

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК
ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ**

**О.Г.Гусева
А.Г.Коваль**

**ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ
ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ВРЕДИТЕЛЕЙ
НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ
МНОГОЯДНЫХ ХИЩНИКОВ**

**Санкт-Петербург - Пушкин
2000**

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ВРЕДИТЕЛЕЙ НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ МНОГОЯДНЫХ ХИЩНИКОВ

О.Г.Гусева, А.Г.Коваль

Предназначается специалистам научно-исследовательских институтов, занимающихся исследованием динамики популяций животных, аспирантов, преподавателей и студентов университетов.

Под редакцией д.б.н., профессора В.И.Танского

Работа выполнялась в рамках задания 04 (моделирование и конструирование агробиогеоценозов) Программы фундаментальных и приоритетных прикладных исследований по защите растений "Фитосанитарная оптимизация растениеводства" (1996-2000 гг.)

© Всероссийский НИИ защиты растений

© О.Г.Гусева, А.Г.Коваль

ВВЕДЕНИЕ

Хищные жужелицы (Coleoptera, Carabidae) и стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) являются одними из наиболее многочисленных многоядных хищников в агроценозах сельскохозяйственных культур. Они вызывают значительное увеличение смертности многих вредителей. Однако как число, так и процент уничтоженных жертв зависят от плотности популяции хищника и жертвы.

Известно, что отдельные механизмы регуляции численности насекомых действуют в пределах различных интервалов плотности популяции (Викторов, 1967). При этом многоядные энтомофаги характеризуются низким порогом и относительно узкой зоной активности.

С нашей точки зрения, для объективной оценки роли многоядных хищников в динамике численности отдельных видов насекомых необходимо:

- уточнить конкретные значения плотности популяции жертвы, соответствующие зоне активности этих хищников,
- дать формальное описание зависимости количества и процента уничтоженных за определенный интервал времени жертв от плотности их популяции.

Зависимость скорости потребления жертв отдельным консументом от их плотности известна как функциональный ответ, или функциональная реакция (functional response) (Solomon, 1949).

Изучению функциональной реакции различных животных посвящено большое количество исследований. Наиболее подробный теоретический анализ функциональной реакции хищников на плотность добычи был проведен канадским исследователем К.Холлингом (Holling, 1965). Были выделены три типа функциональной реакции. Из них первый тип встречается редко среди растительноядных животных и в данной работе рассматриваться не будет. Согласно выводам К.Холлинга, для беспозвоночных должен быть характерен асимптотический рост числа уничтоженных жертв при увеличении плотности их популяции (II тип функциональной реакции) (рис.1).

В случае позвоночных животных, имеющих возможность выбора пищи, эта зависимость описывалась логистической кривой (III тип функциональной реакции) (рис.1). Однако отмечалось, что III тип теоретически возможен для некоторых беспозвоночных (Holling, 1965).

Различия между этими двумя типами функциональной реакции носят принципиальный характер. Это связано с особенностями изменения процента уничтоженных особей жертв с ростом их плотности.

При реакции типа II процент погибших от хищников особей непрерывно снижается и каждое единичное увеличение плотности приводит к прогрессивно меньшему увеличению числа особей добычи, подвергшихся нападению. При реакции типа III с увеличением плотности добычи доля уничтоженных особей сначала возрастает

вследствие первоначального положительного ускорения S-образной кривой. Однако после перегиба кривой реакция имеет отрицательное ускорение, поэтому пропорция уничтожаемой добычи с этого момента непрерывно снижается (рис.2).

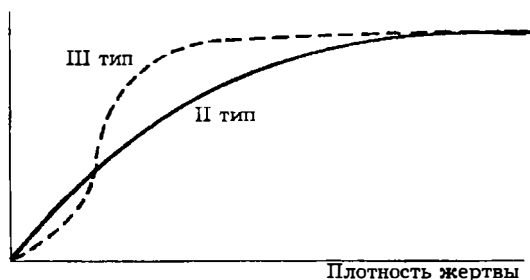


Рис. 1. Количество особей жертвы, уничтожаемых хищниками с различными типами функциональной реакции (по Holling, 1965)

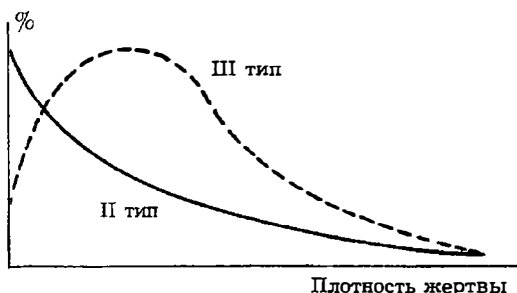


Рис.2. Процент особей жертвы, уничтожаемых хищниками с различными типами функциональной реакции (по Holling, 1965)

Функциональная реакция III типа, имеющая форму логистической кривой (рис.1), оптимальна. Это связано с тем, что она имеет регуляторное значение благодаря росту доли погибших особей жертвы в определенном интервале ее плотности (Solomon, 1964, Викторов, 1967; Хорхордин, Лосев, 1985).

Поэтому хищники, для которых характерен III тип функциональной реакции на плотность жертвы, заслуживают особого внимания как фактор ограничения численности фитофагов. Для энтомофагов, не обладающих всегда ярко выраженной численной реакцией на плотность популяции жертвы, функциональная реакция III типа является важным условием наличия их регуляторной роли.

Интересно, что при анализе функциональной реакции хищных насекомых (представителей отрядов *Orthoptera*, *Heteroptera* и

Coleoptera) на плотность добычи К.Холлинг (Holling,1965) использовал только результаты лабораторных опытов, проведенных с одним видом жертвы. При таких условиях зависимость количества уничтоженных жертв от плотности их популяции соответствовала II типу функциональной реакции.

В проведенных в ВИЗР лабораторных опытах по определению количества яиц капустных мух, уничтоженных стафилином *Aleochara bilineata* Gyll. при различной плотности популяции вредителя характер функциональной реакции также соответствовал II типу реакции по Холлингу (Клишина,1983).

Функциональная реакция II типа чаще встречается как среди плотоядных, так и среди растительноядных животных (Бигон и др.,1989).

К.Холлинг предполагал, что функциональная реакция типа II характерна для беспозвоночных животных, а изменения в поведении, связанные с переключением консументов на массовый вид жертвы (функциональная реакция типа III), главным образом, характерны для позвоночных животных (Holling,1965). Однако многими исследователями были получены данные о существовании функциональной реакции III типа у паразитических перепончатокрылых, поражающих личинок различных хозяев (Burnett,1958; Takahashi,1968; Hassel et al.,1977).

В полевых условиях многоядные хищные жуки имеют возможность выбора пищи и могут питаться той добычей, которая встречается в большем количестве. Наши исследования, проведенные на примере систем "капустные мухи - комплекс хищных жужелиц и стафилинид" и "колорадский жук - карабус прикарпатский (*Carabus hampei* Küst.)", показали, что максимальный процент особей вредителя, подвергшихся нападению многоядных хищников, имеет место при средних значениях плотности популяции жертвы. Это соответствует III типу функциональной реакции по Холлингу. Ранее такой тип функциональной реакции для многоядных хищников описан не был. В то же время при питании в лабораторных условиях одним видом жертвы функциональная реакция хищника может соответствовать II типу.

Таким образом, для реальной оценки количества и доли (%) уничтоженных хищниками жертв необходимо проводить серии экспериментов при различной плотности популяции хищника и жертвы. В противном случае может быть получена лишь фрагментарная информация, не отражающая общей закономерности изменения эффективности хищников.

Ниже рассматриваются подходы, которые могут быть использованы для создания модельных площадок с определенной численностью хищников и оценки их эффективности при различной плотности популяции вредителей.

МЕТОДЫ СОЗДАНИЯ МОДЕЛЬНЫХ ПЛОЩАДОК ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЭФФЕКТИВНОСТИ МНОГОЯДНЫХ ХИЩНИКОВ

Целью выделения модельных площадок является анализ эффективности многоядных хищников, имеющих возможность выбора пищи, в полевых условиях при различных значениях плотности популяции жертвы. Это связано с тем, что для объективной оценки роли хищников необходимо учитывать связь их эффективности с плотностью популяции вредителей. При этом могут быть использованы различные методы создания модельных площадок. Площадки, на которых находятся модельные растения, позволяют проводить подсчеты изменения численности вредителей при различных значениях плотности хищников и жертв. Подобные эксперименты были проведены А.Г.Ковалем в Закарпатье в 1979-1980 гг. (Коваль,1986; Гусев,Коваль, 1990) и О.Г.Гусевой в Ленинградской области в 1985-1986 гг. (Гусева, 1988). Рассмотрим методики проведения этих экспериментов.

1.1. Методы проведения количественных оценок воздействия жужелиц *Carabus hamprei* на выживаемость колорадского жука в полевых условиях

Для изучения эффективности жужелиц была использована модифицированная нами методика Ф.Шернея (Scherney,1960).

На картофельном поле в условиях Закарпатской области были созданы ограниченные полиэтиленовой пленкой площадки. Площадь огороженных участков - 1 м² (1979 г., рис.3а) и 10 м² (1980 г., рис.3б).

Стенками у этих площадок служила полиэтиленовая пленка, натянутая между вбитыми в почву деревянными кольшками размером 60×5×5 см. Кольшки, находившиеся внутри площадок, оборачивались полиэтиленовой пленкой, которая препятствовала (как и стенки площадки) поднятию по ним карабусов. Для стенок использовалась двойная полиэтиленовая пленка шириной 0.5 м (0.3-0.35 м над поверхностью почвы и 0.15-0.2 м в почве). На площадках картофельного поля создавалась различная плотности *S.hamprei* - 0, 0.5, 1.0 и 2.0 особи/м². Именно такие значения плотности жужелиц этого вида были характерны для картофельных полей Закарпатья в период проведения исследований (Коваль,1999).

На модельные растения, расположенные на площадках с различной численностью жужелиц, были помещены одно- и двухдневные яйцекладки вредителя (от 25 до 100 яиц на куст). Яйцекладки прикрепляли на куст вместе с листом картофеля камедевым клеем. При прикреплении яйцекладок старались выдерживать их размещение по ярусам, встречающееся на поле: для первого поколения колорадского жука - 50% - нижний ярус, 35% - средний ярус, 15% - верхний ярус; для второго поколения вредителя - 75% - средний

ярус и 25% - верхний ярус. Прикрепление велось в момент массовой откладки яиц колорадским жуком. При внесении яиц, а также при дальнейших осмотрах площадок все прилетевшие жуки и их яйцекладки убирались. Учеты численности колорадского жука проводились с интервалом от 3 до 7 суток до окукливания личинок.

1.2. Исследование зависимости эффективности хищных жужелиц и стафилинид от плотности популяции весенней капустной мухи

Работа проводилась в условиях Ленинградской области в Пулковском отделении совхоза "Шушары" на полях капусты. При этом была использована оригинальная методика - кольцевые почвенные ловушки. Ловушка представляет собой три металлических кольца, обтянутых полиэтиленовой пленкой таким образом, чтобы образовалась кольцевая канавка. Наружный диаметр кольца - 20 см, глубина канавки - 5 см, ширина - 2.5 см. Кольцевая ловушка закапывается так, чтобы ее края находились на уровне почвы (рис.4).

Если не требуется проводить оценки уловистости хищников, внешний край ловушки может немного возвышаться над поверхностью почвы. Кольцевая канавка на 1/4 заполняется 10% раствором глицерина с мылом для задержания хищников. Ловушки позволяют изолировать растения капусты от обитающих на поле хищников и сравнить количество яиц капустных мух около изолированных и неизолированных растений. Количество ловушек в наших опытах менялось от 17 (1985 г.) до 44 (1986 г.). Контрольные растения располагались между ловушками. Учеты проводились через 1-3 суток в течение всего полевого сезона.

Самыми многочисленными хищниками на модельных полях капусты в период проведения экспериментов были *Bembidion quadrimaculatum* L., *B. properans* Steph. и стафилиниды подсемейства *Aleocharinae* (*Aloconota gregaria* Er. и *Oxyroda* sp.).

При работе с кольцевыми ловушками могут быть искусственно внесены фитофаги на модельные растения или проведен анализ выживаемости насекомых природной популяции.

Эксперименты показали, что кольцевые почвенные ловушки могут быть использованы при изучении роли хищников на полях рапса и зерновых. При этом ловушка изолирует не одно, а несколько растений. Очевидно, этот метод может быть использован и на других культурах.

Размеры кольцевых почвенных ловушек и материал, из которого они изготовлены, может варьировать. Важно, чтобы была выполнена основная задача - изоляция модельных растений от хищников, главным образом, гео- и герпетобионтов.



а



б

Рис.3. Ограниченные площадки размером 1 м^2 (а) 10 м^2 (б) для изучения влияния жужелиц на выживаемость колорадского жука

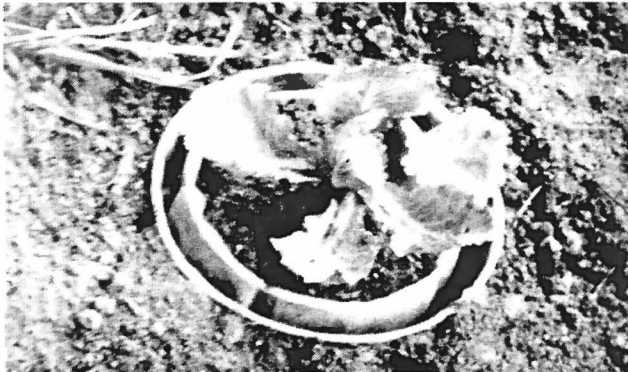


Рис.4. Кольцевая почвенная ловушка

1.3. Сравнительная оценка использованных методов оценки эффективности многогодных хищников

Несмотря на различия рассматриваемых систем и технических подходов к решению поставленных задач во всех случаях выдерживался один и тот же принцип – создавались модельные площадки, на которых проводились систематические наблюдения в течение всего периода развития вредителей. При этом исследователям были известны значения численности хищников и вредителей на площадках. Отличия описанных выше методик связаны прежде всего с особенностями биологии и поведения насекомых исследуемых видов.

В опытах с колорадским жуком имелась возможность создать постоянную численность нелетающих карабусов на изолированных площадках и постоянно удалять новые кладки яиц колорадского жука на модельных растениях.

В опытах с капустными мухами приходилось работать с хорошо летающими видами хищников, поэтому искусственно создать фиксированную численность хищных жуков на модельных площадках не представлялось возможным. Кольцевые почвенные ловушки позволяли быстро освободить изолированное растение от случайно залетевших хищников.

Создать различную плотность яиц на модельных растениях в полевых условиях затруднительно, так как откладка яиц мухами природной популяции сильно растянута и постоянно существует вероятность того, что на модельное растение будут отложены дополнительные яйца. Поэтому анализировались только сезонные изменения численности яиц капустных мух, хищных жужелиц и стафилинид на модельном поле. При анализе проводилась группировка результатов полевых наблюдений по показателям интенсивности откладки яиц капустными мухами. Все данные были разделены на 4 примерно равные группы, а затем было проведено вычисление среднего для каждой группы числа яиц, отложенных за сутки на 10 растений капусты. Так как численность хищников на поле также постоянно менялась, был произведен перерасчет количества и процента уничтоженных яиц капустных мух на 10 хищников на кв. метр.

Несмотря на различие методик, использованных в опытах с колорадским жуком и весенней капустной мухой, получены сходные результаты по эффективности хищников при различной плотности популяции жертвы.

РЕЗУЛЬТАТЫ АНАЛИЗА ЭФФЕКТИВНОСТИ МНОГОЯДНЫХ ХИЩНИКОВ ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ЖЕРТВ

Анализ результатов исследований показал, что в процессе функционирования обеих систем (колорадский жук - жужелица *Carabus hamprei* и весенняя капустная муха - комплекс хищных жу-желиц и стафилинид) наблюдаются одни и те же закономерности. Многоядные хищники, имеющие в полевых условиях обширный вы-бор пищи и не склонные к целенаправленному поиску жертв одного вида, при низкой плотности популяции вредителя уничтожают меньшее количество особей. Максимальный процент уничтоженных жертв наблюдается при средних значениях плотности популяции вредителя. При максимальных значениях численности вредителей доля уничтоженных жертв снижается несмотря на возможное увеличение количества съеденных каждым хищником особей вредителя.

Результаты подсчета процента яиц капустных мух, уничтоженных в полевых условиях в расчете на 10 хищников на м² при различной плотности популяции вредителя, представлены на рисунке 5. При низкой плотности популяции (когда скорость откладки яиц не превышала 48 шт. за сутки на 10 растений) процент уничтоженных хищниками яиц существенно возрастал с увеличением плотности жертвы.

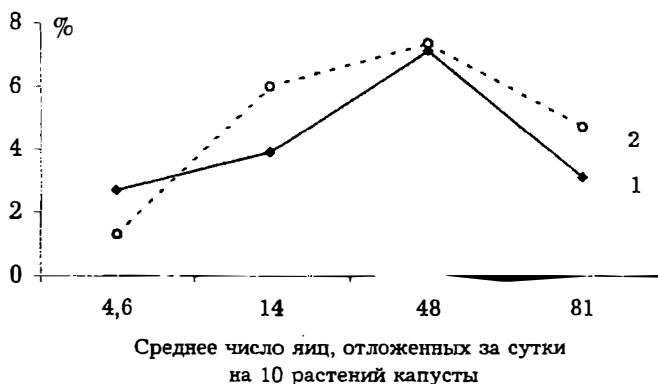


Рис. 5. Процент яиц капустных мух, уничтоженных за сутки в расчете на 10 хищников на м², при различной плотности популяции вредителя
1 - фактические значения, 2 - расчетные значения

Максимальный процент уничтоженных за сутки яиц (более 7) наблюдался при средней скорости откладки яиц - 48 на 10 растений за сутки (рис.5) При такой интенсивности откладки яиц и низкой численности хищников на поле может возникнуть необходимость

проведения защитных мероприятий. Желательно, чтобы в таких условиях решение о целесообразности обработок принималось на основе экономического порога, учитывающего эффективность хищников.

При высокой плотности популяции вредителя (скорость откладки яиц - 81 за сутки на 10 растений) ситуация коренным образом изменяется. Экономический порог вредоносности был превышен, и хищники уже не могли сдерживать численность вредителей на хозяйственно неощутимом уровне. Процент яиц, уничтоженных за сутки хищными жуками и стафилинидами, с ростом плотности жертвы стремительно снижается (рис.5). Это еще раз подтверждает вывод Г.А.Викторова о том, что зоной активности многоядных энтомофагов как механизма регуляции численности насекомых является низкая плотность популяции (Викторов,1967). Нами была дана лишь количественная оценка этой зоны для системы весенняя капустная муха - комплекс хищных жуков.

Установлено, что регулирующее воздействие хищных жуков и стафилинид на численность капустных мух проявляется при интенсивности откладки яиц вредителями до 48 за сутки на 10 растений капусты. При более высоких значениях интенсивности откладки яиц процент уничтоженных многоядными хищниками вредителей снижается. Это говорит о том, что активность многоядных хищников как механизма регуляции численности (по терминологии Г.А.Викторова,1967) при высокой интенсивности откладки яиц капустными мухами снижается.

Аналогичная ситуация имела место и при рассмотрении системы колорадский жук - жужелица *Carabus hampei*.

При численности вредителя до 25 яиц на 1 куст картофеля с ростом плотности популяции наблюдалось увеличение процента уничтоженных особей (рис.6).

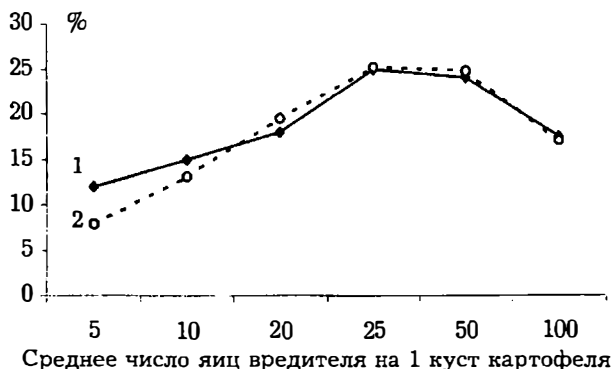


Рис.6. Процент особей колорадского жука, уничтоженных одной жужелицей *Carabus hampei* на м² за весь период развития яиц и личинок вредителя
1 - фактические значения, 2 - расчетные значения

Максимальный процент уничтоженных карабусами особей колорадского жука наблюдался при численности вредителя 25-50 яиц на 1 растение картофеля. При численности колорадского жука 100 яиц на куст процент уничтоженных особей вредителя снижался.

Таким образом, определен интервал плотности, при котором карабусы оказывают регулирующее воздействие на численность колорадского жука - до 25 яиц на 1 растение картофеля. Именно при такой численности вредителей для сохранения регулирующего воздействия многоядных энтомофагов особенно важно избегать экономически необоснованных обработок инсектицидами, особенно средне-опасными и опасными для энтомофагов согласно классификации К.В.Новожилова и Г.И.Сухорученко (1997).

Число особей вредителей, уничтоженных многоядными хищниками при различных значениях интенсивности откладки яиц весенней капустной мухой и начальной численности яиц колорадского жука, представлены на рисунках 5 и 6.

В опытах с колорадским жуком, проведенных с одним видом энтомофага при известном начальном количестве внесенных яиц наблюдался меньший разброс экспериментальных данных. С увеличением среднего числа яиц на 1 куст картофеля наблюдается возрастание числа уничтоженных вредителей (рис.6).

В экспериментах, проведенных с капустными мухами, в течение полевого сезона постоянно менялась структура доминирования видов в комплексе хищников. Кроме того, трудно предположить, что капустные мухи каждые сутки откладывали одинаковое число яиц на растения, изолированные и не изолированные от хищников. Методика проведения работ с капустными мухами менее трудоемка по сравнению с опытами, проведенными с колорадским жуком, однако дает большее варьирование полученных результатов. Поэтому среднее количество яиц, уничтоженных хищниками при интенсивности откладки яиц 81 на 10 растений за сутки, - 26 в расчете на 10 хищников на кв. м - оказалось меньше, чем при более низкой интенсивности откладки яиц (48 яиц на 10 растений за сутки), - 35 в расчете на 10 хищников на м² (рис.7). Это связано прежде всего с тем обстоятельством, что в период высокой интенсивности откладки яиц капустными мухами на модельном поле была отмечена высокая численность мелких стафилинид из подсемейства Aleocharinae, обладающих малой прожорливостью.

С нашей точки зрения, определение интервалов плотности вредителя, при которых многоядные хищники имеют наибольшее значение, является одной из ключевых задач при оценке эффективности этих энтомофагов.

Кроме того, для прогноза количества и процента уничтоженных многоядными хищниками жертв важно составить уравнения, описывающие зависимость этих характеристик от плотности популяции жертвы.



Рис.7. Число яиц капустных мух, уничтоженных за сутки в расчете на 10 хищников на m^2 при различной плотности популяции вредителя
1- фактические значения, 2 - расчетные значения

Как отмечалось выше, при III типе функциональной реакции характерен рост числа уничтоженных жертв при увеличении плотности их популяции в соответствии с логистической кривой.

Рассмотрим уравнения, описывающие логистические кривые роста числа жертв, уничтоженных многоядными хищниками, при увеличении плотности популяции вредителей.

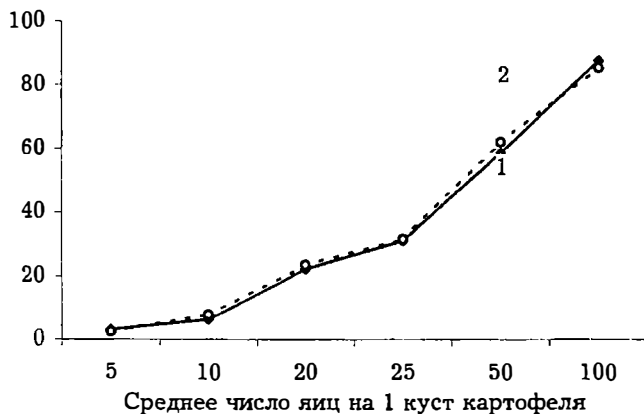


Рис.8. Число особей колорадского жука, уничтоженных одной жужелицей *Carabus hamprei* за весь период развития яиц и личинок вредителя
1- фактические значения, 2 - расчетные значения

Для весенней капустной мухи число яиц, уничтоженных за сутки в расчете на 10 хищников на m^2 (Y_1) может быть вычислено по уравнению:

$$Y_1 = 40 / (1 + \exp(2.31 - 2.42 \ln(X_1))),$$

где X_1 - среднее число яиц, отложенных за сутки на 1 растение капусты.

Для колорадского жука число особей, уничтоженных одним карабусом на m^2 за весь период развития яиц и личинок вредителя (Y_2), может быть подсчитано согласно следующего уравнения:

$$Y_2 = 100 / (1 + \exp(6.67 - 1.83 \ln(X_2))),$$

где X_2 - начальная численность яиц на 1 растение картофеля. Зная начальную численность и количество уничтоженных особей, можно вычислить процент погибших вредителей при различной плотности популяции. Результаты расчетов по приведенным выше уравнениям представлены на рисунках 5-8. Очевидно, что логистические кривые дают адекватное описание воздействия многоядных хищников на численность вредителей.

Уравнения позволяют прогнозировать процент и количество уничтоженных жертв при различной плотности популяции вредителей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многоядные хищники, обладающие свойством переключаться с одного массового вида жертвы на другой, являются универсальным механизмом поддержания равновесия в агроценозах. Наиболее значимое стабилизирующее воздействие на динамику численности вредителей (когда темп увеличения скорости потребления с ростом плотности жертвы повышается) хищные жуки оказывают при низкой плотности фитофагов.

Поэтому для поддержания работы естественных механизмов стабилизации динамики популяций вредителей необходимо исключить профилактические обработки инсектицидами при интервалах плотности, не превышающих экономического порога вредоносности.

Исследование роли многоядных хищников в динамике численности вредителя должно включать определение интервала плотности, при котором эти энтомофаги оказывают стабилизирующее воздействие. Наши исследования показали, что для весенней капустной мухи и хищных жужелиц и стафилинид такой интервал соответствует интенсивности откладки яиц до 48 за сутки на 10 растений

капусты. Для системы колорадский жук – жужелица *Carabus hampei* этот интервал соответствует начальной численности вредителя до 25 яиц на куст.

Для реальной оценки количества и процента уничтоженных хищниками жертв необходимо проводить серии экспериментов при различной плотности популяции хищника и жертвы, так как эффективность хищников связана с плотностью популяции вредителя. Иначе в связи с нелинейностью этого процесса может быть получена лишь фрагментарная информация, не отражающая общей закономерности изменения эффективности хищников и не позволяющая выявить интервалы плотности вредителей, при которых наиболее значима регуляторная роль многоядных энтомофагов.

Литература

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

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества, т.2. М., 1989, 477 с.

Гусев Г.В., Коваль А.Г. Биологический метод борьбы с колорадским жуком. М., Агропромиздат, 1990, 63 с.

Гусева О.Г. Влияние хищников на динамику численности и вредоносность капустных мух на фоне различных кормовых растений. Дис. к.б.н. Л., 1988, 121 с.

Клишина Л.И. Эффективность алеохары и факторы ее обуславливающие. /Биоценологическое обоснование критериев эффективности природных энтомофагов. Л., 1983, с.101-105.

Коваль А.Г. Хищные жужелицы – энтомофаги колорадского жука. /Защита растений, 11, 1986, с. 45-46.

Коваль А.Г. К изучению жужелиц (Coleoptera, Carabidae) – энтомофагов колорадского жука картофельных полей Закарпатья. /Энтомол. обозр., 78, 3, 1999, с.527-536.

Новожилов К.В., Сухорученко Г.И. Методические принципы оценки степени опасности инсектоакарицидов для полезных членистоногих. /Сб. тр. Всерос. съезда по защите растений (СПб, дек. 1995). СПб, ВИЗР, 1997, с.281-286.

Хорхордин Е.Г., Лосев А.М. Функциональная реакция хищника – гаммазового клеща *Amblyseius finlandicus* на плотность паутинового клеща *Schizotetranychus pruni*. /Зоологический журнал, 44, 9, 1985, с.1368-1375.

Burnett T. Dispersal of an insect parasite over a small plot. /Can. Entomol., 90, 1958, p.279-283.

Hassel M.P., Lawton J.H., Beddington J.R. Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. /J. Anim. Ecol., 46, 1977, p.249-262.

Holling C.S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. /Mem. Ent. Soc. Can., 45, 1965, p.1-60.

Scherney F. Kartoffelkäferbekämpfung mit Laufkäfern (Gattung *Carabus*). /Pflanzenschutz, München, 12, 3, 1960, S.34-36.

Solomon M.E. The natural control of animal populations. /J. Anim. Ecol., 18, 1949, p.1-35.

Solomon M.E. Analysis of processes involved in the natural control of insects. /Advances Ecol. Res., 2, 1964, p.1-58.

Takahashi F. Functional response to host density in a parasitic wasp, with reference to population regulation. /Res. Pop. Ecol., 10, 1968, p.54-68.

Научное издание

Отпечатано в типографии

ООО "ИННОВАЦИОННЫЙ ЦЕНТР ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ" ВИЗР

Лицензия ПЛД № 69-253