора пищи и его последствий во времени и в пространстве.

Большая роль птиц как хищников насекомых, особенно в чистых, находящихся под интенсивным наблюдением лесоводов лесах Европы и России, дала толчок к их изучению, поощрению и защите. В Германии было предпринято много усилий для точного определения пищевых рационов,



предпочитаемых разными видами птиц. В результате были разработаны: 1) различные типы искусственных гнездовых материалов, насестов и ящиков для привлечения и удержания птиц; 2) искусственные птенцы (модели), в которых насекомые, принесенные родителями, сохраняются для определения; 3) методы надевания шейных колец оперившимся птенцам с целью сохранения поглоченных насекомых в интактном виде и 4) методики исследования погадок для определения остатков насекомых. Изучались также различные лесные насекомые – жертвы птиц, в том числе чешуекрылые и перепончатокрылые *Tortrix*, *Dasychira*, *Bupalus*, *Panolis*, *Diprion* и *Lygaeonematus*. В Англии птицы выедают более 50% популяции многих видов насекомых. Птицы способны давать как функциональную, так и численную реакцию. В подобных же работах, проведенных ранее в СССР, изучалось питание нескольких видов птиц вредными насекомыми. Тем не менее, существует мало рекомендаций о перевозке птиц на большие расстояния в целях биологического подавления вредных насекомых. В Европе по сравнению с Северной Америкой очень велик комплекс видов *Paridae*, и это наталкивает на мысль перевезти в Америку несколько видов. Основные рекомендации орнитологов касаются использования дуплянок и улучшения местообитаний птиц.

Уже многие годы успешно проводятся различные мероприятия с целью защиты и привлечения птиц в те районы, где они обычно не встречаются и не размножаются. Так, в Германии много лет интенсивно применялись дуплянки для видов, гнездящихся в дуплах. С помощью дуплянок можно увеличить плотность местной популяции птиц вплоть до насыщения ими данной местности. Сопоставляя районы, зараженные сосновой пяденицей и имеющие или не имеющие дуплянки, было показано, что в первых в пересчете на одно дерево находится 50 гусениц пяденицы, а во вторых – 5000.

В середине 1950-х гг. в СССР также проводились работы по выяснению роли мелких птиц в подавлении вредных насекомых. Исследователи пытались разработать методы привлечения полезных насекомоядных птиц, особенно в новые лесопосадки, но ни с гнездящимися открыто, ни с гнездящи-

мися в дуплах птицами больших успехов достичь не удалось. Вместе с тем, были разработаны методы внутриареальных переселений насекомоядных птиц; особенно эффективной оказалась перевозка подросших птенцов вместе с их родителями. Советские ученые достигли некоторых успехов и в переселении взрослых птиц. Делались также попытки добиться постоянного поселения перелетных птиц в новых для них районах.

Интересный, но малоизвестный аспект биологического подавления вредных насекомых – применение домашней птицы. В экспериментах с ними вредителями-мишенями были эндофильные, т.е. полностью зависимые от человека в отношении микроклимата и пищи виды мух. Так в Калифорнии была показана возможность петушков как хищников личинок и куколок комнатной мухи, живущих в помете кур и кроликов, которых содержат в клетках с дном из проволочной сетки. Через сетку на землю падает помет, и это прекрасная среда для развития мух, например *Musca domestica* L. Полное подавление мух в курином помете достигалось при соотношении один петушок под клетками на 20-100 кур в клетках. Петушки развивались удовлетворительно и содержались под клетками до возраста 12-16 недель. Для успешного подавления мух под клетками кроликов соотношение должно быть один петушок на пять кроликов.

Применение индийской майны *A. tristis* – классический пример успешного биологического подавления вредных насекомых. Кроме того, это был первый случай международной перевозки полезного хищника. Птицу ввезли из Индии на остров Маврикий в 1762 г. для подавления красной саранчи *N. septemfasciata* Serville, и результаты были очень хорошими. Нашествие саранчи кончилось в 1770 г., ровно через 8 лет после интродукции майны. В наше время было отмечено несколько небольших нашествий саранчи, и снова с помощью майны они были подавлены. *A. tristis* остается эффективным и мощным хищником саранчи, пока популяция птицы не упадет ниже определенного уровня (уничтожение циклонами, недостаточная защита со стороны человека).

### 13.5. Млекопитающие.

Хищники, относящиеся к млекопитающим, гомойотермны, т.е. их организм функционирует практически при постоянной температуре тела. Для поддержания температуры тела и для выполнения других необходимых функций (питание, передвижение, общение, размножение и т.д.), им требуются огромные количества энергии. С этим связаны высокие возможности этих хищников в потреблении жертв. Нас в основном интересуют те хищные млекопитающие, в рационе которых большое место занимают насекомые.

Рукокрылые (Chiroptera) считаются важными полезными хищниками сумеречных и ночных летающих насекомых. В Древней Греции и Древнем Риме считалось, что, если пойманных летучих мышей привязать к высоким деревьям, саранча обойдет это место. Европейские биологи разработали меры по использованию рукокрылых в борьбе с вредными насекомыми. Они советуют создавать им укрытия и места для ночлега. Предлагался даже ввоз рукокрылых из других стран. Но ни одна из рекомендаций не была проведена в жизнь в сколько-нибудь заметных масштабах.

Как хорошо известно, в рационы кротов и землероек (Insectivora) и некоторых мышей (Rodentia) включено большое количество насекомых. Кроты и землеройки не могут залезать на деревья, и потому их рацион ограничен наземными насекомыми. Наиболее известный пример удачного применения специфического хищника из млекопитающих в биологическом подавлении вредных насекомых – это переселение средней бурозубки (землеройки) на остров Ньюфаундленд в Канаде. Средняя бурозубка обычна для материковых лесных районов Канады. Это прожорливый хищник, ежедневно потребляющий количество пищи весом больше веса собственного тела; он активен днем и ночью. Бурозубка – эффективный хищник листовенничного пилильщика *P. erichsonii*, важного вредителя, уничтожающего хвою листовенниц по всей Канаде, в том числе в островной провинции Ньюфаундленд. На Ньюфаундленде пилильщик не подвергался в значительной мере сильному выеданию мелкими млекопитающими, что характерно для материка. Комплекс мелких мле-

копитающих на острове был очень ограниченным – было отмечено только три вида, и ни один из них не являлся эффективным хищником пилильщика. Бурозубок здесь не было. В 1956 и 1957 гг. после серьезных вспышек численности листовенничного пилильщика в 1954 и 1955 гг. были предприняты первые две попытки переселения. Они были безуспешными. Но позже 22 особи (10 самцов и 12 самок) средней бурозубки были перевезены из провинции Нью-Брунсуик на запад Ньюфаундленда и выпущены. Контроль с помощью ловушек, проведенный в 1958 г., подтвердил акклиматизацию: в районе выпуска были пойманы 11 из завезенных бурозубок и 119 особей потомства. Затем отсюда бурозубок перевезли в центральную часть острова, где была зарегистрирована вспышка листовенничного пилильщика. Через 5 лет бурозубки расселились примерно на 48 км от каждой точки выпуска. Было зарегистрировано уничтожение до 39% коконов листовенничного пилильщика. После расселения бурозубки пилильщик перестал быть проблемой. Очевидно, что бурозубка явилась ценным приобретением для лесов Ньюфаундленда и ее роль как хищника, истребляющего вредных насекомых, не утрачивается и в будущем.

## *Лекция 14. Патогенные микроорганизмы*

### **14.1. Применение микроорганизмов в биозащите.**

Патология насекомых – это дисциплина, охватывающая все аспекты болезней насекомых, которые выражаются в любых отклонениях от нормы физиологических процессов или состояния насекомого. Поэтому патологи насекомых занимаются изучением болезнетворных микроорганизмов у вредных и полезных насекомых независимо от того, распространяются ли эти патогенные микроорганизмы естественным путем или с помощью человека. Кроме того, патология насекомых включает неинфекционные болезни (физические и химические поражения, пищевые и генетические нарушения).

Микроорганизмы, патогенные для насекомых, относятся к тем же типам, что и патогенные для позвоночных, но большинство патогенов насекомых безвредно для позвоночных, и наоборот. В качестве агентов подавления вредных насекомых сейчас изучаются бактерии, вирусы, простейшие, грибы и риккетсии. Они широко распространены в природе, и часто отмечаются естественные эпизоотии – в тех случаях, когда комбинация внешних и внутренних факторов создает благоприятные условия для перехода энзоотии в эпизоотию. Большой интерес вызывают прикладные аспекты патологии насекомых, особенно подавление хозяйственно важных вредных насекомых. В связи с этим микроорганизмы можно рассматривать под тем же углом зрения, что и паразитоидов и хищников, с учетом некоторых особенностей, теоретически уже разработанных для использования химических пестицидов.

Предъявляются следующие требования к надежному и полезному энтомопатогенному микроорганизму: «1. Микроорганизм должен быть высоковирулентным для насекомого-мишени и не должен проявлять большую изменчивость в этом отношении. 2. Он должен быть безопасным для всех других живых организмов, в том числе полезных насекомых, растений и позвоночных; он не должен поражать паразитов и хищников, нападающих на вид-мишень. 3. Он должен быть экономичным при выращивании, должен выдер-

живать длительное хранение, не теряя жизнеспособности или вирулентности, чтобы можно было создавать большие запасы. 4. Наконец, он должен действовать быстро, чтобы насекомое до прекращения питания или гибели не успевало нанести серьезного ущерба». Конечно, это жесткие требования, но они накладывают необходимые ограничения, предупреждая поспешные и необратимые действия. Изданные во многих странах правительственные постановления, касающиеся энтомопатогенных микроорганизмов, в основном направлены на обеспечение безопасности людей, других позвоночных, безвредных беспозвоночных и окружающей среды.

## **14.2. Бактерии.**

Сначала внимание исследователей было привлечено к бактериальным болезням полезных насекомых. Это было связано с тем, что в конце XIX века важные отрасли сельского хозяйства – шелководство и пчеловодство – столкнулись с трудностями выращивания здоровых шелковичных червей и пчел. Исследования этих болезней позволили выяснить причины гибели насекомых и особенности инфекционного процесса. Была накоплена также информация, которая позже использовалась как фундамент при изучении бактериальных болезней вредных насекомых.

Обнаружены сотни видов бактерий, ассоциированных с насекомыми, но основной интерес для использования в подавлении вредителей представляют члены отряда Eubacteriales, особенно семейств Enterobacteriaceae, Micrococccaceae и Bacillaceae, а также некоторые роды в отряде Pseudomonadales. Энтомопатогенные бактерии подразделяются на четыре группы, но в принципе их можно свести к трем: облигатные, факультативные и потенциальные патогены. Облигатные патогены всегда связаны с определенным заболеванием насекомых, в природе они часто приурочены лишь к узкому кругу хозяев. Факультативные патогены способны повреждать или заражать чувствительные к ним ткани, но они не относятся к настоящим облигатным патогенам. Перед тем как проникнуть в гемоцель, они размножаются в кишечнике насекомого. Их можно выращивать на искусственных сре-

дах. Потенциальные патогены в норме не размножаются в кишечнике, но могут обосноваться в гемоцеле после инъекции или проникнув туда каким-то другим образом. Они растут на искусственных средах и не обладают специфичностью к каким-либо отдельным видам насекомых. Бактерии подразделяют на спорообразующие и неспорообразующие формы. К первым относятся все облигатные патогены и многие из факультативных (кристаллоносные и некристаллоносные), а ко вторым – только один полностью факультативный вид и все потенциальные патогены. *B. thuringiensis* (*B. t.*) – наиболее известная спорообразующая грамположительная бактерия из арсенала микробных патогенов. Впервые она была выделена в 1915 г. из больных гусениц мельничной огневки, но природа ромбовидного параспорального кристалла была выяснена только в 1953 г.

Все спорообразующие бактерии производят эндоспоры. Эти споры способны долгое время сохранять жизнеспособность, находясь в теле мертвого хозяина или вне его в окружающей среде. После того как эндоспоры поглощены хозяином, они прорастают в кишечнике и дают вегетативные бактериальные клетки. Проникая в гемоцель, они вызывают септицемию, гемоцель быстро наполняется бактериями, а некоторые ткани разрушаются. Незадолго до гибели хозяина снова образуются толстостенные, сильно преломляющие свет эндоспоры, которые распространяются в среде после распада трупа хозяина.

Для некоторых спорообразователей характерно наличие белковых кристаллов (например, *B. thuringiensis*). После поглощения бактерий насекомым, особенно чувствительной к ним гусеницей чешуекрылого, кристалл растворяется в средней кишке, что вызывает немедленный паралич кишечника. Токсичные кристаллы либо обуславливают гибель восприимчивого хозяина, либо ослабляют его до такой степени, что бактериальные клетки из проглоченных вместе с кристаллом спор легко проникают в гемоцель и вызывают септицемию, нередко приводящую к смерти. Вирулентность *B. thuringiensis*

объясняется наличием четырех токсичных компонентов, обнаруживаемых в бактериальной клетке или в культуральной среде.

Производство на продажу комбинированных препаратов *B. popilliae* и *B. lentimorbus* и отдельных препаратов *B. thuringiensis* – пример успешного развития методики получения бактерий. Для производства спор бактерий молочной болезни *B. popilliae* и *B. lentimorbus* требуется живой естественный хозяин. В этой роли выступают только личинки японского жука *P. japonica* Newman, хотя болезнетворные организмы способны заражать и других личинок пластинчатоусых жуков. Использование только одного хозяина позволяет бактериям сохранять вирулентность к виду-мишени. В отличие от *B. popilliae* и *B. lentimorbus*, *B. thuringiensis* хорошо растет *in vitro*. Благодаря способности бактерий расти на искусственных средах, нет необходимости в больших затратах на разведение насекомых-хозяев на искусственной или естественной пище или же на сбор их в поле. Кроме того, отпадают трудности, связанные с изменчивостью хозяев, из-за которой выход патогена может падать.

Японский жук *B. japonica* поедает примерно 300 видов растений и ежегодно в США причиняет ущерб примерно на 25 млн. долларов. Впервые жук был обнаружен в 1916 г. в Нью-Джерси, а к 1962 г. он захватил 260 000 км<sup>2</sup> на востоке США. Родина *P. japonica* – крупные острова Японского архипелага; там он считается незначительным вредителем. Но в континентальной части США отсутствие активных хищников и паразитоидов, постоянное наличие зеленого дерна для развития личинок и подходящие климатические условия способствовали беспрепятственному росту популяций жука. Для борьбы с *P. japonica* ввозились и выпускались многочисленные полезные организмы, но результаты были очень незначительными. Самыми успешными биотическими агентами подавления оказались два вида бактерий, вызывающих молочную болезнь личинок. Полагают, что именно благодаря этим бактериям популяции жука причиняют ныне не такой уж большой вред. Молочная болезнь впервые была открыта в 1933 г. в центральной части Нью-Джерси и названа



так по ненормально белой окраске зараженных ею личинок жука. Молочная окраска связана с присутствием в гемолимфе сильно преломляющих свет бактериальных спор. Болезнь вызывается двумя видами бактерий. Вид А, ответственный за 88% случаев заболевания, был назван *B. popilliae* Dutky, а вид Б – *Bacillus lentimorbus* Dutky. Происхождение возбудителей молочной болезни неизвестно, но предполагают, что они эндемичны для североамериканских личинок скарабейд. Ни та, ни другая бактерия не заражает дождевых червей, птиц, млекопитающих или растения. Споры молочной болезни использовались и против хруща *Amphimallon majalis* (Razoumowsky).

Промышленные препараты бактерий группы *B. t.* существуют уже четыре десятилетия и испытаны против множества видов вредных насекомых. Предприняты успешные попытки подавления насекомых отрядов Orthoptera, Coleoptera, Lepidoptera, Diptera и Hymenoptera.

### 14.3. Вирусы.

Вирусы – наиболее интересная и многообещающая из групп патогенных микроорганизмов. В настоящее время они подробно изучаются для того, чтобы выяснить возможности их использования в биологическом подавлении вредных насекомых. Когда в конце 1940-х гг. появился электронный микроскоп, было показано, что вирусные частицы заключены в матрикс полиэдрических кристаллов, известных и ранее. С тех пор началось быстрое накопление знаний, продолжающееся и сейчас. Описано более 450 вирусов, выявленных из примерно 500 видов членистоногих. Вирусы ассоциированы с представителями всех основных отрядов насекомых, но большинство их обнаружено у представителей Lepidoptera (83%), Hymenoptera (10%) и Diptera (4%).

Сейчас вирусы классифицируются и называются по латинизированной биномиальной системе, причем все родовые названия оканчиваются словом «вирус» (virus) на основании таких особенностей вириона (вирусной частицы), как форма, очертания, симметрия, тип, процентное содержание, число цепей и молекулярный вес нуклеиновой кислоты, места репликации вируса,

его чувствительности к химическим препаратам, а также на основании серологии и вызываемых ими симптомов болезней. В результате применения этих критериев выделено несколько групп вирусов насекомых.

Вирусы ядерного полиэдроза (ВЯП) наиболее изучены и составляют 41% всех описанных вирусов членистоногих. Они весьма перспективны для практического применения в подавлении вредителей. Эти вирусы развиваются в ядрах клеток хозяина, а их вирионы поодиночке или группами заключены в полиэдрические тельца-включения. Палочковидные вирионы содержат двухцепочечную ДНК и имеют длину 230 – 420 нм. Диаметр полиэдрических телец-включений колеблется от 0,2 до 15 мкм. ВЯП заражают все клетки насекомых независимо от их происхождения и вызывают гибель, разжижение тканей и разрывы покровов.

Вирусы гранулёза (ВГ) также весьма перспективны в качестве агентов, подавляющих вредных насекомых. Они развиваются в ядре или цитоплазме жировых, трахейных и эпидермальных клеток хозяина. Каждый вирион (редко пару) окружает так называемая «капсула», в результате чего образуется тельце-включение. Палочковидные вирионы содержат ДНК и сходны с вирионами ВЯП. Размер, как правило, овальных телец-включений, примерно 200x400 нм.

Вирусы цитоплазменного полиэдроза (ВЦП) – третья группа возможных кандидатов для практического использования. Они развиваются только в цитоплазме эпителиальных клеток средней кишки хозяина. Сферические вирионы включены поодиночке в полиэдрические тельца-включения и содержат двухцепочечную РНК. Их средний диаметр 60 нм. Диаметр полиэдрических телец-включений – 0,5-15 мкм. Заражение ВЦП не всегда летально, но оно приводит к замедлению роста личинок и уменьшению продолжительности жизни и плодовитости имаго.

Энтомопоксвирусы (ЭПВ). На основании размера и строения вирусных частиц группу, видимо, можно разделить на три подгруппы, представители которых поражают насекомых трех разных отрядов. ЭПВ реплицируются в

цитоплазме клеток жирового тела хозяина и, возможно, в гемоцитах. Форма вирионов разнообразная, от яйцевидной до кубовидной, размеры 250x300x200 нм, ДНК двухцепочечная. Могут образоваться тельца-включения двух типов: крупные, с формой от яйцевидной до неправильной, длиной 2-8 мкм, и более мелкие веретеновидные тельца, лишенные вирусных частиц. Поскольку энтомопоксвирусы очень сходны с оспенными вирусами позвоночных, прежде чем переходить к рассмотрению возможности их использования следует накопить как можно больше данных, подтверждающих их безопасность.

Неинкапсулированные (не образующие телец-включений) вирусы радужности (ВР). Первоначальное место размножения вируса – цитоплазма клеток жирового тела хозяина. ВР встречаются в зараженных личинках хозяев в очень больших количествах, составляя до 25% сухого веса хозяина. Вирусы самопроизвольно кристаллизуются внутри живого насекомого, придавая его тканям благодаря брэгговскому отражению характерную разноцветную окраску с переливами. Вирус радужности *Tipula* (ВРТ) имеет форму икосаэдра с поперечником 130 нм и содержит двухцепочечную ДНК. Хотя он встречается только у двукрылых, его удалось искусственно передать представителям отрядов *Lepidoptera* и *Coleoptera*.

Вирусы, относящиеся к группе вирусов ядерного полиэдроза (ВЯП), которая до сих пор изучалась особенно интенсивно, являются важным оружием в борьбе с некоторыми вредными насекомыми, причиняющими большой экономический ущерб. За редкими исключениями, ВЯП специфичны в отношении определенных хозяев и потому не должны вызывать заметных нарушений во внешней среде. Нередко они способны сами сохраняться в среде (например, вирус ядерного полиэдроза елового общественного пилильщика), не теряя или почти не теряя вирулентности. Поэтому устойчивость хозяина не имеет большого значения. Дождь смывает с поверхности растений лишь небольшую часть вирусного материала, но солнечный свет быстро инактивирует вирусы. Большинство исследований показывает, что в

верхнем сантиметровом слое почвы вирусы накапливаются в большом количестве и их вирулентность сохраняется довольно долго. Чтобы проявить свою активность, вирусы насекомых должны проглатываться хозяевами. Поглощенные насекомым тельца-включения растворяются в щелочном содержимом кишки хозяина, в результате чего заключенные в них вирионы освобождаются. Вскоре вирионы проникают через стенку кишки и входят в восприимчивые клетки.

Массовое производство вирусов, за немногими исключениями, пока не достигло промышленного размаха, да и мелкомасштабное их производство для экспериментальных целей развито еще недостаточно. Нужные количества вирусов можно получить, скармливая загрязненную вирусом листву здоровым личинкам хозяина на разных стадиях развития. Инокулят для начала производства получают от нескольких больных личинок. Обычно кормовые растения, на которых обитает большая естественная или искусственная популяция личинок насекомого, опрыскиваются водными суспензиями, выделенными из больных личинок. Через 7-9 дней, когда обработанные таким образом личинки начинают погибать, их собирают. Лучший пример промышленного производства вирусов – метод, разработанный для вируса ядерного полиэдроза *Heliothis*. При его разработке основными целями были производительность метода, безопасность получаемого вируса и его полевая эффективность. Поскольку в настоящее время удается размножать вирусы только в живых клетках, тканях или целых организмах, выгоднее всего использовать живого хозяина. Развитию производства вирусов способствовала успешная разработка полусинтетических или искусственных рационов для насекомых. Сейчас таким образом удастся круглогодично выращивать хлопковую совку *Heliothis zea* (Boddie) в лаборатории.

#### **14.4. Простейшие (одноклеточные животные).**

Большинство ассоциированных с насекомыми простейших относится к подтипам (типам) Sporozoa и Cnidospora. Протозойные инфекции у насекомых относятся к вялотекущим. По большей части это не острые, а хрониче-

ские болезни, так что они могут действовать на хозяев довольно долгое время. Болезнь часто проявляется у насекомого-хозяина только в уменьшении жизнеспособности, плодовитости и продолжительности жизни. Однако простейшие могут играть важную роль в системах интегрированного контроля, где благодаря их общему ослабляющему воздействию активность популяций вредителя может сократиться до такого уровня, на котором возможно рентабельное применение других средств. В идеале они должны действовать на несколько поколений видов-хозяев и ослаблять их до такой степени, чтобы они гибли либо от меньших доз инсектицида, чем потребовались бы в ином случае, либо от другого агента биологического подавления, например вируса или бактерии, более вирулентного и более специфичного, чем простейшее.

Не исключено, что некоторые виды простейших могут и сами по себе оказаться основными факторами подавления при введении их в некоторые популяции вредных насекомых. В двух случаях применения простейших – при введении их в качестве временных «инсектицидов» или с целью постоянной акклиматизации – от них требуются разные качества. Особое внимание обращается на вирулентность простейших, методы их применения, количество инокулята, стоимость производства. Были изучены естественные эпизоотии протозойных заболеваний нескольких экономически важных вредителей, таких, как кукурузный мотылек, еловая листовёртка-почкоед, и другие чешуекрылые, а также майский жук, несколько видов мух, водные двукрылые (в том числе комары), вредители запасов и кузнечики. Наиболее изученные простейшие относятся в основном к Sporozoa (особенно грегарины рода *Mattesia*) и Cnidospora (Microsporea: Nosematidae, роды *Glugea*, *Perezia*, *Thelohania* и т.д.).

Неогрегарины (Sporozoa: Neogregarinida: *Mattesia*) встречаются главным образом в жировом теле и кишечнике Coleoptera, Lepidoptera, Hemiptera и Diptera. Их высокая степень патогенности для насекомых-хозяев делает их лучшими кандидатами для использования в программах биологического подавления вредных насекомых. Представителям рода *Mattesia* свойственна и

мелкоядерная и крупноядерная шизогония, а в их гаметоцистах обычно образуются две споры. *Mattesia grandis* McLaughlin – важный патоген хлопкового долгоносика *Anihonomus grandis* Bohemano. Неогрегарины *M. trogodermæ* Canning тоже подробно изучена, однако вопрос о том, будет ли она применяться в программах биологического подавления вредных насекомых, еще не решен. Возможность массового производства спор *M. trogodermæ* существует при использовании вредителя запасов из кожеедов *Trogoderma glabrum* (Herbst).

Микроспоридиям (Cnidospora: класс Microsporea) свойственны споры одноклеточного происхождения, содержащие одиночный споропласт и, как правило, имеющие в стрекательной капсуле одну длинную спирально закрученную полярную нить. Считается, что большинство видов насекомых ассоциировано хотя бы с одним видом микроспоридий; в настоящее время описано более 200 таких видов насекомых. Некоторые микроспоридии обладают специфичностью в отношении хозяина или ткани, другие не имеют такой специфичности. Хотя между микроспоридиями существует некоторое межвидовое и межродовое разнообразие, по своей морфологии, жизненному циклу, биологии и влиянию на хозяев они образуют единую группу, что позволяет обрисовать некоторые основные объединяющие их черты. Для всех микроспоридий характерно особое строение споры, которая обычно имеет яйцевидную или грушевидную форму размером 3-8 x 1-3 мкм. На переднем конце споры – полярный колпачок, под ним – сложно устроенный полярный споропласт. Полярная нить прикрепляется к полярному колпачку и идет в заднюю часть споры, где она сворачивается спиралью. Нить представляет собой трубочку с двуслойной стенкой. Внутри споры, помимо вакуоли, расположенной у заднего конца, находится двуядерная спороплазма (двуядерный амебоидный зародыш). Микроспоридии передаются от насекомого к насекомому обычно в стадии споры.

Спора, как правило, попадает в кишечник насекомого перорально с загрязненной пищей. Ее прорастание происходит в передней части средней

кишки. Передача возбудителя может происходить также через яйцо или при уколе загрязненным яйцекладом перепончатокрылого паразитоида. Перед прорастанием в споре происходит ряд изменений. Полярoplast, видимо, впитывает воду, увеличивается в объеме, и благодаря возникающему при этом давлению полярная нить быстро выбрасывается и разворачивается. При этом она пробивает перитрофическую мембрану и внедряется в кишечный эпителий хозяина. После разворачивания нити двуядерный амебоидный зародыш проходит по ней в дистальную часть клетки хозяина. Из клеток кишечного эпителия зародыш переходит в гемоцель, а оттуда проникает в клетки различных тканей. Влияние на хозяина инфекции, вызванной микроспоридией, может быть самым разнообразным; оно часто зависит от того, какие ткани поражены.

#### 14.5. Грибы.

Энтомопатогенные грибы сыграли важную роль на начальных этапах истории изучения патологии насекомых; позже их стали считать потенциально полезными организмами, перспективными для подавления вредителей. Патогенные грибные инфекции называются микозами. Микозы насекомых вызываются грибами следующих классов: *Phycomycetes*, *Ascomycetes*, *Basidiomycetes* и *Deuteromycetes* (*Fungi Imperfecti*). Порядки, семейства и роды, считающиеся наиболее пригодными для биологического подавления вредных насекомых, относятся к *Phycomycetes* и *Deuteromycetes*. В энтомологической литературе много сведений об ассоциациях грибов с насекомыми, таксономии грибов, способах заражения ими насекомых, их жизненных циклах, патогистологии, методах разведения и попытках колонизации грибов с целью подавления вредных насекомых. Хотя известны сотни видов энтомогенных грибов (их около 35 родов), подробно изучались очень немногие из них. В основном внимание исследователей привлечено к родам *Beauveria* (возбудитель белой мускардины), *Metarrhizium* (возбудитель зеленой мускардины), *Entomophthora* и *Coelomomyces*.

К роду *Beauveria* относится *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin – один из первых организмов, чья связь с микозами насекомых была доказана в начале XIX в. С тех пор виды этого рода отмечены примерно у 175 видов насекомых только в Северной Америке. *B. bassiana* производит естественные токсины, например боверицин, который, возможно, окажется полезным в программах подавления вредных насекомых. В СССР были получены штаммы *B. bassiana* с высокой вирулентностью по отношению к чешуекрылым – вредителям плодовых культур – и организовано промышленное производство препарата боверина, являющегося токсином боверии. Для видов рода *Metarrhizium*, в частности *M. anisopliae* (Metchnikoff) Sorokin, в роли хозяев выступают свыше 200 видов насекомых, в основном обитающих в почве. *M. anisopliae* во многих отношениях сходен с *B. bassiana*.

*Beauveria* и *Metarrhizium* – факультативные патогены, и их массовое производство возможно как в живых насекомых, так и на искусственных средах. Для массового производства грибных патогенов заражают здоровых насекомых, собранных в поле или выращенных в лаборатории. Для этой же цели собирают в поле больных и мертвых насекомых, охваченных естественной или искусственно вызванной эпизоотией.

Род *Entomophthora* (Phycomycetes) распространен по всему миру. К нему относятся почти все представители порядка Entomophthorales. Эпизоотии, вызываемые *Entomophthora*, широко распространены; их результаты бросаются в глаза, и они могут охватывать множество разных видов насекомых. Первым внешним признаком заболевания у личинок пилильщика, соприкасавшихся со свежими конидиями, было появление на кутикуле мелких округлых темно-коричневых пятен. Они появляются в результате меланизации кутикулы хозяина в ответ на проникновение ростковой трубки. При изучении личинок в поле с целью найти признаки проникновения ростковых трубок пятна обнаруживались в количестве от 1 до 120 на одну личинку. Личинка гибнет через 5-7 дней после заражения. Перед гибелью личинки обычно заползают на высшую точку той ветки, на которой они питались. Мертвая ли-



чинка всегда обращена к основанию иголки и прикреплена к субстрату клейкой жидкостью, выделившейся изо рта, грудными ногами и последними тремя-четырьмя сегментами брюшка она охватывает иголку. При недостаточной влажности мертвые личинки сморщиваются и затвердевают, но при высокой влажности конидиеносцы прорываются через интегумент через 12 часов после гибели насекомого. Постепенно личинка полностью покрывается переплетенной массой конидиеносцев и конидий.

В род *Coelomomyces* (Phycomycetes) входят патогенные грибы, ассоциированные с водными насекомыми. В естественных популяциях видов *Anopheles* и солоноватоводного новозеландского комара рода *Opifex* часто отмечается уровень заражения этими грибами свыше 50%. Первой попыткой ввести этот гриб в практику подавления вредных комаров было исследование, проведенное на островах Токелау. Этим грибом было заражено около 760 постоянных или временных личиночных местообитаний. Контрольные сборы показали, что *Coelomomyces* акклиматизировался. Хотя некоторым исследователям удавалось сохранять в лаборатории зараженные *Coelomomyces* культуры насекомых, для большинства видов данного рода это довольно сложно.

#### **14.6. Риккетсии.**

Риккетсий часто рассматривают в руководствах вместе с вирусами, поскольку они имеют малые размеры и их развитие обязательно проходит внутри клетки; однако по чувствительности к антибиотикам они сходны с бактериями. Клетки риккетсий обладают активным метаболизмом, имеют типичную бактериальную клеточную стенку и содержат и РНК, и ДНК в соотношении 3:1. У насекомых риккетсии, видимо, развиваются и размножаются только в цитоплазме клеток, где заполняют вакуолярные области. Но у клещей они могут развиваться и в ядрах клеток. Потенциально полезные риккетсии входят в семейство Rickettsiaceae, а виды, встречающиеся только у членистоногих, отнесены к трибе Wolbachieae. В последнюю входят 4 рода, различаемые в основном по тому, какие органы и ткани хозяина они пора-

жают. Особенно интересны два рода – *Enterella* и еще более важный *Rickettsiella*. Виды рода *Enterella* растут только внутриклеточно в кишечном эпителии хозяина, разрушая его, а виды рода *Rickettsiella* поражают в основном жировое тело и клетки крови, но могут вызывать и общую инфекцию. Виды *Rickettsiella* обнаружены у Coleoptera, Diptera и Orthoptera, обитающих в Европе и США. Описана *Rickettsiella popilliae* Dutky et Gooden из японского жука *P. japonica* на западе США, вызываемое этой риккетсией заболевание называется «синей болезнью». Для зараженных личинок характерно изменение окраски жирового тела на зеленовато-синюю, обусловленную рассеянием света на мельчайших риккетсиях внутри него. Зараженные клетки хозяина содержат, кроме того, множество двоякопреломляющих кристаллов. По мере развития болезни, инфицированные клетки лопаются, и их содержимое выходит в гемолимфу, приобретающую беловатый цвет.

Риккетсии обнаружены также в личинках майского хруща *M. melolontha*. *Rickettsiella melolonthae* Wille et Martignoni, видимо, изучена лучше всех риккетсий, так как она встречается у нескольких видов пластинчатых жуков. Распространение риккетсий, видимо, происходит горизонтально при эпизоотиях путем передачи между особями, живущими в популяции, и вертикально – через яйцо потомству от имаго, которые выходят из сильно зараженных, но не обязательно погибающих впоследствии личинок.

## КРАТКИЙ ГЛОССАРИЙ ПО БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЕ РАСТЕНИЙ\*

**Аборигенный (indigenous).** Местный, естественный для определенной области или страны.

**Автоцидный метод (autocidal control).** Использование какого-то вида насекомого для его же уничтожения, обычно путем некоей генетической модификации.

**Агроэкосистема (agroecosystem).** Измененная упрощенная экосистема, состоящая из растений, животных и их местообитаний, используемая человеком для сельскохозяйственных целей.

**Адаптационный ввоз (adaptation importation).** Особый тип ввоза полезного организма, когда интродуцируется чужеземный полезный вид, который удачно приспособился к местному вредителю в тех местах, куда последний был ранее завезен.

**Алломон (allomone).** Химическое вещество, продуцируемое или приобретаемое организмом, которое при контакте в естественных условиях с особью другого вида вызывает у воспринимающего организма поведенческую или физиологическую реакцию, приспособительно полезную для выделяющего его организма.

**Аллопатрический (allopatric).** Географически изолированный; пространенный отдельно.

**Амфипнейстная дыхательная система (amphipneustic).** Дыхательная система насекомого (особенно у некоторых личинок двукрылых), в которой функционируют только первая передняя и последняя задняя пары дыхалец.

---

\* Глоссарий содержит также термины, не обсуждаемые в рамках настоящего лекционного курса, но рассматриваемые на лабораторно-практических занятиях или в ходе изучения смежных дисциплин ООП. Упомянутые в книге термины снабжены соответствующей ссылкой. После русских терминов в скобках приводится общепринятый английский эквивалент.

**Антибиоз (antibiosis).** Вредное разрушительное действие, оказываемое устойчивым сортом или видом кормового растения на питающегося им насекомого.

**Антифидант (antifeedant).** Природное или синтетическое химическое вещество, которое либо ингибирует вкусовые рецепторы, в норме распознающие подходящую пищу, либо стимулирует рецепторы, вызывающие негативную реакцию на отпугивающие химические соединения.

**Антропогенный вредитель (man-made pest).** Вид, ставший вредителем только из-за вмешательства человека в естественные процессы регулирования, в норме сводящие его численность к уровню, при котором он не может причинять вред. Чаще всего такие вредители появляются в результате нарушения природного равновесия, т.е. при ненамеренном уничтожении естественных врагов прежде не вредящего вида пестицидами или в результате длительной монокультуры.

**Аппрессорий (appressorium).** Вздутие на конце ростковой трубки, идущей от конидиоспоры некоторых энтомопатогенных грибов, которое прикрепляется к кутикуле хозяина, после чего интегумент механически пронзается особыми шипиками.

**Аррентокия (arrhenotoky).** Факультативный тип партеногенетического размножения, при котором в потомстве появляются только самцы.

**Аутопаразитизм (адельфопаразитизм) [autoparasitism (adelphoparasitism)].** Особый тип сверхпаразитизма, при котором самка развивается как первичный паразитоид, а самец – как вторичный паразитоид на самке собственного вида.

**Аутэкология (autecology).** Ветвь экологии, занимающаяся изучением взаимоотношений между индивидуальным организмом и окружающей средой.

**Биологический метод борьбы (biological control).** Метод подавления вредителей в его узком классическом смысле; обычно под этим термином

подразумевают введение человеком паразитоидов, хищников и (или) патогенных микроорганизмов в популяцию вредного растения или животного для ее подавления.

**Биологический метод оценки (biological check method).** Метод оценки эффективности интродуцированных естественных врагов вредителя (в частности, *Homoptera*, производящих медвяную росу), при котором муравьев – защитников вредителя (или какие-либо другие защищающие виды) – специально удаляют с одного участка и накапливают на другом, чтобы выявить эффективность естественного врага.

**Биологическое подавление вредных насекомых (biological insect pest suppression).** Использование человеком живых организмов или продуктов их жизнедеятельности для уменьшения популяции вредных насекомых и создание этим организмам условий, благоприятных для их полезной деятельности.

**Биотип (biotype).** Биологическая линия какого-то организма, морфологически неотличимая от других особей вида, но обладающая особыми физиологическими характеристиками, например способностью использовать хозяина, устойчивого к другим вредителям, или выступать в роли эффективного полезного вида.

**Вирион (вирусная частица) [(virion (virus particle)).** Зрелый, обладающий инфекционностью вирус, обычно сферической или палочкообразной формы. В состав вириона входит нуклеиновая кислота, окруженная белковой оболочкой, которая в свою очередь окружена мембраной.

**Вирулентность (virulence).** Способность микроорганизма вызывать болезнь, т.е. способность проникать в ткани хозяина и повреждать их.

**Вирус радужности (iridescent virus).** Вирус насекомых, не образующий включений и имеющий необычные оптические свойства. Благодаря брэгговскому отражению очищенные осадки вирусных частиц опалесцируют.

**Вирусы, лишенные оболочки (с «голым» капсидом) (nonoc-cludded viruses).** Вирусы, не образующие телец-включений, так как их вирионы не

имеют капсул.

**Вирусы с оболочкой (occluded viruses).** Вирусы, зрелые вирионы которых входят в состав белковых или кристаллоподобных телец-включений, благодаря тому, что они имеют капсулы.

**Внешнее превосходство (extrinsic superiority).** Превосходство одного полезного организма над другим при конкуренции в окружающей среде, особенно в отношении повышенной эффективности при поиске хозяина и нападении на него.

**Внутреннее превосходство (intrinsic superiority).** Способность полезного организма успешно конкурировать с другим видом при непосредственной встрече в организме хозяина

**Вторичный паразитоид (secondary parasitoid).** Насекомое, являющееся паразитом первичного паразитоида.

**Гармоничное использование полезных организмов (harmonious use of beneficial organisms).** Совместное и направленное использование двух или нескольких видов полезных организмов для синергичного подавления вредителя, более сильного, чем при использовании отдельно каждого из этих видов.

**Гетерозис (heterosis).** Гибридная мощь, т.е. повышенная способность гибридного потомства преодолевать сопротивление среды благодаря увеличенным размерам, а также лучшей плодовитости и выживаемости.

**Гетероксенный паразит (heteroxenous).** Вид, нуждающийся для успешного завершения своего годичного жизненного цикла в нескольких хозяевах.

**Гибридная стерильность (hybrid sterility).** Явление, благодаря которому образуется возможный источник стерильных насекомых для программ массового выпуска. Оно обусловлено успешным скрещиванием некоторых пар видов насекомых, дающих полностью конкурентоспособное, но частично или полностью стерильное потомство, не изолированное репродуктивно от родительских видов.

**Гиперметаморфоз (hypermetamorphosis).** Жизненный цикл паразитических насекомых, включающий развитие личинок по меньшей мере двух резко различных типов. К первому типу относятся личинки первого возраста, часто активные, производящие поиск хозяина, а ко второму – пассивные паразитические личинки последующих возрастов.

**Гормон (hormone).** Секретируемое в организме сигнальное химическое соединение, производимое эндокринными тканями (железами), влияющее на другие органы или физиологические процессы в этом организме.

**Гранулез (granulosis).** Вирусная болезнь насекомых, для которой характерно присутствие мельчайших гранулярных включений (капсул) в инфицированных клетках.

**Групповой паразитоид (gregarious parasitoid).** Насекомое-паразит, в норме успешно развивающееся в количестве двух или более особей на одного членистоногого-хозяина.

**Дейтеротокия (deuterotoky).** Тип партеногенетического размножения, при котором в потомстве, полученном от неспаривавшихся самок, могут быть и самцы и самки.

**Динамика популяции (population dynamics).** Исследование количественных изменений популяций живых организмов во времени и пространстве, а также процессов, вызывающих эти изменения.

**Естественное регулирование (natural control).** Процесс динамического равновесия, поддерживающий в течение длительного времени характерную среднюю плотность дикой популяции в определенных верхних и нижних пределах. Это достигается за счет совместного действия факторов, уменьшающих и увеличивающих численность дикой популяции.

**Естественные враги (natural enemies).** В строгом смысле это паразитоиды, хищники и патогенные микроорганизмы, естественно ассоциированные с данной дикой популяцией растений или животных и вызывающие гибель или повреждение особей этой популяции; термин часто используется и в широком смысле – для всех паразитоидов, хищников и патогенов.

**Инвазионная личинка (dauerlarva).** Непитающаяся ювенильная стадия некоторых энтомопаразитических нематод. Это наиболее устойчивая к внешним условиям стадия и наиболее пригодная для хранения в лаборатории.

**Интегрированная борьба с вредителями (integrated pest suppression, integrated pest management).** Особый подход к совместному использованию всех доступных форм подавления вредителя, включая механические, биологические, химические методы борьбы и естественное регулирование, систематически применяемые с основной целью – безопасно, эффективно и с минимальными затратами средств уменьшить популяцию вредителя. Интегрированная борьба может быть направлена либо против отдельного важного вида вредителя, и тогда она включает в себя разнообразные меры против этого вида, либо против комплекса вредителей, и тогда она включает особые защитные меры против каждого вида, которые не должны мешать одна другой.

**Кайромон (kairomone).** Химическое вещество, служащее для передачи информации между разными видами и адаптивно полезное главным образом для воспринимающего, а не для выделяющего его организма.

**Капсула (capsule).** Гранулярное образование, характерное для гранулезной вирусной инфекции; представляет собой белковую оболочку палочковидной частицы вируса, вырабатываемую в инфицированной клетке.

**Клептопаразитизм (cleptoparasitism).** Тип паразитизма, при котором взрослая особь использует для своего потомства хозяина, предварительно уже парализованного и зараженного другим паразитом.

**Ключевой фактор (key factor).** Предполагаемый причинный агент, от которого сильнее, чем от других, зависит изменение плотности популяции. На практике это один из меняющихся факторов среды, наиболее тесно связанный с изменениями плотности популяции, который можно постоянно измерять и использовать для предсказания будущих тенденций в развитии популяции.



**Конидиеносец (conidiophore)**. Репродуктивная структура у некоторых грибов, в том числе у нескольких энтомопатогенных видов. Каждый конидиеносец производит множество вирулентных конидиоспор (конидий).

**Конкурентное вытеснение (competitive displacement)**. Экологическая концепция, основанная на принципе Гаузе, согласно которому один вид насекомых или других организмов способен на обширном пространстве заменить другой, конкурируя с ним за одну и ту же нишу.

**Конфузант (confusant)**. Термин, обозначающий феромон или аналог феромона, используемый для нарушения взаимодействия между насекомыми при подавлении вредных насекомых.

**Координированное биологическое подавление вредных насекомых (coordinated biological insect pest suppression)**. Программа по сокращению популяции вредного насекомого, включающая направленное использование разработанных к настоящему времени биологически обоснованных методов подавления, а также полезных организмов.

**Косвенный вредитель (indirect pest)**. Организм, вызывающий медленную или незаметную порчу товарного продукта путем общего ослабления растения, что сказывается на его росте, развитии или урожае.

**Ложная устойчивость (pseudoresistance)**. Явная, но обычно не наследуемая устойчивость к вредителю, обусловленная преходящими признаками потенциально поражаемого растения-хозяина.

**Макротипические яйца (macrotype eggs)**. Яйца мухи тахины, отличающиеся овальной формой, толстым плотным дорсальным и латеральным хорионом и плоской, перепончатой вентральной поверхностью, которой они приклеиваются снаружи к покрову хозяина.

**Мейотический дрейф (meiotic drive)**. Любое изменение в нормальном процессе мейоза, в результате которого гетерозиготная по одному аллелю родительская особь производит нормально функционирующие гаметы с преобладанием одного аллеля.

**Международная единица (ME) [international unit (IU)]**. Условная ве-

личина для сравнения эффективностей энтомопатогенных препаратов и препарата *Bacillus thuringiensis*. Международная единица активности – это одна тысячная доля инсектицидной активности, содержащейся в 1 мг препарата из первичного стандартного штамма E-61 *B. thuringiensis* и измеренной методом биопробы на определенных личинках чешуекрылых (т.е. сравнительная LD<sub>50</sub>). Препарат *B. thuringiensis*, имеющий активность 1000 МЕ/мг, таким образом, равноценен международному стандарту. В США используется вторичный стандарт – штамм HD-1-S-1971, который по отношению к совке *Trichoplusia ni* (Hubner) имеет активность 18 000 МЕ/мг.

**Метапнейстная дыхательная система (metapneustic).** Дыхательная система насекомых (у личинок некоторых двукрылых), в которой функционирует только последняя абдоминальная пара дыхалец.

**Метод выпуска стерильных насекомых (sterile-insect technique).** Генетический метод подавления вредителей, заключающийся в выпуске в дикую фертильную популяцию стерильных, но способных к спариванию особей, чтобы перегрузить и подавить репродуктивную способность популяции часто вплоть до ее исчезновения.

**Метод дезориентации [disruption of communication (confusion technique)].** Использование феромонов, аналогов феромонов или веществ, маскирующих запах феромона, для насыщения атмосферной среды вредителя и блокирования тем самым какого-либо сигнала (обычно связанного с размножением), необходимого для успешного сохранения вида.

**Метод замещения (replacement control).** Особый тип агротехнических мероприятий, благоприятствующих размножению основных кормовых растений вредителя. Эти кормовые растения конкурентно вытесняют сорные растения, служащие дополнительным кормовым резервом, что сокращает площади размножения вредителя.

**Метод наводнения (inundative release).** Метод периодического выпуска биотических агентов, сходный с обработкой инсектицидами в том, что выпускается больше особей, чем нужно для подавления вредителей, и в том,

что эффект наступает более или менее немедленно.

**Метод нарастающих выпусков (accretive release).** Метод периодического введения биотических агентов, при котором ежегодный выпуск в начале сезона в довольно обильные популяции вредителей позволяет популяции полезного организма постепенно расти в ответ на увеличение плотности вредителя.

**Микробный «инсектицид» (microbial "insecticide").** Патогенный микроорганизм или его продукты (например, токсины), используемые человеком для подавления популяции насекомого. Термин «инсектицид» правильнее было бы оставить лишь за химическими средствами уничтожения насекомых, а для веществ, активным агентом которых является микроорганизм, следует предпочесть термин «микробный патоген».

**Микробный патоген (microbial pathogen).** В общем смысле – микроорганизм, вызывающий болезнь хозяина; в более узком смысле термин используется вместо термина «микробный инсектицид» для обозначения микроорганизма, используемого человеком при подавлении популяций вредных насекомых.

**Микротипические яйца (microtype eggs).** Мелкие яйца, производимые некоторыми Tachinidae, а также Acroceridae и Trigonalidae. Вентральный или задний пластинчатый конец используется для прикрепления к листу или другой поверхности, а остальной хорион толстый, плотный, скульптурированный. У большинства тахинид выход личинок из микротипических яиц происходит только после их поглощения хозяином.

**Моновольтинный (univoltine).** Организм, дающий за год только одну полную генерацию.

**Моноксенный паразит (monoxenous).** Паразитический вид, которому для успешного завершения жизненного цикла требуется лишь один вид-хозяин.

**Монокультура (monoculture).** Возделывание единственного вида сельскохозяйственных растений на больших площадях.

**Монофаг (monophagous)**. Вид, использующий в качестве хозяина или жертвы только один вид растений или животных.

**Мультипаразитизм (множественный паразитизм) (multiparasitism)**. Одновременное использование одной особи хозяина двумя или несколькими видами первичных паразитоидов.

**Нарушение состава вредителей (pest upset)**. Явление, при котором безвредные виды становятся антропогенными вредителями в результате использования инсектицидов; последние уничтожают естественных врагов этих видов, в норме регулирующих численность их популяций.

**Непредпочтение (nonpreference)**. Реакция вредного насекомого на потенциальное растение-хозяин (или его разновидности), проявляющее свойства, которые мешают использовать его для откладки яиц, в качестве пищи или укрытия.

**Нуклеокапсид (nucleocapsid)**. Структура, состоящая из нуклеиновой кислоты вируса и окружающей ее кристаллоподобной белковой оболочки. Некоторые нуклеокапсиды не имеют оболочки. Зрелая частица последней стадии развития окружена мембраной и носит название «вирион».

**Обваривание (coddle)**. Денатурирование (фиксация) белкового вещества насекомого-хозяина кратким погружением в горячую воду. В денатурированном виде насекомое-хозяин более эффективно используется паразитоидом при его массовом разведении.

**Облигатный паразитизм (obligate parasitism)**. Паразитизм, при котором паразиты не могут развиваться и размножаться без хозяина.

**Облигатный патоген (obligate pathogen)**. Микроорганизм, вызывающий болезнь и требующий для своего развития и размножения живого хозяина.

**Одиночный паразитоид (solitary parasitoid)**. Насекомое-паразит, обычно развивающееся в количестве одной особи в каждой особи-хозяина членистоногого.

**Олигофаг (стенофаг) [oligophagous (stenophagous)]**. Организм, при-

способленный к использованию лишь ограниченного числа видов растений или животных (например, лишь членов одного рода) в качестве хозяев или жертв.

**Паразит (parasite).** Вид животных, обитающих на более крупном животном-хозяине или внутри него, питаясь им и нередко уничтожая его. Паразиту требуется только один хозяин или его часть для достижения половой зрелости.

**Паразитизм (parasitism).** Термин, означающий тип межвидовых взаимоотношений (симбиоза), при котором один партнер (паразит) живет за счет другого (хозяина), ничего не внося во взаимоотношения и часто уничтожая при этом хозяина.

**Паразитоид (parasitoid).** Насекомое, паразитирующее на членистоногом и являющееся паразитом только в незрелых стадиях. Паразитоид уничтожает хозяина в процессе своего развития и свободно живет в стадии имаго.

**Параспоральное тело (parasporal body).** Включение, развивающееся вместе с эндоспорой в клетках некоторых бактерий в процессе спорообразования. У *Bacillus thuringiensis* и других кристаллоносных бактерий параспоральное тело представляет собой кристалл токсина.

**Первичный паразитоид (primary parasitoid).** Насекомое, которое паразитирует на каком-либо членистоногом, не являющемся паразитом.

**Перезаражение (суперпаразитизм) (superparasitism).** Присутствие на или в одном хозяине большего числа особей-паразитоидов, чем то, которое хозяин ввиду ограниченности его пищевых ресурсов может успешно поддерживать вплоть до достижения ими половой зрелости.

**Периодический выпуск (periodic release).** Метод использования полезных организмов, при котором производятся повторные выпуски с целью искусственно поддерживать высокий уровень плотности популяции местных биотических агентов в тех случаях, когда естественным образом такой уровень недостижим.

**Пестициды третьего поколения (third-generation pesticides).** Термин,

предложенный для ювеноидов и других естественных или синтетических соединений, потенциально пригодных для подавления вредителей, так как эти соединения эффективно воздействуют на естественные процессы, протекающие в организме насекомого и управляемые гормонами.

**Планидия (planidium).** Активная свободноживущая безногая личинка первого возраста у тех паразитических Diptera и Hymenoptera, которые обладают гиперметаморфозом. Эти долго живущие веретенообразные создания в высшей степени адаптированы к поиску хозяина.

**Плодосмен (севооборот) (polyculture).** Возделывание нескольких разных сельскохозяйственных культур со сменой во времени и пространстве для обеспечения разнообразного использования земли.

**Поливольтинный (multivoltine).** Организм, дающий в год два или несколько полных поколений.

**Полифаг (polyphagous).** Животное, приспособленное к использованию в качестве хозяев или жертв самых разнообразных животных или растений.

**Полиэдр (polyhedron).** Кристаллоподобное тельце-включение, характерное для клеток, зараженных вирусом ядерного или цитоплазматического полиэдроза.

**Полиэдроз (polyhedrosis).** Вирусное заболевание насекомых, для которого характерно образование в зараженной клетке включений, имеющих форму многогранников (полиэдров). Если эти включения формируются в ядрах зараженных клеток, то болезнь называют ядерным полиэдрозом или нуклеополиэдрозом, а если включения образуются в цитоплазме, то цитоплазматическим полиэдрозом.

**Полиэмбриония (polyembryony).** Развитие нескольких особей из одного яйца.

**Приманочные посадки (trap crop).** Небольшие посадки чувствительного к вредителю и крайне привлекательного для него кормового растения, высаженные раньше основной культуры или удаленные от нее пространственно с целью отвлечь на них вредителя и обеспечить затем его легкое уничтожение.

тожение.

**Принцип Гаузе (Gause's law).** Экологический принцип, согласно которому разные виды, занимающие идентичные экологические ниши (т.е. экологически гомологичные), не могут неопределенно долго сосуществовать в одном местообитании.

**Природное равновесие (balance of nature).** Естественная тенденция растительных и животных популяций не уменьшаться в размере до полного вымирания и не увеличиваться до бесконечности, обусловленная естественными регуляторными процессами в ненарушенной среде.

**Протелический паразит (protelean parasite).** Вид насекомых, у которого паразитическими являются только неполовозрелые стадии.

**Прямой вредитель (direct pest).** Организм, причиняющий немедленный и непосредственный вред товарному продукту, например плодам, даже при низкой плотности популяции.

**Рациональная организация борьбы с вредителями (pest management).** Часть рационального использования природных ресурсов. Включает процесс принятия решений, при котором учитывается необходимость в подавлении вредителя и возможные последствия этого подавления, а также все другие аспекты человеческой деятельности и целостности среды.

**Рациональное использование природных ресурсов (resource management).** Всеобъемлющий процесс принятия решений, касающихся рационального использования и сохранения природных ресурсов и окружающей среды.

**Регулирование численности популяции (population regulation).** Процесс, определяющий численную плотность живых организмов. По мнению большинства авторов, в нем непременно участвует хотя бы один зависящий от плотности популяции фактор смертности, ответственный за стабилизацию размера популяции на каком-то среднем, характерном для данной популяции уровне или вблизи от него.

**Регуляторы роста насекомых (PPH) [insect growth regulator (IGR)].**



Общий класс природных и синтетических химических соединений, участвующих в регулировании роста и метаморфоза у насекомых. В него входят ювеноиды и некоторые другие соединения, ингибирующие либо ювенильный гормон, либо другие физиологически активные соединения.

**Сверхпаразитоид (hyperparasitoid).** Насекомое, паразитирующее на другом паразитоиде.

**Септицемия (septicemia).** Заболевание, вызываемое попаданием в кровь и размножением объектов, рассматриваемых как системы патогенных микроорганизмов.

**Симбиоз (symbiosis).** Совместная жизнь в тесной ассоциации двух или нескольких организмов разных видов.

**Симпатрический (sympatric).** Обитающий в том же географическом районе.

**Симптоматология (symptomatology).** Изучение симптомов и признаков болезней.

**Синэкология (synecology).** Область экологии, занимающаяся изучением взаимоотношений живых сообществ организмов между собой и с внешней средой.

**Системный анализ (systems analysis).** Комплекс методов для всеобъемлющего анализа сложных биологических объектов, рассматриваемых как системы с переплетающимися причинно-следственными связями.

**Случайное биологическое подавление вредного насекомого (fortuitous biological insect pest suppression).** Полезное, но случайное распространение чужеземных полезных организмов в новых для них районах и (или) на новых вредителях, в результате которого популяция вредителя подавляется; сюда же относится успешное регулирование численности завезенных вредителей местными естественными врагами.

**Сопротивление среды (environmental resistance).** Совокупное действие всех – и физических, и биотических – факторов смертности организма, действующих в среде, которое не позволяет организму реализовать абсолют-



ный репродуктивный потенциал.

**«Специфический образ искомого» (specific search image).** Впечатление, остающееся у хищника после нескольких случайных встреч с видом – потенциальной жертвой, благодаря которому он приобретает способность распознавать и интенсивно искать этот вид-жертву.

**Таблица выживания (life table).** Способ выражения упорядоченным образом результатов наблюдений над изменениями плотности популяции насекомых во времени и пространстве и процессов, которыми определяются эти изменения, особенно в отношении распределения смертности по возрастам и ее причинам.

**Телиотокия (thelyotoky).** Тип партеногенетического размножения, при котором в потомстве оказываются только самки.

**Тельца-включения (inclusion bodies).** Белковые кристаллоподобные структуры, возникающие в клетках насекомых, зараженных некоторыми патогенными вирусами; могут иметь различные размеры и формы. Каждое тельце-включение обычно содержит некоторое количество размножившихся вирионов.

**Толерантность (tolerance).** Основа устойчивости, благодаря которой хозяин способен расти, размножаться и залечивать повреждения, поддерживая в то же время популяцию вредителя, которая могла бы повредить более чувствительному хозяину.

**Трансовальная передача возбудителя (transovum).** Передача патогенных микроорганизмов от одного поколения следующему на внешней стороне загрязненных яиц.

**Трансовариальная передача возбудителя (transovarial).** Передача патогенных микроорганизмов от матери потомству еще в то время, когда это потомство находится в яйцах внутри яичника.

**Устойчивость (resistance).** Врожденная особенность, позволяющая организму уменьшать вред, причиняемый ему врагами, или как-то влиять на их вредное воздействие.

**Устойчивость хозяина (host resistance).** Наследственная способность определенной разновидности растения (или животного) давать больший урожай хорошего качества по сравнению с обычными разновидностями при одинаковом уровне заражения вредителем; эта способность основана на трех элементах: отсутствии предпочтения у вредителя к данной разновидности, антибиозе и (или) толерантности.

**Факторы, зависящие от плотности популяции (density-dependent).** Факторы смертности, способствующие по мере увеличения плотности популяции уничтожению все большего процента особей и наоборот.

**Факторы, не зависящие от плотности популяции (density-independent).** Факторы смертности (или другие факторы), которые уничтожают сравнительно постоянную долю популяции независимо от изменений ее плотности.

**Факультативный паразитизм (facultative parasitism).** Организмы, которые могут либо паразитировать на здоровых насекомых, либо развиваться во внешней среде каким-либо другим образом (например, питаясь грибами), если насекомое-хозяин отсутствует.

**Эндофильный (endophilous).** Требуемый для выживания постоянного присутствия человека, поставляемых им пищевых ресурсов и стабильной микросреды, создаваемой человеком.

**Энзоотия (enzootic).** Болезнь, постоянно регистрируемая в данной области, но встречающаяся очень редко.

**Энтомогенный (entomogenous).** Организм (обычно микроорганизм), растущий в теле или на теле насекомых.

**Энтомопатогенный (entomopathogenic).** Способный вызывать болезни у насекомых.

**Энтомопоксвирус (entomopox virus).** Вирус насекомых, морфологически сходный с вирусом оспы позвоночных. Для него характерна веретеновидная или овальная форма вирусных частиц, окруженных двумя-тремя мембранами; в таком виде вирусные частицы, как правило, включены в

крупные овальные белковые кристаллы, образованные в цитоплазме зараженных клеток.

**Энтомофаг (entomophagous)**. Организм, потребляющий в пищу насекомых или их части (насекомоядный).

**Энтомофильный (entomophilic)**. Предпочитающий насекомых.

**Эпизоотия (epizootic)**. Вспышка болезни (или иногда размножения вредителя), при которой наблюдается необычно большое число случаев заболевания (или необычная плотность популяции вредителя).

**«Эффект отдачи» (восстановление численности вредителя) [flareback (pest resurgence)]**. Быстрое, иногда взрывоподобное возрастание численности популяции вредителя после обработки инсектицидом, в результате которой были уничтожены связанные с ней и, возможно, игравшие регуляторную роль естественные враги этого вредителя.

**Ювабион («бумажный фактор») [juvabion ("paper factor")]**. Химическое соединение, обладающее активностью ювенильного гормона и содержащееся в бумаге, производимой из американской бальзамической пихты. Активен в отношении бескрылого красноклопа *Pyrrhocoris apterus* L. Случайно открыт в 1966 г.

**Ювенильный гормон (ЮГ) [juvenile hormone (JH)]**. Химическое соединение, продуцируемое *сoropa allata*. Один из трех основных гормонов, управляющих развитием насекомых. Определяет тип линьки, которая происходит под влиянием экдизона. При высоком титре ЮГ в крови происходят дополнительные личиночные или нимфальные линьки; при низком титре или при полном отсутствии ЮГ происходит превращение в куколку или имаго.

**Ювеноид (аналог ювенильного гормона; АЮГ) [juvenoid (juvenile hormone analog; JHA)]**. Синтетическое или природное соединение растительного или животного происхождения, биологическая активность которого сходна с активностью настоящего ювенильного гормона.

## ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

*Де Бах П.* (ред.). Биологическая борьба с вредными насекомыми и сорняками. Перевод с английского. – М.: Колос, 1968. – 616 с.

*Джекобсон М.* Половые феромоны насекомых. Перевод с английского. – М.: Мир, 1976. – 392 с.

*Замотайлов А.С., Попов И.Б., Белый А.И.* Экология насекомых. Краткий курс лекций. – Краснодар: КубГАУ, 2009. – 184 с.

*Колодько И.Т., Сидняревич В.И., Таран Н.А., Свиридов А.В.* Биологическая защита растений. Учебник. – М.: Урожай, 2003. – 414 с.

*Коппел Х., Мертинс Дж.* Биологическое подавление вредных насекомых. Перевод с английского / Под ред. С.С. Ижевского. – М.: Мир, 1980. – 429 с.

*Пл КубГАУ 1.7.1 – 2011.* Организация образовательной деятельности по основным образовательным программам магистратуры, версия 1.0. – Краснодар: КубГАУ, 2011. – 30 с.

*Полтавский А.Н., Артохин К.С., Шмараева А.Н.* Энтомологические рефугиумы в ландшафтных системах земледелия. – Ростов-на-Дону: Ростовское отделение РЭО, 2005. – 212 с.

*Пузанова Л.А.* Биологический контроль мучнистой росы яблони, винограда и овощных культур. – Краснодар: СКНИИСИВ, 2003. – 197 с.

*Соколов М.С., Монастырский О.А., Пикушова Э.А.* Экологизация защиты растений. – Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1994. – 462 с.

*Суитмен Х.* Биологический метод борьбы с вредными насекомыми и сорняками. Перевод с английского. – М.: Колос, 1964. – 575 с.

*Тобиас В.И.* Паразитические насекомые-энтомофаги, их биологические особенности и типы паразитизма. – СПб.: Зоологический ин-т РАН, 2004. – 149 с. [Труды РЭО. – Т. 75 (2)].

*Чернышев В.Б.* Экология насекомых. Учебник. – М.: МГУ, 1996. – 304 с.

*Чернышев В.Б.* Экологическая защита растений. – М.: МГУ, 2001. – 136 с.

*Чернышев В.Б.* Сельскохозяйственная энтомология (экологические основы): курс лекций. – М.: Триумф, 2012. – 232 с.

*Штерншис М.В.* Биологическая защита растений. Учебник. – М.: Колос, 2004. – 246 с.

---

ИНФОРМАЦИОННЫЙ РЕСУРС

Замотайлов А.С.

**ИСТОРИЯ И МЕТОДОЛОГИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ  
ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ. ЭЛЕКТРОННЫЙ КУРС ЛЕКЦИЙ**