

УДК 631.95 : 632.762.12 + 595.763.33

© О. Г. Гусева и А. Г. Коваль

ОЦЕНКА РОЛИ НАПОЧВЕННЫХ ХИЩНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (COLEOPTERA: CARABIDAE, STAPHYLINIDAE) В РЕГУЛЯЦИИ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ВРЕДИТЕЛЕЙ В АГРОЭКОСИСТЕМАХ

[O. G. GUSEVA a. A. G. KOVAL. ESTIMATION OF THE ROLE OF THE EPIGEAL PREDATORY BEETLES (COLEOPTERA: CARABIDAE, STAPHYLINIDAE) IN REGULATION OF PEST POPULATION DENSITY IN AGROECOSYSTEMS]

В число широко известных управляющих механизмов, действующих на уровне экосистемы, входят субсистемы «хищники—жертвы», в которых регулируется плотность популяций, что позволяет избежать перенаселения (Одум, 1986).

Возделываемые земли с рыхлой почвой, повышенной освещенностью и обилием доступного корма благоприятны для обитания и размножения многих видов напочвенных хищных жуужелиц и стафилинид (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae). Несмотря на большое количество публикаций по оценке роли напочвенных хищников, их способность регулировать плотность популяций вредителей в агроэкосистемах точно не доказана.

Регуляция плотности популяции обеспечивается существованием обратных связей между плотностью популяции и показателями рождаемости, смертности и миграции (Викторов, 1965, 1967). Наличие обратных связей между этими параметрами обеспечивает «компенсаторные изменения популяции и убыли этой популяции, выравнивающие случайные отклонения в ее плотности» (Викторов, 1967). Все факторы смертности впервые были разделены американскими энтомологами Говардом и Фиске (Howard, Fiske, 1911) на категории, зависящие и не зависящие от плотности популяции. Фактор смертности, зависящий от плотности какой-либо популяции, вызывает увеличение не только количества, но и доли погибших особей при увеличении плотности данной популяции. Соломон (Solomon, 1949) полагал, что среди всех зависящих от плотности факторов (естественные враги, болезни, резервы пищи, ограниченное пространство) воздействие хищников-полифагов в наименьшей степени связано с плотностью популяции жертвы благодаря их способности использовать альтернативные виды пищи. Зависимость скорости потребления жертв отдельным видом хищников от плотности жертв определяется как функциональный ответ, или функциональная реакция (functional response: Solomon, 1949). Наиболее подробный теоретический анализ реакции хищников на плотность добычи был проведен канадским исследователем Холлингом (Holling, 1965). Этим автором были выделены 3 типа функциональной реакции. I тип — линейный рост числа уничтоженных жертв при низкой плотности популяции жертвы — среди плотоядных животных встречается редко. Для II типа

функциональной реакции характерен асимптотический рост числа уничтоженных жертв при увеличении плотности их популяций. При III типе реакции эта зависимость описывается логистической кривой. Различия между типами функциональной реакции имеют принципиальный характер, так как отражают особенности изменения доли уничтоженных жертв с ростом плотности их популяций. При реакции II типа доля погибших от хищников особей жертвы непрерывно снижается. При реакции III типа с увеличением плотности популяции жертвы доля уничтоженных особей сначала возрастает вследствие первоначального положительного ускорения логистической (S-образной) кривой, а после перегиба кривой постоянно снижается (Holling, 1965). Функциональная реакция III типа при определенных соотношениях плотностей хищника и жертвы способна обеспечить регуляцию плотности фитофагов. Регуляторное и стабилизирующее воздействие реакции этого типа обеспечивается благодаря росту не только количества, но и доли погибших особей жертвы при относительно низких значениях ее плотности (Solomon, 1949, 1964; Викторов, 1967; Hassel et al., 1977; Хорхордин, Лосев, 1985; Fernandez-Arhez, Corley, 2003). Функциональная реакция III типа при низких значениях плотности жертвы ведет к стабилизации динамики взаимодействующих популяций (Бигон и др., 1989).

Хищники, в том числе и хищные жесткокрылые, для которых характерен III тип функциональной реакции, заслуживают особого внимания в качестве фактора регуляции плотности фитофагов. Обязательным условием регуляторной роли энтомофагов, не проявляющих ярко выраженной численной реакции на плотность популяции жертвы, является именно такой тип функциональной реакции. Необходимо отметить, что при анализе функциональной реакции хищных насекомых (представителей отрядов Orthoptera, Heteroptera и Coleoptera) на плотность добычи Холлинг (Holling, 1965) использовал только результаты лабораторных опытов, проведенных с одним видом жертвы. Многие другие работы, посвященные исследованию функциональной реакции хищных беспозвоночных, также проводились в лабораторных условиях и с использованием одного вида жертвы (Nakamura, 1977). При таких условиях зависимость количества уничтоженных жертв от плотности их популяций в большинстве случаев соответствовала II типу функциональной реакции. В проведенных во ВНИИ защиты растений лабораторных опытах по определению количества яиц капустных мух, уничтоженных стафилином *Aleochara bilineata* Gyll. при различной плотности популяции вредителя (Клишина, 1983), характер функциональной реакции также соответствовал II типу реакции по Холлингу. Этот исследователь предполагал, что функциональная реакция II типа характерна для беспозвоночных животных, а изменения в поведении, связанные с переключением консументов на массовый вид жертвы (функциональная реакция III типа), свойственны главным образом позвоночным (Holling, 1965). Однако дальнейшие исследования показали, что даже у одного вида хищника на разных стадиях развития или с изменением условий (при питании жертвами, относящимися к разным видам и имеющими разные размеры тела) может изменяться тип функциональной реакции. Так, взрослые хищные клопы *Nabis kinbergii* Reut. при питании различными вредителями люцерны в лабораторных условиях проявляли функциональную реакцию II типа, а нимфы этого вида — III типа (Siddique, Chapman, 1987). Многими исследователями были получены данные о наличии функциональной реакции III типа у различных членистоногих: пауков сем. Clubionidae (Mansour et al., 1980), жуков сем. Coccinellidae (Hassel et al., 1977), клопов семейств Nabidae (Siddique, Chapman, 1987) и Miridae (Пазюк, 2010), а также у паразитических перепончатокрылых, заражающих личинок различных хозяев (Burnett, 1958; Takahashi, 1968; Hassel et al., 1977).

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

Функциональная реакция даже наиболее многочисленных многоядных хищных жуков из семейств Carabidae и Staphylinidae изучена недостаточно. Почти нет сведений, отражающих количественные аспекты взаимодействия популяции вредителя с комплексом обитающих в агроценозах напочвенных хищников при различных значениях плотности фитофага.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наши исследования проводились с подсистемами «комплекс хищных жужелиц (Carabidae) и стафилинид (Staphylinidae)—весенняя капустная муха (*Delia brassicae* Bouché)» и «карабус прикарпатский (*Carabus hampei* Küst.)—колорадский жук (*Lepidotarsa decemlineata* Say)». Для оценки количества и доли уничтоженных хищниками жертв были проведены серии экспериментов на площадках с модельными растениями при различных значениях плотности популяций фитофагов.

Для количественной оценки воздействия жужелицы *C. hampei*, доминирующей во многих агроценозах низинной зоны Закарпатья (Гусев, Коваль, 1990; Коваль, 1999), на выживаемость колорадского жука в агроценозе картофеля (с. Великая Бакта Закарпатской обл. Украины, 1979—1980 гг.) была использована модифицированная методика Шернея (Scherney, 1960). Эксперименты проводились на ограниченных полиэтиленовой пленкой опытных делянках картофеля сорта Темп площадью от 1 до 10 м², на которых плотность карабуса составляла 1—2 особью на 1 м². На модельные растения прикреплялись камедевым клеем вместе с листом картофеля одно- и двухдневные яйцекладки вредителя (от 25 до 100 яиц на куст). При внесении яиц и дальнейших осмотрах площадок все прилетевшие вредители и их яйцекладки убирались. Учеты численности колорадского жука проводились с интервалом от 3 до 7 суток и продолжались до начала окукливания личинок. Более подробно данная методика была описана ранее (Гусева, Коваль, 2000; Коваль, 2009).

Воздействие комплекса напочвенных хищных жуков на выживаемость весенней капустной мухи было изучено на полях капусты сорта Слава 1305 в Ленинградской обл. в окрестностях г. Пушкин в 1985—1986 гг. (Гусева, 1988). В период проведения экспериментов доминирующими видами в агробиоценозе были жужелицы *Bembidion quadrimaculatum* L., *B. properans* Steph., *B. guttula* F. и стафилиниды *Anotylus rugosus* F. и *Aloconota gregaria* Er. Для изоляции модельных растений капусты от обитающих на поле хищников были использованы кольцевые почвенные ловушки (Гусева, Коваль, 2000). Каждая ловушка представляла собой 3 металлических кольца, обтянутые полиэтиленовой пленкой таким образом, чтобы образовалась кольцевая канавка, которая на 1/4 заполнялась 10% -ным раствором глицерина. Наружный диаметр кольца составлял 20, глубина канавки — 5, ширина — 2.5 см. Ловушки закапывались так, чтобы их края находились на уровне почвы. Эта методика позволяла сравнить количество яиц капустных мух, оставшихся на почве около стеблей изолированных и неизолированных растений. Число уничтоженных хищниками яиц определялось как разница между количеством яиц, обнаруженных около стеблей изолированных и неизолированных растений. Количество ловушек в наших опытах составляло от 17 до 32, контрольные растения капусты располагались между ними. Учеты проводились с интервалом от 1 до 3 суток в течение всего полевого сезона. Более подробно данная методика была описана нами ранее (Гусева, Коваль, 2000).

Для учета сезонной динамики численности хищных жужелиц и стафилинид на модельных полях проводился разбор верхнего слоя почвы (от 0 до 5 см). Один раз

в 10—14 дней проводился разбор почвы на 10 площадках размером 33.3×30 см. Всего было разобрано 180 проб.

При анализе данных проводилась группировка результатов по показателям интенсивности откладки яиц капустными мухами (до 10 яиц в сутки на 10 растений, от 10 до 30, от 30 до 45, от 45 до 60, от 60 до 80 и более 80), а затем для каждой группы проводилось вычисление средних значений плотности и смертности этих вредителей. Был проведен расчет количества и доли (в процентах) яиц, уничтоженных одним хищником на 1 м^2 , при этом было принято допущение, что количество уничтоженных жертв при определенной их плотности пропорционально численности хищников (при этом средние значения плотности хищников изменялись от 38.3 до 72.7 особи на 1 м^2).

При оценке коэффициентов уравнений по выборочным данным использовался метод наименьших квадратов. Этот же метод применялся при тестировании полученных в полевых условиях данных на соответствие II или III типу функциональной реакции. Максимальное количество жертв, которое может уничтожить один хищник, определялось на основе результатов лабораторных экспериментов.

Концентрация отдельных видов хищников около растений капусты с большим количеством яиц весенней капустной мухи оценивалась с помощью специального индекса (отношение численности хищников в радиусе 5 см около стебля растения капусты к средней численности хищников на 1 м^2 за этот же период наблюдений).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

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

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

где Y — доля (в процентах) особей вредителей, уничтоженных за период наблюдений при плотности хищников 1 особь на 1 м^2 . Продолжительность периода наблюдений составляла 1 сутки в опытах с яйцами капустной мухи и весь период с момента откладки яиц до завершения развития личинок в опытах с колорадским жуком. X — плотность популяции вредителя. В опытах с капустными мухами это среднее число яиц, отложенных за 1 сутки на 1 растение капусты, а в опытах с колорадским жуком — среднее число яиц колорадского жука на 1 куст картофеля. A — максимальное количество жертв, которое может уничтожить один хищник на 1 м^2 за период наблюдений; b и c — коэффициенты, определенные на основе результатов полевых наблюдений.

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

В табл. 1 представлены результаты полевых экспериментов, в ходе которых проводилось сравнение количества яиц капустных мух, оставшихся на изолированных и не изолированных от напочвенных хищников растениях капусты при различной плотности популяции вредителей и численности хищников. Расчетные значения доли яиц вредителя, уничтоженных за одни сутки в расчете на одного хищника на 1 м^2 , представлены на рис. 1, соответ-

Таблица 1

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

Среднее число яиц капустной мухи, отложенных за одни сутки на 1 растение, шт.	Средняя доля уничтоженных за одни сутки яиц, %	Средняя плотность хищников, особей на 1 м ²	Доля яиц вредителя, уничтоженных за одни сутки в расчете на одного хищника на 1 м ² , %	
			фактическое значение	расчетное значение
0.5	10.3	38.3	0.27	0.15
1.3	30.2	65.7	0.46	0.49
3.7	36.6	50.1	0.73	0.76
3.5	49.9	70.3	0.71	0.63
7.0	26.2	72.7	0.36	0.52
9.4	14.7	52.5	0.28	0.41

ствие расчетных и фактических значений отражено в табл. 1. Среднее отклонение расчетных значений от фактических составило +7.6 %. Наибольшее совпадение расчетных и фактических значений отмечено при средних значениях плотности популяции вредителя.

При низкой плотности популяции (когда скорость откладки яиц капустными мухами не превышала 3 шт. за 1 сутки на 1 растение) доля (в %) уничтоженных хищниками яиц резко возрастала при увеличении плотности жертвы. С превышением некоторого значения плотности популяции вредителя ситуация коренным образом изменялась и доля яиц, уничтоженных за одни сутки жужелицами и стафилинидами, с ростом плотности жертвы снижалась (рис. 1). Это подтверждает вывод Викторова (1967) о том, что «зоной активности» многоядных энтомофагов как механизма регуляции численности насекомых-фитофагов является низкая плотность популяций жертв.

Аналогичные результаты были получены при изучении подсистемы «колорадский жук—жужелица *Carabus hampei*». В табл. 2 представлены ре-

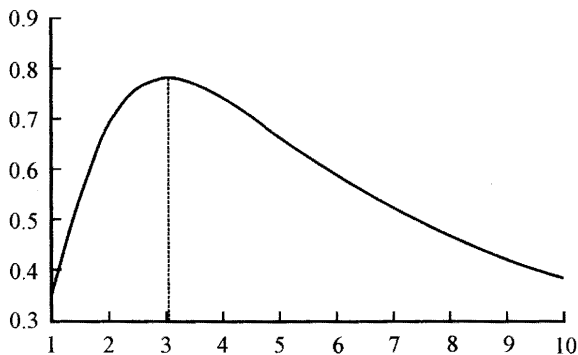


Рис. 1. Изменение доли яиц весенней капустной мухи (*Delia brassicae* Bouché), уничтожаемых хищными жуками, при различной интенсивности откладки яиц вредителем.

По оси абсцисс — среднее число яиц капустных мух, отложенных за 1 сутки около одного растения капусты. По оси ординат — доля (в процентах) особей вредителя, уничтоженных за 1 сутки при плотности хищников 1 особь на 1 м². Перпендикулярная пунктирная линия, проведенная из точки перегиба кривой к оси абсцисс, отделяет интервал плотности вредителя, выше которого наземные хищные жуки не могут ее регулировать.

Влияние жужелицы *Carabus hampei* Küst. на смертность колорадского жука при различной плотности вредителя на делянках картофеля (Закарпатье, 1979—1980 гг.)

Число яиц вредителя на 1 куст картофеля, шт.	Средняя доля уничтоженных особей вредителя, %	Плотность карабусов, особей на 1 м ²	Доля особей колорадского жука на стадии яйца и личинки, уничтоженных 1 карабусом, %	
			фактическое значение	расчетное значение
5	11.0	1.0	11.0	6.3
10	14.4	1.0	14.4	13.5
20	17.2	1.0	17.2	22.3
25	50.4	2.0	25.2	24.6
50	46.3	2.0	23.4	25.1
100	35.0	2.0	17.5	17.3

зультаты изучения выживаемости яиц и личинок колорадского жука на картофеле при различных значениях начальной плотности вредителя на учетных площадках. Расчетные значения представлены на рис. 2, расчетные и фактические значения — в табл. 2. Среднее отклонение расчетных значений от фактических составило -2.2% .

При численности вредителя до 36 яиц на 1 куст картофеля с ростом плотности его популяции наблюдалось увеличение доли уничтоженных особей. При дальнейшем увеличении плотности колорадского жука доля уничтоженных карабусами особей вредителя снижалась. Таким образом, интервал плотности колорадского жука, при котором имаго *Carabus hampei* оказывают регулирующее воздействие на его численность, — от 1 до 36 яиц на 1 растение картофеля.

Анализ результатов наших наблюдений и литературных данных показал, что рост смертности вредителей в результате питания многоядных

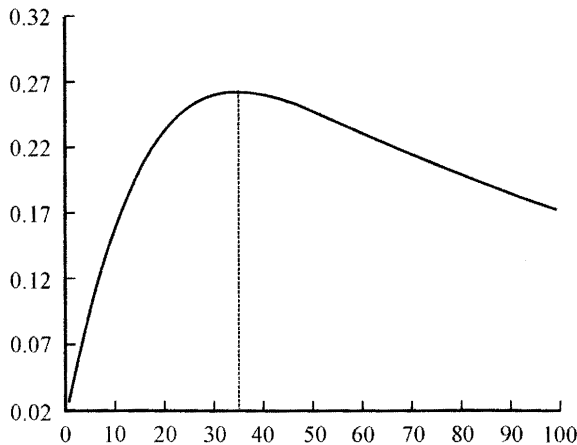


Рис. 2. Изменение доли особей колорадского жука, уничтожаемых 1 жужелицей *Carabus hampei* Küst., при различной плотности вредителя.

По оси абсцисс — среднее число яиц вредителя на 1 куст картофеля. По оси ординат — доля (в частях от единицы) особей колорадского жука, уничтоженных одной жужелицей *C. hampei* на 1 м² поля за весь период развития яиц и личинок вредителя. Перпендикулярная пунктирная линия, проведенная из точки перегиба кривой к оси абсцисс, отделяет интервал плотности вредителя, выше которой *C. hampei* не может ее регулировать.

хищников при увеличении плотности популяции фитофагов определяется следующими механизмами.

1. Переключение на питание массовым видом жертвы. С увеличением плотности популяции вредителя увеличивается доля питающихся им особей многоядных хищников. Серологический анализ особей жужелицы *Pterostichus melanarius* Ill., собранных на полях капусты, на наличие белков весенней капустной мухи выявил увеличение доли питающихся этим вредителем особей данного хищника при возрастании плотности его популяции (Гусева, Коваль, 2010). Подобное явление наблюдалось и при изучении питания *P. melanarius* яблонной плодовой жужелицей *Cydia pomonella* L. (Hagley, Allen, 1990) и колорадским жуком (Коваль, 2007). Серологический анализ ряда массовых видов жужелиц и стафилинид на наличие белков злаковых тлей, проведенный наряду со вскрытием желудков хищников, также подтвердил увеличение доли особей, питающихся вредителями, при увеличении плотности популяции этих вредителей (A study of feeding ..., 1987).

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

3. Скопление хищников-полифагов на участках с повышенной плотностью популяции вредителя. Такое явление известно как агрегирующий ответ со стороны консументов (Бигон и др., 1989) и связано с тем, что некоторые хищники проводят большую часть времени в очагах с наибольшей концентрацией жертв. В частности, стафилиниды из рода *Tachyporus* и личинки различных видов жужелиц и стафилинид чаще встречаются на полянках с повышенной плотностью тлей (Monstrud, Toft, 1999). Различные виды жужелиц и стафилинид скапливаются также рядом с растениями капусты, около которых были отложены яйца весенней капустной мухи. Были получены статистически достоверные значения коэффициента корреляции между средней численностью яиц капустных мух, отмеченных в радиусе 5 см от стеблей капусты, и индексом скопления хищников около этих растений. Для жужелиц *Bembidion quadrimaculatum* и *B. guttula* этот коэффициент составил соответственно +0.60 и +0.41, для стафилинид *Anotylus rugosus* и *Aloconota gregaria* — +0.48 и +0.35 (Гусева, 1988; Гусева, Коваль, 2005).

4. Увеличению количества погибших особей вредителей с ростом плотности популяций фитофагов способствует также увеличение доли поврежденных хищниками жертв при избытке последних. Поврежденные особи, как правило, нежизнеспособны. Количественные аспекты этого явления были изучены только на основе анализа функциональной реакции пауков из родов *Lycosa* и *Pardosa* при питании имаго плодовой мушки *Drosophila melanogaster* Mg. (Nakamura, 1977).

Увеличение плотности популяций вредителей и наличие различных видов корма могут оказать влияние и на многолетнюю динамику численности хищников. В таком случае проявляется численная реакция на увеличение плотности популяций отдельных видов жертв. Так, плодовитость жужелиц *Anchomenus dorsalis* Pont. была самой низкой при питании только дождевыми червями, увеличивалась при питании тлями и была наиболее высокой при смешанном питании (Bilde, Toft, 1994).

Таким образом, плотность популяции вредителя является важнейшим параметром, определяющим взаимодействие в подсистеме «напочвенные хищники—жертва». При низкой плотности популяций фитофагов воздействие комплекса напочвенных хищников-полифагов на выживаемость вредителей возрастает по мере роста плотности этих популяций, что обеспечивает регуляцию в системе по принципу отрицательной обратной связи (увеличение доли, а не только количества уничтоженных вредителей, с ростом плотности их популяций). При этом необходимо учитывать, что отличия между агроэкосистемами и природными экосистемами «заключаются главным образом в уровнях, на которых регулируется плотность популяций вредных и полезных организмов» (Вилкова, Танский, 1994). Интервал плотности, при которой осуществляется регуляция, специфичен для каждой конкретной подсистемы «хищник—жертва» и может быть определен экспериментально, как это было показано в настоящей работе на примере подсистем «комплекс жужелиц и стафилинид—весенняя капустная муха» и «карабус прикарпатский—колорадский жук».

При возрастании плотности популяции фитофага выше некоторого значения роль хищников-полифагов уменьшается, но увеличивается роль других механизмов регуляции численности насекомых — специализированных энтомофагов, эпизоотий и внутривидовой конкуренции (Викторов, 1967). В агроценозах к регулирующим факторам могут быть отнесены также защитные мероприятия, применяемые с учетом экономических порогов вредоносности (Танский, 1997). Однако необходимо исключить профилактические обработки полей инсектицидами при плотностях вредителей, не превышающих этих порогов. В случае необходимости желательно применять препараты направленного, селективного действия, наименее губительные для энтомофагов — биопрепараты (битоксибациллин и др.) и ингибиторы синтеза хитина (Коваль, 1986, 1998), а также использовать устойчивые сорта, с помощью которых возможно многолетнее регулирование численности вредителей (Шапиро и др., 1986). Это позволит создать благоприятные условия для поддержания работы естественных механизмов стабилизации динамики популяций фитофагов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы с глубокой благодарностью вспоминаем Г. В. Гусева, О. Л. Крыжановского и В. И. Танского (Ленинград—Санкт-Петербург) — наших учителей и консультантов, поддерживавших исследования по данной теме, и выражаем искреннюю признательность И. А. Белоусову, А. Ф. Зубкову и И. И. Кабаку (Санкт-Петербург) за помощь в подготовке статьи и ряд ценных замечаний.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2 т. Пер. с англ. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
- Викторов Г. А. Колебания численности насекомых как регулируемый процесс // Журн. общ. биологии. 1965. Т. 26, № 1. С. 43—55.
- Викторов Г. А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. М.: Наука, 1967. 271 с.
- Вилкова Н. А., Танский В. И. Экологические особенности агроэкосистем и интегрированная защита растений // Защита растений. 1994. № 12. С. 8—9.
- Гусев Г. В., Коваль А. Г. Биологический метод борьбы с колорадским жуком. М.: Агропромиздат, 1990. 65 с.

- Гусева О. Г. Влияние хищников на динамику численности и вредоносность капустных мух на фоне различных кормовых растений. Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 121 с.
- Гусева О. Г., Коваль А. Г. Оценка влияния плотности популяций вредителей на эффективность многоядных хищников. СПб.: Всерос. НИИ защ. раст., 2000. 16 с.
- Гусева О. Г., Коваль А. Г. Функциональная реакция многоядных хищников и перспективы их использования в современных системах защиты растений // Биологические средства защиты растений, технология их изготовления и применения. СПб.: Всерос. НИИ защ. раст., 2005. С. 18—27.
- Гусева О. Г., Коваль А. Г. Пищевые связи жужелиц *Pterostichus melanarius* и *Poecilus cupreus* (Coleoptera, Carabidae) — важных многоядных энтомофагов // Вестн. защ. раст. 2010. № 1. С. 61—63.
- Иванов В. К. Особенности функциональной реакции малоподвижного хищника и мобильной жертвы в водной среде (экспериментальный подход) // Экология. 2004. № 5. С. 398—400.
- Клишина Л. И. Эффективность алеохары и факторы, ее обуславливающие // Биоценотическое обоснование критериев эффективности природных энтомофагов: Сб. науч. трудов. Л.: Всесоюз. НИИ защ. раст., 1983. С. 101—105.
- Коваль А. Г. Хищные жужелицы — энтомофаги колорадского жука // Защита растений. 1986. № 11. С. 45—46.
- Коваль А. Г. О влиянии инсектицидов — ингибиторов синтеза хитина — на жужелиц (Coleoptera, Carabidae) — энтомофагов колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) // Проблемы энтомологии в России: Сб. науч. трудов XI съезда Рус. энтомол. общ-ва. Т. 1, Санкт-Петербург, 23—26 сент. 1997 г. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1998. С. 197—198.
- Коваль А. Г. К изучению жужелиц (Coleoptera, Carabidae) — энтомофагов колорадского жука картофельных полей Закарпатья // Энтомол. обзор. 1999. Т. 78, вып. 3. С. 527—536.
- Коваль А. Г. Роль жужелиц (Coleoptera, Carabidae) как энтомофагов колорадского жука на полях картофеля и овощных пасленовых культур // Информ. бюл. ВПРС МОББ. 2007. № 38. С. 133—136.
- Коваль А. Г. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) агроценоза картофеля европейской части России и сопредельных территорий // Чт. памяти Н. А. Холодковского. 2009. Вып. 61, № 2. С. 1—112.
- Одум Ю. Экология: В 2 т. Пер. с англ. Т. 1. М.: Мир, 1986. 328 с.
- Пазюк И. М. Функциональная реакция клопа *Nesidiocoris tenuis* Reut. (Heteroptera, Miridae) при питании личинками персиковой тли *Myzus persicae* Sulz. // Фитосанитарная безопасность агроэкосистем. Матер. Междунар. науч. конф., г. Новосибирск, 7—9 июля 2010 г. Новосибирск, 2010. С. 199—201.
- Танский В. И. Биоценотический подход к интегрированной защите растений от вредных насекомых // Энтомол. обзор. 1997. Т. 76, вып. 2. С. 251—264.
- Хорхордин Е. Г., Лосев А. М. Функциональная реакция хищника — гамазового клеща *Amblyseius finlandicus* на плотность паутинового клеща *Schizotetranychus pruni* // Зоол. журн. 1985. Т. 44, № 9. С. 1368—1375.
- Шапиро И. Д., Вилкова Н. А., Слепян Э. И. Иммуниет растений к вредителям и болезням. Л.: Агропромиздат. Ленингр. отд., 1986. 192 с.
- Bilde T., Toft S. Prey preference and egg production of the carabid beetle *Agonum dorsale* // Entomol. exp. appl. 1994. Vol. 73, N 2. P. 151—156.
- Burnett T. Dispersal of an insect parasite over a small plot // Can. Entomol. 1958. Vol. 90, N 5. P. 279—283.
- Fernandez-Arhex V., Corley K. The functional response of parasitoids and its implications for biological control // Biocontrol Sci. Technol. 2003. Vol. 13. P. 403—413.
- Hagley E. A. C., Allen W. R. The green apple aphid, *Aphis pomi* Degeer (Homoptera: Aphididae), as prey of polyphagous arthropod predators in Ontario // Can. Entomol. 1990. Vol. 122, N 11/12. P. 1221—1228.
- Hassel M. P., Lawton J. H., Beddington J. R. Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids // J. Anim. Ecol. 1977. Vol. 46, N 1. P. 249—262.
- Holling C. S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation // Mem. Entomol. Soc. Can. 1965. N 45. P. 5—60.

- Howard L. O., Fiske W. F. The importation into the United States of the parasites of the gipsy moth and the brown-tail moth: a report of progress, with some consideration of previous and concurrent efforts of this kind // Bull. Bureau Entomol. US Dept. Agr. 1911. N 91. P. 1—312.
- Mansour F., Rosen D., Schulow A. Functional response of the spider *Chiracanthium mildei* (Arachnida: Clubionidae) to prey density // Entomophaga. 1980. T. 25, N 3. P. 313—316.
- Monsrud C., Toft S. The aggregative numerical response of polyphagous predators to aphids in cereal fields: attraction to what? // Ann. Appl. Biol. 1999. Vol. 134, N 3. P. 265—270.
- Nakamura K. A model for the functional response of a predator to a varying prey densities; based on the feeding ecology of wolf spiders // Bull. Natn. Inst. Agric. Sci. Ser. C. 1977. N 31. P. 29—89.
- Scherney F. Kartoffelkäferbekämpfung mit Laufkäfern (Gattung *Carabus*) // Pflanzenschutz. 1960. Jg. 12, N 3. S. 34—36.
- Siddique A. B., Chapman R. B. Functional response of pacific damsel bug, *Nabis kinbergii* (Hemiptera, Nabidae) // Entomophaga. 1987. T. 32, N 3. P. 303—309.
- Solomon M. E. The natural control of animal populations // J. Anim. Ecol. 1949. Vol. 18. P. 1—35.
- Solomon M. E. Analysis of processes involved in the natural control of insects // Advances Ecol. Res. 1964. Vol. 2. P. 1—58.
- A study of feeding by polyphagous predators on cereal aphids using Elisa and gut dissection / Sunderland K. D., Crook N. E., Stacey D. L., Fuller B. J. // J. Appl. Ecol. 1987. Vol. 24, N 3. P. 907—933.
- Sunderland K. D., Vickerman G. P. Aphid feeding by some polyphagous predators in relation to aphid density in cereal fields // J. Appl. Ecol. 1980. Vol. 17, N 2. P. 389—396.
- Takahashi F. Functional response to host density in a parasitic wasp, with reference to population regulation // Res. Pop. Ecol. 1968. Vol. 10. P. 54—68.

Всероссийский НИИ защиты растений,
Санкт-Петербург.
E-mail: olgaguseva-2011@yandex.ru,
agkoyal@yandex.ru

Поступила 23 I 2013.

SUMMARY

Ground-living polyphagous predatory beetles may regulate pest population abundance. The range of the population densities at which the regulation is possible is specific for each «predator—prey» subsystem and can be identified experimentally. In the subsystems «complex of ground beetles (*Carabidae*) and rove beetles (*Staphylinidae*)—cabbage maggot (*Delia brassicae* Bouché)» and «*Carabus hampei* Küst.—Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say)» regulation occurs at low pest densities: in the former subsystem, when the intensity of egg-lying does not exceed 3 eggs per day per plant; and in the latter, at the density of the pest varying from 1 to 36 eggs per potato plant. Within these density ranges both number and percent of pest individuals killed by the predatory beetles increase. Maximum values of the fraction of the pests destroyed by these entomophages are observed at medium values of the prey population density, which corresponds to the Holling's (1965) III type of functional response.