

РГАСНТИ 34.33.19

ISSN 0300-3647



# ИТОГИ НАУКИ И ТЕХНИКИ

ЭНТОМОЛОГИЯ

Том 13



Москва 1990

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ СССР  
ПО НАУКЕ И ТЕХНИКЕ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНЫЙ ИНСТИТУТ НАУЧНОЙ И ТЕХНИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ  
(ВИНИТИ)

# ИТОГИ НАУКИ И ТЕХНИКИ

СЕРИЯ

## ЭНТОМОЛОГИЯ

Том 13

ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ  
НА ПОПУЛЯЦИИ НАЗЕМНЫХ  
НАСЕКОМЫХ

Под редакцией к. б. н. Г. Н. Горностаева

Серия издается с 1972 г.



МОСКВА 1990

Главный редактор информационных изданий ВИНТИ  
профессор *П. В. Нестеров*

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ  
ИНФОРМАЦИОННЫХ ИЗДАНИЙ ВИНТИ ПО БИОЛОГИИ

Главный редактор — акад. *Р. В. ПЕТРОВ*

Члены редакционной коллегии: к. б. н. *О. Н. Барсова,*

к. б. н. *Л. Ф. Борисова* (зам. главного редактора),

чл.-корр. АН СССР *А. Л. Бызов*, к. б. н. *А. М. Василенко,*

д. б. н. *М. А. Каменская*, акад. *П. Г. Костюк,*

к. м. н. *В. А. Кочукова*, чл.-корр. АН СССР *О. А. Крышталъ,*

к. с.-х. н. *Е. В. Ластовка*, д. м. н. *Ф. З. Меерсон,*

д. б. н. *А. А. Михайлова* (зам. главного редактора),

чл.-корр. АН СССР *А. А. Ничипорович,*

к. б. н. *Т. А. Пронина*, к. м. н. *В. Н. Тарасов,*

к. б. н. *А. В. Титова* (ученый секретарь редколлегии), д. б. н. *В. П. Чтецов,*

к. б. н. *И. П. Шамардина*, акад. ВАСХНИЛ *В. С. Шевелуха,*

чл.-корр. АН СССР *С. В. Шестаков*, д. м. н. *А. И. Шнирельман*

Научный редактор к. б. н. *М. Н. Барыбкина*

Рецензенты: академик *А. С. Исаев*, д. б. н. *В. И. Кузнецов*

УДК 595.7:[574.3:504.05]

## ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА ПОПУЛЯЦИИ НАЗЕМНЫХ НАСЕКОМЫХ

К о в л о в М. В.

### В В Е Д Е Н И Е

Насекомые – самая разнообразная и наиболее многочисленная группа животных, отличающаяся широкой экологической и эволюционной пластичностью. Едва ли можно представить наземную или пресноводную экосистему, в которой насекомые не играли бы значительной роли; во многих сообществах через насекомых проходит большая часть потоков вещества и энергии. Способность насекомых выживать в самых неблагоприятных условиях, проникать в новые местообитания и приспосабливаться к постоянно меняющимся факторам среды общеизвестна. Очевидно, именно на этом базируется убеждение многих энтомологов в том, что насекомым суждено пережить человека.

Насекомые играют в жизни человека существенную роль, отчуждая заметную долю валового национального продукта – как непосредственно, в виде изъятия  $1/5$ – $1/3$  мирового урожая сельскохозяйственных культур, так и косвенно, в форме затрат на борьбу с ними и ущерба, нанесенного этой борьбой окружающей среде.

В настоящее время часто определяемое как "эпоха научно-технической революции", наблюдается необычайно активное воздействие человечества на природную среду, состояние которой, несмотря на принимаемые меры, продолжает ухудшаться. Эти процессы характерны для всех промышленно развитых стран, включая СССР; намечившиеся в последнее время позитивные сдвиги не снимают остроты этой проблемы.



Состоянию природной среды посвящен целый ряд специальных исследований и научно-популярных работ. Не обсуждая этот вопрос специально, укажем, что в начале восьмидесятых годов в мире ежегодно производилось (а следовательно, с той или иной задержкой поступало в неизменном либо преобразованном виде в биогеоценозы):

- более 60 млн. т синтетических веществ;
- свыше 500 млн. т минеральных удобрений;
- около 3 млн. т ядохимикатов;
- около 20 млрд. т углекислого газа;
- около 150 млн. т сернистого ангидрида [195].

Антропогенные воздействия на окружающую среду давно уже приобрели глобальный характер. К числу их наиболее важных последствий обычно относят парниковый эффект, истощение озонового слоя, кислотные дожди, сведение лесов и опустынивание, загрязнение Мирового океана и вымирание животных и растений [335]. Уменьшение разнообразия живых организмов, идущее со все возрастающей скоростью, означает фактически реверсию предшествовавшей эволюции биосферы, сопровождавшейся увеличением разнообразия [1]. Одним из следствий этих процессов можно считать снижение устойчивости экосистем суши. Это вызвало некоторую смену акцентов в направленности исследований: если раньше большее внимание уделяли непрерывным постепенным перестройкам динамических и структурных характеристик биоценозов в ответ на малые изменения состояния среды, то в последнее время преимущественное развитие получает изучение неустойчивости экосистем, то есть анализ скачкообразных их изменений [122, 219, 325].

Другой аспект рассматриваемой проблемы - накопление в природных системах различных веществ вследствие нарушения их биогеохимических циклов. В процессе эволюции экосистем происходил отбор видов, обеспечивающих замкнутость круговорота веществ, и уничтожение части видов приводит к разрушению (размыканию) циклов. Все это способствует ускорению эволюционных процессов: так, время образования глобальной скоррелированности биоты сократилось до нескольких десятков лет [72].

Изменение состояния среды в историческом прошлом служит предпосылкой и фактическим материалом для создания различных экологических прогнозов, ни один из которых не учитывает, однако, изменений в ходе эволюционного процесса, вызванных деятельностью человека, то есть не вклю-

часть в себя филогенетического прогноза для основных компонентов биоты. И хотя изменения характера эволюции биосферы рассматриваются в общем перечне последствий нарушения экосистем [120], анализ антропогенных модификаций процессов эволюции даже не упоминается в Проекте концепции Программы биосферных и экологических исследований АН СССР [219].

Различные аспекты антропогенного воздействия на популяции насекомых исследованы с разной степенью полноты. Наиболее детально разработаны вопросы, связанные с нарушениями химизма среды, однако исследования химического подавления вредителей и изменений энтомофауны в районах промышленного загрязнения развиваются в значительной степени независимо. Это затрудняет поиск общих закономерностей в ответных реакциях насекомых на сходные по своей природе воздействия и интерпретацию полученных данных для целей экологического и филогенетического прогнозирования.

Тема, вынесенная в заглавие работы, носит глобальный характер. Поэтому процесс подготовки обзора был сопряжен с жестким отбором источников. Мы не ставили целью подбор полной библиографической информации и не включали в список материалы, дублирующие уже опубликованные, либо не содержащие принципиально новой информации (например, тезисы конференций).

Таким образом, в настоящем обзоре, несомненно, имеются пробелы. Вместе с тем критический анализ литературы позволил наметить немало вопросов, обойденных вниманием исследователей.

## 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ЭКОСИСТЕМЫ И ОТВЕТНЫХ РЕАКЦИЙ НАСЕКОМЫХ

Типы антропогенных нарушений в экосистемах. Создание подробной классификации типов антропогенного воздействия на экосистемы и соответствующих нарушений в них представляет собой методически весьма трудную задачу, решение которой выходит за пределы компетенции автора. При составлении приведенной ниже классификации была взята за основу система патогенных ситуаций естественного и искусственного происхождения по Э.И. Слепяну [67, 260, 262].

1. Изменения абиогических экологических факторов.
  - 1.1. Качественное и количественное изменение химического состава воздуха, вод и почвы (дисхемия).
  - 1.2. Нарушение водного режима среды (дигидрия).
  - 1.3. Нарушение температурного режима среды (дистермия).
  - 1.4. Изменение уровня ионизирующей радиации, в том числе в связи с изменением концентрацией радиоактивных изотопов (диррадиация).
  - 1.5. Изменение электромагнитных параметров среды (дисэлектрия и дисмагнетизм).
  - 1.6. Нарушение физических и механических характеристик почвенного покрова (дисадафия).
  - 1.7. Изменение параметров природной освещенности (дисфотия).
  - 1.8. Изменение параметров звуковых (в том числе ультразвуковых) колебаний во внешней среде (дисфония).
2. Изменения биогических экологических факторов.
  - 2.1. Коренное целенаправленное преобразование экосистем.
  - 2.2. Выпас скота и другие виды локального природопользования.
  - 2.3. Интродукция отдельных видов (штаммов и др.) живых организмов, не свойственных местной биоте; массовое разведение и выпуск или переселение видов аборигенной фауны.
  - 2.4. Массовый отлов насекомых в природе с различными целями.

Все указанные типы нарушений взаимосвязаны, взаимобусловлены, причем одно и то же воздействие может восприниматься различными компонентами экосистемы как нарушения различных типов. Так, повышение концентрации сернистого ангидрида в воздухе будет восприниматься минирующими насекомыми и как дисхемия, и как дигидрия, поскольку у растений в зоне промышленных выбросов нарушается водный режим органов и тканей.

Нарушения в экосистемах можно рассматривать на разных уровнях, в частности, синэкологическом и демэкологическом [67]. Часть биогических факторов (см. разделы 2.3 и 2.4, отчасти 2.2) оказывают чаще всего воздействия демэкологического характера. Масштабы подобных воздействий, как правило, не вызывают значимых изменений даже в ближайших звеньях трофических цепей. С другой сто-

роны, демэкологическим воздействиям свойственна четкая направленность на один или несколько видов насекомых, что позволяет на современном уровне изучения рассматривать подобные воздействия обособленно. Различные аспекты биологического загрязнения и проблемы воздействия на отдельные популяции с точки зрения охраны насекомых подробно рассмотрены Г.Н. Горностаевым [67]. В настоящем обзоре основное внимание уделено последствиям воздействий на экосистемы в целом.

Следует отметить, что постоянно употребляемый термин "загрязнение" не имеет корректного определения. Весьма интересной в методологическом аспекте представляется точка зрения Г.В. Стадницкого [267], который, сформулировав проблему определения биоэкологической сущности загрязнения, предложил рассматривать любые формы воздействия человека на биосферу как помехи, нарушающие правильность и сокращающие количество информации, передаваемой по пространственно-временным каналам между отдельными элементами биосферы. Такой подход не только позволяет снять разделение воздействий на целенаправленные, обычно не воспринимаемые как "загрязнение", и нецеленаправленные, но и выступает в качестве основы эволюционного подхода к изменениям, происходящим на всех уровнях организации сообществ.

Типы ответных реакций в популяциях насекомых. Реакции популяций насекомых на антропогенные воздействия чрезвычайно разнообразны и с трудом поддаются классификации. Создание подробной системы затруднено также недостаточной изученностью отдельных типов ответных реакций, в связи с чем предлагаемый ниже вариант классификации можно считать лишь предварительным [141]:

1. Ответные реакции на организменном уровне.
  - 1.1. Изменение химического состава тела и накопление ксенобиотиков.
  - 1.2. Изменение репродуктивного потенциала особей.
  - 1.3. Изменение продолжительности различных стадий онтогенеза и общей продолжительности жизни.
  - 1.4. Изменение морфо-физиологических характеристик особей вследствие нарушения процессов развития.
  - 1.5. Нарушение поведения.

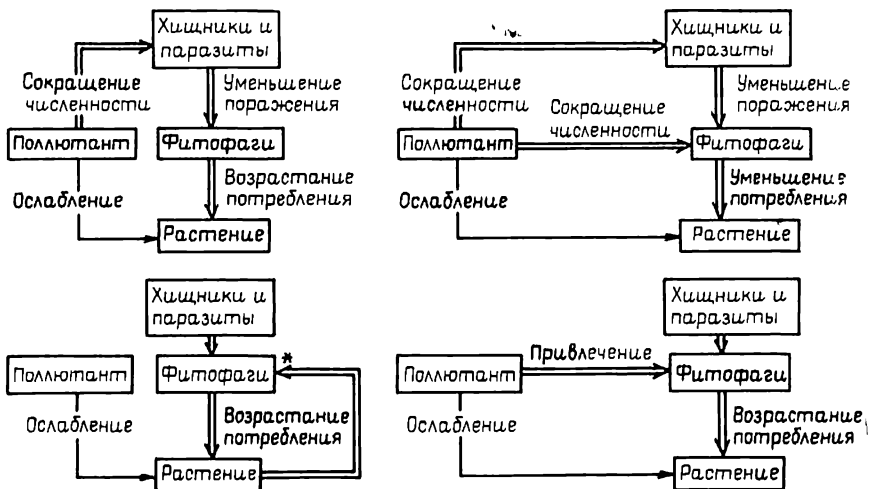
2. Ответные реакции на популяционно-видовом уровне.
  - 2.1. Изменение генетической структуры популяции (проявляющееся через изменение ее фенетической структуры).
  - 2.2. Изменение пространственной структуры популяции.
  - 2.3. Изменение возрастной структуры популяции.
  - 2.4. Изменение соотношения полов в популяции.
  - 2.5. Изменение численности.
3. Ответные реакции на системном (биоценогическом) уровне.
  - 3.1. Рассогласование сроков развития отдельных видов (фенологические нарушения).
  - 3.2. Нарушения трофических цепей вследствие изменения структуры сообщества.

В обзоре максимальное внимание уделено ответным реакциям на популяционно-видовом уровне. Популяции обычно рассматриваются как элементарные эволюционные структуры, и изучение антропогенного воздействия на процессы эволюции целесообразно начинать именно на этом уровне. Изменения, происходящие на организменном уровне, служат необходимым условием реализации изменений на популяционно-видовом уровне; темпы и направленность эволюционных изменений в популяциях могут определяться структурой сообщества, то есть регулироваться также на системном уровне организации. Подробнее этот вопрос рассмотрен в разделе 7.4.

## 2. ОПОСРЕДОВАНИЕ АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА ФИТОФАГОВ ИХ КОРМОВЫМИ РАСТЕНИЯМИ

Изменения популяций фитофагов в зонах антропогенного воздействия в подавляющем большинстве случаев определяются как прямым воздействием антропогенных нарушений на насекомых, так и опосредованным, проявляющимся через изменения физиологии и биохимии кормового растения (включая накопление ксенобиотиков). Зависимость численности фитофагов (в широком смысле этого слова) от физиологического состояния растений неоднократно обсуждалась в литературе [227, 399, 401, 657], и ее наличие в настоящее время можно считать доказанным.

Из перечисленных в разделе 1 типов антропогенного воздействия наиболее подробно изучено влияние на растения раз-



\* - уменьшение устойчивости или привлечение к пораженным частям растения  
 → - известные эффекты  
 ⇒ - возможные эффекты

Рис. 1. Основные модели взаимодействия насекомых и их кормовых растений в зонах аэротехногенного загрязнения (по [594])

личных химических веществ, в первую очередь минеральных удобрений, а также изменений состава атмосферного воздуха в зонах аэротехногенного загрязнения и изменения химического состава почвы под влиянием различных поллютантов [107, 186, 594]. Наиболее важными представляются изменения обводненности и биохимического состава поедаемых органов (тканей) и ослабление защитных реакций растения, в норме создающих трудности для питания фитофагов.

Влияние стрессирующих факторов на взаимоотношения насекомых и их кормовых растений зависит как от типа антропогенного воздействия, так и от специфики растительных и животных организмов. Упрощенно реальные ситуации можно свести к 4 типам взаимодействия (рис. 1) [594].

В экспериментальных условиях растения, подвергнутые фумигации различными поллютантами, часто оказываются более привлекательными для фитофагов. В частности, жуки *Epilachna varivestis* в парных гестах отдают предпочтение листьям сои, подвергшимся воздействию более высоких концентраций озона [415]. При питании совки *Trichoplusia ni* средами, содержащими фумигированные фтористым

водородом листья капусты, увеличивалась скорость роста гусениц [459]. Аналогичные эффекты описаны для сернистого ангидрида: фумигация кормовых растений загрязненным воздухом приводила к увеличению скорости роста и численности экспериментальных популяций тлей [367, 400, 657]. Результаты фумигации растений озоном более противоречивы: в частности, увеличение численности тли *Phyllaphis fabae* на бобе стимулируется озоном, а рост популяций *Aphis fabae* на фасоли, напротив, ингибируется [368]. Для тлей *Acyrtosiphon pisum* и *Aphis rumicis*, развивающихся на горохе, не удалось получить четких результатов типа "доза - эффект" при фумигации растений озоном. Предполагается, что на результат влияет как возраст листьев (активно растущие либо давно сформировавшиеся), так и количество примесей оксидов азота, возникающих в процессе получения газа для фумигации [657].

Для листопада *Gastrophysa viridula*, развивающегося на *Rumex obtusifolius*, установлено возрастание числа откладываемых яиц и увеличение [на 50%] выживаемости личинок при питании на фумигированных растениях. Отмечено, что при этом личинки потребляют меньше корма, а скорость их развития не отличается от контроля. Предполагается, что это связано с возрастанием питательной ценности и/или ослаблением защитных реакций растения [657]. Отметим, что биохимические изменения в листьях кормовых растений, возникающие при умеренных (не вызывающих обширных некрозов) концентрациях поллюгантов, заключаются в повышении концентрации сахаров и азотсодержащих соединений [572]. Сходные процессы наблюдались в листьях дубов после гамма-облучения; численность популяций фитофагов на этих растениях также резко возрастала.

Интересные результаты получены при исследовании влияния повышенных концентраций углекислого газа на взаимоотношения фитофага (нимфалида *Junonia coenia*) с кормовым растением (*Plantago lanceolata*). В условиях эксперимента растения в течение 7 недель выращивали при ожидаемой в XXI веке концентрации углекислого газа. Экспериментальные растения менее охотно поедались гусеницами, чем контрольные; смертность возрастала в 3 раза (с 7,4% до 20,7%). Предполагается, что причина различий заключается в уменьшении обводненности листьев и содержания в них азотистых веществ. На массу куколок и плодовитость самок исследуемый фактор влияния не оказал.

При другой методике эксперимента – фумигации насекомых на растениях, результаты трудно сопоставить с полученными при фумигации только кормового растения, поскольку регистрируемые эффекты возникают как наложение прямого и опосредованного изменением кормового растения воздействий поллюганга. Например, относительная скорость роста тлей *Acyrtosiphon pisum* на горохе линейно возрастает, достигая максимума при концентрации сернистого ангидрида 90–110 мг/л, а при дальнейшем увеличении концентрации поллюганга резко падает [646]. Подобные экспериментальные данные хорошо согласуются с эмпирическим заключением, что положительная корреляция между уровнем загрязнения и численностью фитофагов, наблюдающаяся при низком уровне загрязнения, сменяется отрицательной при высоком [572].

Накопление поллюгангов в тканях кормового растения, как правило, отрицательно сказывается на жизнеспособности популяций фитофагов. Соединения фтора и (в меньшей степени) серы, поступающие в организм с пищей, существенно влияют практически на все исследованные характеристики насекомых: замедляется рост и увеличивается продолжительность развития гусениц совки *Trichoplusia ni* [459]; возрастает смертность гусениц и куколок, уменьшается масса куколок и плодовитость самок непарного шелкопряда [245] и т.д.

Питательные качества растений могут изменяться не только под воздействием химического загрязнения. В частности, выпас скота вызывает увеличение содержания белков и уменьшение доли клетчатки и жира в луговых травах [57]. С другой стороны, органические удобрения усиливают резистентность растений к вредителям, возможно, за счет изменения химического состава тканей [387].

Большинство авторов энтомологических работ традиционно считает ссылку на ослабленное состояние растений в зонах аэротехногенного загрязнения вполне достаточным объяснением любых случаев возрастания численности фитофагов в указанных районах [35, 345, 641, 645 и др.]. Однако принимаемая большинством исследователей причинно-следственная цепочка "загрязнение атмосферы – ослабление растения – повышение численности фитофага – гибель растения" при кажущейся очевидности далеко не всегда отражает реальную связь событий. Во-первых, не ясна непосредственная причина гибели растения: загрязнение атмосферы или на-



падение фитофагов. Во-вторых, насекомые, ослабляя кормовые растения, могут способствовать поражению их атмосферными поллюгантами. Так, предполагается, что первичной и основной причиной гибели пихты *Abies fraseri* в зонах загрязнения является хермес *Adelges piceae*, повышающий чувствительность деревьев к сернистому ангидриду и другим веществам [438]. Чаше признается, что насекомые способствуют угнетению пораженных деревьев [473]. По-видимому, загрязнения и насекомые-фитофаги выступают как синергисты, ускоряя гибель растения.

Помимо изменения качества корма, аэротехногенное загрязнение, как правило, уменьшает общий объем фитомассы, пригодной для освоения фитофагами. Особенно сильно это отражается на насекомых, питающихся хвоей пихты, сосны и ели, так как сокращение продолжительности жизни хвои (с 11-12 до 1,5-2 лет на елях, с 4 до 1 года на соснах) во много раз уменьшает запас корма, вызывая соответствующее увеличение экологической плотности насекомых. Вследствие этого при неизменной абсолютной величине изъятия фитомассы насекомыми, ее остаток в ослабленных насаждениях может резко уменьшиться.

Изменения, происходящие в структуре сообществ, также влияют на фитофагов. Изреживание древостоя (или крон отдельных деревьев) приводят к изменению светового и теплового режима, что способствует развитию светолюбивых видов, а также изменяет некоторые фенологические показатели. Возможны и иные механизмы нарушения фенологии сообществ: в промышленном Рыбниковском угольном районе Польши отмечена задержка развития крушины ломкой на месяц, по сравнению с окружающими лесными массивами, не связанная с температурными различиями между станциями [426]. Выпадение отдельных видов растений из состава сообществ и соответствующие изменения энтомофауны рассмотрены ниже.

Изменения взаимоотношений в системе "фитофаг-кормовое растение" в ответ на изменение растения под действием антропогенных нарушений нуждаются в дальнейшем изучении с учетом всех факторов устойчивости растения к фитофагам и его пищевой ценности для последних, что позволит выявить ведущие факторы, ответственные за реализацию той или иной ответной реакции в популяции фитофага.

### 3. НАРУШЕНИЯ ХИМИЗМА СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Методологические аспекты изучения последствий антропогенного воздействия (в первую очередь, нарушения химизма среды) применительно к энтомофауне анализируются в статьях О.А. Кагаева [129] и Г.В. Стадницкого [267]. О.А. Кагаев, в частности, справедливо указывает на необходимость комплексного подхода к изучению загрязнений в аспекте биогеоценотического учения В.Н. Сукачева, учета как прямого, так и опосредственного влияния. Г.В. Стадницкий рассматривает вопрос о биоэкологической сущности загрязнения среды и приводит обзор литературы по вопросам антропогенного воздействия на насекомых, в первую очередь — по влиянию на энтомофауну условий крупного города. Значительный интерес представляет также сводная работа А.В. Сепиховкина [245], в которой обсуждаются проявления адаптивных возможностей популяций насекомых в зонах техногенного воздействия.

Общие вопросы воздействия промышленных выбросов на экосистемы в целом и растительность в частности анализируются в детальном обзоре W. Heinrich [445]. Работы по влиянию токсикантов на растения весьма многочисленны и отчасти цитировались выше; из числа основных сводок, изданных на русском языке, упомянем "Загрязнение воздуха и жизнь растений" [107] и "Фитотоксичность органических и неорганических загрязнителей" [296].

Относительно недавно (в 1982 г.) опубликован обзор литературы по влиянию промышленных выбросов на наземных насекомых, скомпонованный как перечень эффектов, вызываемых основными группами поллютантов (соединениями фтора, сернистым ангидридом, озоном, соединениями свинца, цементной, известковой и инертной пылью) у различных видов насекомых в природе и в экспериментальных условиях [339]; аналогичный обзор существует и по болезням растений [444]. В отечественной литературе наиболее полный очерк исследований по рассматриваемой проблеме приводит Э.И. Хотько с соавторами [309]. Значительное количество работ, вышедших до начала 1980-х гг. и не включенных в настоящий обзор, упомянуто в нашем предварительном обзоре [141]. Кроме того, публикации по обсуждаемой теме частично отражены также в обзоре по проблемам охраны редких и исчезающих видов насекомых [67].

Концепция мониторинга антропогенных изменений экосистем детально изложена Ю.А. Ивразем [120]. Конкретные примеры биоиндикации загрязнений наземных экосистем приведены в коллективной монографии под редакцией Р. Шуберга [22].

### 3.1. Общая характеристика нарушений химизма

Изменения химического состава воздуха, вод и почвы – наиболее широко распространенный и, пожалуй, в настоящее время наиболее значимый тип антропогенных нарушений, который во многих случаях распространяется по звеньям трофических цепей, воздействуя на консументов не только прямо, но и косвенно. Эффекты дисксемии проявляются на всех уровнях: глобальном (например, изменение химического состава атмосферы в сторону повышения концентрации углекислого газа), региональном (загрязнение воздуха в крупных промышленных районах сернистым ангидридом и другими веществами [226], включая трансграничный перенос поллютантов и выпадение кислотных дождей [133]), местном (небольшие промышленные предприятия, автомобильные дороги авиаобработки пестицидами) и локальном (использование синтетических половых аттрактантов насекомых, фумигация в закрытых помещениях и многие другие случаи целенаправленной дисксемии).

Вещества, загрязняющие окружающую среду, могут быть внесены в атмосферу, почву или воду и в дальнейшем распределяются между ними и компонентами биоты. Преобладает миграция веществ из атмосферного воздуха в почву и далее в воду; случаи переноса в обратном направлении встречаются гораздо реже. Необходимо подчеркнуть, что депонирование в почве – общая особенность циркуляции ксенобиотиков в окружающей среде.

Изменение состава почвы – один из основных путей опосредованного воздействия промышленных эмиссий как на почвообитающих, так и на растениеядных насекомых, [407]. Так, В.Г. Ильиным и Л.А. Гармашем рассмотрены различные аспекты загрязнения почв тяжелыми металлами; описаны пути поступления металлов в почву, прочность их фиксации и ассимиляция их растениями [123]. При этом токсичные тяжелые металлы при подкислении переходят в почвенный раствор; в частности, при  $pH \sim 5,0$  в растворимую форму переходят

дит алюминий [229]; происходит также вымывания ряда других катионов и обогащение почвы сульфатами и нитратами. Все отмеченные изменения влияют на насекомых как прямо, так и опосредованно (через повреждение кормовых растений).

Результаты изучения процессов, происходящих в экосистемах при воздействии ксенобиотиков, используются при составлении глобальных экологических прогнозов, например, при анализе возможных экологических последствий ядерной войны [216].

По признаку мотивации следует различать целенаправленную и нецеленаправленную дисхемию. Под целенаправленной дисхемией понимается направленное на решение определенных задач по оптимизации экосистем изменение химического состава почвы, реже — воды и воздуха, путем внесения установленных количеств веществ определенного химического состава. Такое внесение чаще всего предпринимается в интересах сельского и лесного хозяйства (удобрения, ядохимикаты и т.д.). Подробная система целевых категорий химических средств, применяемых в сельском, лесном, рыбном хозяйствах и в зеленом строительстве разработана Э.И. Слепяном [261]. Нечеленаправленная дисхемиа — изменение химического состава воздуха, вод и почвы в результате попадания в них лишь приблизительно оцениваемых количеств веществ переменного состава, возникающее в качестве побочного эффекта различных видов человеческой деятельности. Для обозначения нецеленаправленной дисхемиа обычно используется менее корректный термин "загрязнение окружающей среды".

Весьма важна и употребительна классификация типов загрязнений по классам вносимых в окружающую среду соединений, по их элементному составу, по изотопному составу входящего в них элемента (элементов) и т.д. Однако построение этих классификаций относится к компетенции химии и физико-химии, откуда они и заимствуются экологами.

Возможна классификация вызывающих нарушения веществ также по характеру изменений в экосистемах, наиболее существенны из которых изменения экологических условий обитания организмов, индивидуального развития организмов, численности, возрастного и полового состава популяций, генетической структуры популяций, трофических цепей и пирамид, состава и структуры сообществ, круговорота химических веществ [261].

Существенной характеристикой нарушений химического состава среды служит их временная динамика, зависящая от характера (динамики) поступления веществ в экосистему и скорости их разложения (выноса). При равномерном поступлении вещества возможны 3 случая (рис. 2, а-в): скорость разложения (выноса)  $v_p$  равна скорости поступления  $v_n$  (сбалансированная система), превышает скорость поступления (обеднение) либо меньше последней (накопление вещества). При повторяющемся залповом внесении веществ (обработки пестицидами, аварийные выбросы предприятий) указанные три случая сохраняются, однако графики изменения концентраций веществ приобретают ступенчатую форму (рис. 2, г.-е).

Для всех приведенных выше типов динамики содержания различных веществ в среде обитания насекомых можно подобрать естественные аналоги, например, засоление почв (рис. 2, в) или изменение количества определенных органических веществ в молодом одновозрастном лиственном лесу умеренного пояса (рис. 2, е). Вообще дисхимия, как и другие типы нарушений, может быть следствием природных процессов: вулканизм, засоления почв, образования геохимических аномалий и т.п. С воздействиями такого рода насекомые, несомненно, сталкивались на протяжении всей своей эволюции и смогли выработать защитные механизмы.

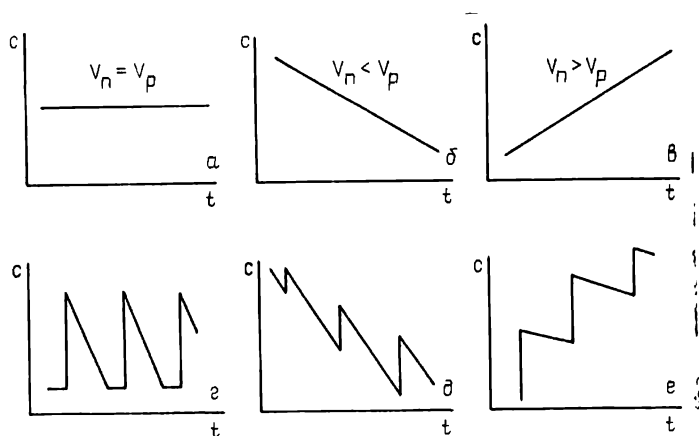


Рис. 2. Схема временной динамики содержания веществ в среде обитания насекомых: а-в - при равномерном поступлении; г-е - при повторяющемся залповом поступлении. По оси ординат: количество (концентрация) вещества, по оси абсцисс - время.  $v_n$  - скорость поступления вещества,  $v_p$  - скорость его разложения (выноса). Остальные пояснения в тексте

### 3.1.1. Основные источники загрязнения

Предприятия черной и цветной металлургии (исключая заводы по производству алюминия) – основной источник выбросов сернистого ангидрида – одного из наиболее опасных атмосферных загрязнителей, воздействующего на все компоненты экосистем как непосредственно, так и через изменение кислотности. Загрязнению среды соединениями серы, в первую очередь сернистым ангидридом, посвящено много отечественных и зарубежных работ, в том числе и экспериментальных. Подробно изучено их воздействие на наземные растения [107, 228] и др.). Ответные реакции насекомых зарегистрированы на всех уровнях – от нарушения физиологии до изменения популяционной структуры. К сожалению, отсутствуют материалы по воздействию на насекомых других соединений серы, как содержащихся в выбросах (например, сероводорода), так и возникающих в экосистемах вследствие биогенной трансформации сернистого ангидрида. Повышенная концентрация сернистого ангидрида может являться причиной вторичного загрязнения атмосферы более токсичными веществами: растения, поглощая сернистый ангидрид из атмосферного воздуха, выделяют сероводород и сероуглерод. Общий объем такой вторичной эмиссии неизвестен, но в зонах со значительным первичным загрязнением воздуха она может иметь определенное значение. Пути и скорость трансформации сероусодержащих веществ представляют большой интерес в плане экологической токсикологии [289].

Другой важный компонент выбросов металлургических предприятий – тяжелые металлы и их соединения, поступление которых в экосистемы может достигать за год нескольких тонн на квадратный километр [215]. Металлы способны вступать в комплексные соединения с гумусовыми и низкомолекулярными органическими кислотами, изменяя биологическую активность почв [123]. Тяжелые металлы накапливаются в растениях, вызывая у них различные патологические изменения [107]. К сожалению, влияние тяжелых металлов на популяции насекомых изучено крайне недостаточно, хотя имеется довольно много данных о накоплении их различными видами (см. раздел 3.2).

Алюминиевые заводы. Основные выбросы: фтористый водород, различные фториды и соединения алюминия. Воздействие на насекомых изучено как в эксперименте, так и

в полевых условиях; описаны ответные реакции на всех уровнях. Загрязнение фтором изучается преимущественно за рубежом; в СССР описаны изменения сообществ насекомых-филофагов в зоне воздействия Братского алюминиевого завода [227, 241, 245 и др.]. Влияние металлического алюминия на насекомых практически не изучено.

Автотранспорт. Быстрое развитие сети автомобильных дорог и увеличение количества автотранспорта приводят ко все возрастающему загрязнению среды продуктами сгорания бензина и дизельного топлива; отдельные вещества (в первую очередь цинк) поступают в экосистемы с резиновой крошкой, образующейся при износе протекторов. Основными компонентами выхлопных газов, оказывающими влияние на экосистемы, являются оксиды азота (в первую очередь - двуокись и закись), сернистый ангидрид и различные тяжелые металлы (свинец, медь, цинк). Кроме того, реальную опасность представляет обогащение прилегающих территорий полициклическими углеводородами, многие из которых обладают канцерогенной активностью. Так, вблизи автомобильной дороги с интенсивностью движения 285 автосредств в час концентрация бензопирена в почве в 56-78 раз превышала фоновую; на расстоянии 50 м от дороги (с подветренной стороны) концентрация уменьшалась в 4 раза, а на расстоянии 100 м - в 6 раз. Накопление этого вещества отмечено и в растениях [328]. Изменения популяций насекомых вблизи автострад изучены недостаточно; механизм наблюдающихся изменений неясен.

Тепловые электростанции - один из основных источников загрязнения атмосферы сернистым ангидридом, оксидами азота и различными микроэлементами (Hg, As, Cd, Li, Y, Zr, Be, Sn, U и др.). Изменение энтомофауны вблизи крупных ГРЭС изучено недостаточно [59, 333], что, в частности, затрудняет прогнозирование нарушения сообществ в зоне создания крупных топливно-энергетических комплексов.

Атомные электростанции. Влияние нормально функционирующих АЭС на сообщества наземных беспозвоночных изучено крайне слабо. Имеются публикации по накоплению в фитофагах цезия и стронция [111]. Гораздо более существенное воздействие оказывают аварийные выбросы, однако публикации по этому вопросу практически отсутствуют.

Нефтеперерабатывающие заводы. Комплексное изучение воздействия основного компонента (сернистого ангидрида) и других содержащих серу выбросов на популяции насекомых

проведено на территории Белоруссии [26, 306, 307]; данные по другим регионам отсутствуют.

Цементные заводы и производство стройматериалов - источники загрязнения среды инертной кальцийсодержащей пылью. Описано воздействие пыли на численность и разнообразие различных групп насекомых [163, 176, 266, 365].

Заводы по производству удобрений. Характер выбросов существенно различается в зависимости от типа конечного продукта. Наиболее токсичны, по-видимому, фторсодержащие выбросы. Вклад в загрязнение среды в отдельных регионах может быть достаточно велик [169]. Вместе с тем, реакции насекомых изучены слабо [220, 349, 539].

Лесопромышленные комплексы и целлюлозно-бумажные предприятия. Основные компоненты выбросов - соединения серы, в том числе и органические (например, метилмеркаптан), затем фурфурол, фенол, хлор и его соединения. Необходимо отметить, что содержащийся в выбросах сероводород за 40-60 ч окисляется до менее токсичного сернистого ангидрида, а метилмеркаптан - до более токсичных дисульфидов [289]. Поступление в атмосферу больших количеств сернистых соединений приводит к загрязнению воздуха вокруг целлюлозно-бумажных комбинатов на расстоянии до 12-15 км.

Влияние выбросов указанных предприятий на природные популяции насекомых практически не изучено; имеются только фрагментарные данные по изменениям сообществ в окрестностях Братского лесоперерабатывающего комбината [215, 241, 245] и Байкальского целлюлозно-бумажного комбината [79].

Сельское и лесное хозяйство. Целенаправленное изменение химизма среды выступает в качестве важнейшего средства повышения урожайности сельскохозяйственных и лесных культур и охватывает огромные площади. Масштабы применения минеральных удобрений и пестицидов неуклонно возрастают: мировое производство последних превысило 5 млн. т в год и продолжает увеличиваться. Этот источник нарушений заметно отличается от всех прочих по целому ряду признаков, многие из которых были перечислены в разделе 1. Вещества при целенаправленной дискемии вносятся в окружающую среду, как правило, в твердой или капельно-жидкой фазах, а регистрируемые в популяциях насекомых эффекты носят преимущественно местный или локальный



характер, хотя известны случаи дальней миграции плохо разлагающихся веществ и их токсическое воздействие на популяции теплокровных животных и здоровье населения [121]. Воздействию сельскохозяйственных оптимизаторов подвергаются в первую очередь не природные сообщества, а агроценозы, непременным условием длительного существования которых является подобное внесение различных веществ. Классификация экологических оптимизаторов и последствия их применения с точки зрения экотоксикологии и охраны природы детально рассмотрены Э.И. Слепяном [260]. Литература по целевому результату применения этих веществ включает, очевидно, десятки тысяч наименований и в настоящем обзоре практически не рассматривается. Мы цитируем лишь ограниченное количество работ, посвященных анализу побочных результатов применения средств защиты растений.

Крупные города. Городская среда настолько сильно отличается от природных сообществ по всем показателям, что отнести наблюдающиеся здесь изменения к какому-то определенному типу нарушений среды не представляется возможным. Отличительной особенностью дисхимии в городской среде является многообразие состава веществ, поступающих в нее вследствие концентрации на сравнительно небольшой площади огромного количества источников выбросов самого разного характера. Важнейшие из них — выбросы автотранспорта, состав которых рассмотрен выше, и выбросы hotelных, тепловых электростанций, асфальтовых заводов, содержащие, помимо сернистого ангидрида, канцерогенные полициклические углеводороды и изменяющие прозрачность атмосферы вследствие высокой концентрации твердых частиц (сажи) [56, 598 и др.]. Особенности популяций насекомых, обитающих в городах, рассматриваются в разделе 5.1.

Разумеется, этими примерами отнюдь не исчерпывается все многообразие источников дисхимии, однако фрагментарность данных об их влиянии на насекомых не позволяет рассматривать их по отдельности. Так, чрезвычайно мало работ посвящено влиянию на насекомых угледобывающей и коксовой промышленности, заводов бытовой химии и искусственного волокна, асфальтовых заводов, заводов по производству белково-витаминных концентратов и многих других предприятий, степень изученности которых далеко не соответствует тому вкладу, который они вносят в загрязнение биосферы.

### 3.1.2. Основные группы поллютантов и их трансформация в экосистемах\*

Двуокись серы (сернистый ангидрид). Наиболее широко распространенный поллютант, попадающий в атмосферу как при сгорании топлива, так и в результате различных промышленных процессов. Сернистый газ – сильный ассимиляционный яд; однако следует помнить, что сера – одно из основных питательных веществ растений. При определенных обстоятельствах, например, на серодефицитных почвах, низкие концентрации  $SO_2$  могут стать источником серы и даже вызвать повышение урожайности некоторых культур [107]. Одновременно с сернистым ангидридом, при сжигании топлива выделяется небольшое количество серного ангидрида; вместе с газами в атмосфере присутствуют свободная серная кислота и сульфаты в виде аэрозолей [133, 226]. Анализу механизмов воздействия указанных соединений серы на различные компоненты экосистем посвящена обширная литература [22, 107, 186, 339 и др.].

Соединения фтора. Наиболее важен с точки зрения экотоксикологических последствий фтористый водород, близкий по фитотоксичности к сернистому ангидриду. В отличие от серы фтор не является элементом, необходимым для питания растений [107]. В загрязненных районах концентрация фтора в растениях и насекомых заметно возрастает; описано и прямое токсическое воздействие фтористого водорода на фитофагов [245]. Фторсодержащие углеобразные вещества для растений гораздо менее опасны, чем  $HF$  [107]; их влияние на насекомых изучено недостаточно. Механизм токсического действия фтора на насекомых неясен; по-видимому, он вызывает какие-то нарушения метаболизма. Особенность соединений фтора – их кумулятивное действие и образование высокотоксичных соединений при биогенной трансформации в экосистемах [107].

Оксиды азота. Антропогенные эмиссии окислов азота, подобно двуокиси серы, в значительной степени обусловлены сжиганием ископаемого топлива, при котором происходит окисление соединений азота, содержащихся в топливе, а также диссоциация и окисление молекулярного азота воздуха, потребляемого при горении. 30% окислов выбрасывают в атмосферу тепловые электростанции, 40% – автотранспорт; вклад других источников эмиссий (производство удобрений, азотной кислоты, взрывчатых веществ и др.) в региональном

масштабе относительно невелик [107]. Анализ данных о пространственном распределении источников приведен в работе Д.А. Богданова [36]. На экосистемы влияют как окислы азота, так и азотная кислота; кроме того, с их участием в атмосфере образуется озон.

Озон возникает в результате сложных фотохимических и термических реакций, инициируемых двуокисью азота. Озон обладает сильнейшим фитотоксичным действием [161]; считается, что потери урожая в США, связанные с влиянием озона, составляют 90% всех потерь, обусловленных воздействием атмосферных загрязнителей [107]. Влияние озона на популяции насекомых изучено гораздо менее детально, чем сернистого ангидрида и других загрязнителей; в СССР подобные исследования нам неизвестны.

Аммиак. Основные источники выбросов аммиака - животноводческие комплексы и некоторые промышленные объекты. Например, свинооткормочный комплекс на 108 тыс. голов за сутки выбрасывает в атмосферу 3,8 т аммиака, влияние которого на растительность ощущается на расстоянии до 5 км [58]. Влияние аммиака на природные популяции насекомых изучено слабо. Однако известно, что азот в виде аммония ( $\text{NH}_4^+$ ) усиливает отрицательное (фитотоксическое) воздействие сернистого ангидрида, выступая в качестве синергиста последнего [107].

Двуокись углерода. Образуется при горении любых видов углеводородного топлива. Ежегодный выброс  $\text{CO}_2$  в атмосферу оценивается величиной  $6 \times 10^9$  т [107]. Основным результатом воздействия этого вещества на экосистемы можно считать глобальные климатические эффекты - так называемый парниковый эффект [288]. Воздействие углекислого газа на насекомых фрагментарно изучалось в экспериментальных условиях.

Тяжелые металлы. Микропримеси металлов содержатся, как правило, в атмосферных аэрозолях с малыми размерами частиц. Основными источниками выбросов служат металлургические предприятия и автотранспорт. Антропогенное перераспределение металлов в биосфере привело как к повышению фоновых концентраций (например, свинца - в 3-4 раза по сравнению с 1930-1940 г.г. [93]), так и к созданию искусственных геохимических аномалий. В частности, вблизи комбината "Североникель" (Мончегорск Мурманской области) в верхнем слое почвы содержится (в пересчете на 1 кг) 21,6 г никеля и 10,7 г меди (на расстоянии 60 км,

соответственно, 0,076 и 0,023 г) [83] ; ежегодно на почву оседает 11,1 г/км<sup>2</sup> никеля, 7,12 г/км<sup>2</sup> меди, 2,3 г/км<sup>2</sup> кобальта [81]. Механизмы прямого воздействия на насекомых повышенных концентраций тяжелых металлов изучены недостаточно.

Список загрязнителей, естественно, не исчерпывается приведенными выше группами соединений, однако свыше 99% исследований ограничено ответными реакциями насекомых на перечисленные вещества, что, по-видимому, отражает их действительное экоотоксикологическое значение.

### 3.1.3. Параметры источников диссемии и распределение выбросов по окружающей территории

При анализе экологических последствий нарушения химизма окружающей среды важнейшей задачей является установление корреляций между уровнем загрязнения и изменениями, происходящими в сообществах. На следующем этапе необходим сбор материалов по изменению различных параметров среды и их многофакторный анализ. Однако даже первая часть задачи очень редко выполняется исследователями, что в значительной мере обесценивает полученные материалы, делает их несопоставимыми и не позволяет экстраполировать закономерности, установленные для одного источника выбросов, на другие источники, даже того же типа.

Наиболее точный, хотя и весьма трудоемкий метод — непосредственное определение концентраций большинства компонентов выбросов в местах закладки пробных площадей. Такие данные, приводятся в некоторых работах [373, 376, 378], однако при этом учитываются лишь 1–3 компонента выбросов на небольшом числе пробных площадей. Вместе с тем не исключено, что воздействие различных комбинаций веществ отнюдь не является аддитивным; недоучет явлений синергизма и антагонизма различных ксенобиотиков может привести к необоснованным выводам. Насколько нам известно, взаимодействие различных компонентов выбросов в модельных экспериментах не изучалось.

В большинстве исследований (особенно отечественных) данные по распределению действующих веществ по территории не приводятся, что может быть связано как с недостаточным техническим обеспечением работ и невозможностью производства анализов, так и с закрытым характером подоб-

ных сведений по некоторым производствам. В лучшем случае (помимо характера источника) приводится перечень нескольких основных ксенобиотиков, поступающих в природную среду, и расстояние от источника до пробной площади, которое само по себе (без учета объема выбросов, розы ветров и рельефа местности) еще ни о чем не говорит. В связи с этим встает вопрос о минимально необходимом наборе параметров, достаточном для обеспечения сравнимости результатов, полученных на разных объектах. Для санитарно-гигиенической оценки газовых выбросов промышленных предприятий предложено 9 параметров [258], однако они не полностью отражают картину загрязнения, необходимую для экологических исследований. Описывая источник диссемии, необходимо, вероятно указывать следующие его характеристики:

- 1) возможно более полный состав выбросов;
- 2) временные характеристики выбросов (постоянные равномерные, залповые периодические, залповые непериодические и т.п.);
- 3) средний объем газообразных выбросов (в час, сутки или год; для предприятий с залповыми выбросами - средний объем одного выброса) и содержание в них различных pollutants;
- 4) среднюю массу твердых дисперсных выбросов (в час, сутки или год; для предприятий с залповыми выбросами - средний объем одного выброса) и содержание в них различных веществ;
- 5) размеры и масса отдельных твердых частиц, для расчета скорости седиментации);
- 6) высоту трубы, через которую проводятся выбросы;
- 7) розу ветров для данного района (или преобладающее направление ветра) [141].

Для равнинных условий эти параметры позволяют ориентировочно оценить уровень загрязнения различных территорий, поскольку зона загрязнения в первом приближении подобна по форме розе ветров, а ее размеры прямо пропорциональны объему выбросов. Однако на пересеченной местности эта картина утрачивает четкость, поскольку сообщества на склонах, ориентированных в сторону источника, поражаются значительно сильнее, чем расположенные на противоположных склонах. Кроме того, применяемые расчетные методы довольно сложны, особенно при перекрывании зон выбросов различных источников [371]. В связи с этим при описании подобных территорий и расположенных на них пробных

площадей целесообразно указывать простейшие характеристики состояния наиболее широко распространенных древесных растений (ель, сосна, береза), отражающие степень их повреждения атмосферными поллютантами [22, 186], например, продолжительность жизни хвои, процент листьев (хвоинок) с некрозами и т.д. При значительном некротическом поражении листьев (хвои) целесообразна разработка шкалы, позволяющей оценивать степень поражения в условных единицах. Подобные показатели отражают интегральную картину воздействия дисхимии на сообщества и позволяют сопоставлять результаты, полученные для однотипных источников с различным объемом выбросов, или для пробных площадей, находящихся на различно ориентированных профилях вокруг одного источника.

Распространение факела выбросов зависит как от метеорологической обстановки, так и от характера загрязняющих веществ, и в принципе поддается количественному описанию. Поведение факела вблизи трубы предприятия, его разбавление за счет процессов турбулентной диффузии при переносе в районе расположения источника и при дальнем переносе рассмотрены, в частности, в обзоре Э. Робинсона [107].

Влияние периодичности выбросов на сообщества насекомых, по-видимому, специально не изучалось; однако на основании анализа свойств математических моделей экосистем предполагается, что этот фактор может определять возможность адаптации экосистем к воздействию загрязнителей [194].

### 3.1.4. Значение экспериментальных исследований и интерпретация их результатов

Экспериментальные методы позволяют изучать и описывать функции отклика насекомых на изменения одного (реже нескольких) параметров при фиксированных значениях остальных, что позволяет во многих случаях провести каузальный анализ явлений, наблюдающихся в природных популяциях. Однако иногда исследователи упускают из виду изменения некоторых параметров, происходящие независимо от хода эксперимента, либо даже заложенные в основу методов работы. В частности, ни в одном из известных описаний экспериментов, в которых качество корма фитофагов оценивалось по его влиянию на привес, смертность и другие пара-

метры насекомых, не учитывались различия между физиологическим состоянием целого растения и отдельных срезанных ветвей, хотя известно, что срезанные ветви более благоприятны для развития гусениц.

С другой стороны, при постановке экспериментов следует учитывать различия в ответных реакциях отдельных экологических групп насекомых и не распространять выводы, полученные на одной группе, на все виды. Примером подобной интерполяции может служить мнение Г.И. Голутвина [64] о том, что "факт относительно слабого развития насекомых в зонах, подвергающихся воздействию газо-пылевых выбросов в атмосферу, к настоящему времени можно считать доказанным". Эта точка зрения, противоречащая огромному количеству описаний массовых размножений отдельных видов в зонах промышленного загрязнения, основана на результатах эксперимента, показавшего, что в лабораторных условиях гусеницы открытоживущих фитофагов (непарного шелкопряда, хохлатки, *Pygaea anastomosis* и др.) лучше развивались на листьях, взятых из чистого района (контроль), нежели на листьях, взятых из зоны с сильным загрязнением атмосферы.

Очевидно, что в ближайшее время доля экспериментальных работ в изучении ответных реакций популяций насекомых на антропогенные воздействия должна заметно возрасти. При этом, на наш взгляд, наиболее продуктивным оказывается сочетание полевых наблюдений, позволяющих описать ответные реакции насекомых в естественных сообществах, и экспериментов, раскрывающих механизм наблюдаемых в природе изменений. Примерами подобных комплексных исследований могут служить работы А.В. Селиховкина [245] и В.С. Бирга [26]. Большой интерес для понимания процессов микроэволюции под воздействием антропогенных изменений среды обитания может представлять экспериментальное изучение реакций на популяционно-видовом уровне, в частности в связи с поиском морфологических маркеров различных этолого-физиологических реакций насекомых (например, устойчивости к инсектицидам [135]).

### 3.2. Ответные реакции насекомых на органическом уровне

Изменение химического состава тела и накопление ко-  
нбиотиков. Насекомые способны аккумулировать различные металлы; при этом коэффициенты накопления зависят, по-видимому, как от таксономического положения конкретных особей, так и от их места в трофических цепях. Большинство исследователей отмечает, что с повышением трофического уровня (например, в ряду: фитофаги – всеядные – хищные – детритофаги) концентрация полиметаллов возрастает [371, 622]. В частности, в окрестностях завода по производству лагуни максимальные концентрации меди обнаружены в теле паука *Trochosa terricola* и муравья *Formica rolicetana* [354]. Иногда наблюдается "перестановка" отдельных звеньев цепей: хищники аккумулируют больше инсектицидов, чем сапрофаги [412]. Преимущественно на уровне хищников концентрируется также и кадмий [372]. Связь концентрации металлов с характером питания отмечена и для других насекомых [355, 452]. У муравьев, в частности, концентрация свинца, кадмия и цинка в рабочих особях, получающих металлы с медвяными выделениями гней, заметно выше, чем в половых особях. Подобные внутривидовые различия могут рассматриваться как один из механизмов, способствующих выживанию муравьев рода *Formica* в зонах сильного промышленного загрязнения [612].

Вместе с тем, виды со сходными или даже идентичными пищевыми потребностями могут иметь различные коэффициенты накопления металлов. В частности, при сравнении различных видов членистоногих установлено, что концентрация свинца во многом зависит от размера тела животного; концентрации цинка и кадмия, напротив, связаны с физиологическими особенностями вида сильнее, чем с размером тела либо с трофическим уровнем [622]. Различия между 4 видами пилильщиков, питающихся хвоей сосны, сопоставимы с обсуждавшимися выше различиями между организмами разных трофических уровней [450]. Содержание металлов зависит также от стадии развития: для личинок жука рода *Pterostichus* этот показатель выше, чем для имаго [372]. В окрестностях заводов по очистке меди максимальная концентрация меди у конька *Chortippus brunneus* обнаружена у нимф последнего возраста, кадмия – у нимф 2-го возраста [590].



Наибольшее число исследований по аккумуляции металлов связано с загрязнениями свинцом [106, 355, 452, 565, 612, 622, 642] (см. также раздел 5.2); кадмием [372, 355, 560, 612, 622, 642] и цинком [372, 612, 622, 642]. Гораздо меньше сведений о накоплении хрома [355], никеля [355, 452], меди [354, 355, 452, 551], ртути [546] и других металлов.

Данные по накоплению в зонах антропогенных геохимических аномалий других элементов фрагментарны. Показано статистически значимое повышение концентрации фтора в гусеницах побеговьюна *Rhyacionia buoliana* в зоне промышленных выбросов [516], а в различных стадиях развития пяденицы *Operophtera brumata* и клопа-подкорника *Agadus cinamomeus* содержание фтора повышено соответственно в > 250 и в > 200 раз по сравнению с контролем [517]. При этом накопление фтора гусеницами отмечается только в случае питания содержащими фтористые соединения листьями [459]; пчелы, напротив, поглощают фтор непосредственно из атмосферного воздуха [369]. Максимальные концентрации фтора в теле насекомых составляют: у жуэлиц - около 50 мкг/г, у саранчовых - 20 мкг/г [371], у муравьев - 39-130 мкг/г [235]. Концентрации накопленного пчелами фтора зависят от местоположения пасеки по отношению к источнику выбросов - алюминиевому заводу [522].

Особый интерес представляет сопоставление концентраций различных поллютантов в тканях фитофагов и их кормовых растений. Далеко не все факты, полученные при анализе поступления веществ из растений в насекомых, поддаются однозначной интерпретации. В частности, короеды *Ips tyrographus*, *Pityogenes chalcographus* и *Polygraphus polygraphus* питающиеся загрязненными тканями пихты (*Picea abies*), содержат в среднем несколько больше свинца, чем кормовое растение, однако корреляция между концентрациями металла в корме и в насекомых отсутствует. Для кадмия и цинка подобная корреляция установлена; при этом уравнения регрессии различны для разных видов. Марганца в теле насекомых, напротив, меньше, чем в растениях [642]. Медь и кадмий накапливаются в тканях конька *Chorthippus brunneus* в количествах, превышающих содержание в кормовых растениях. Накопление металлов зависит и от их содержания в предшествующих звеньях трофической цепи: при выкармливании гусениц белянки *Pieris candidae* растениями, выращенными с использованием в качестве удобрения

сточных вод, содержание металлов в их тканях заметно повышалось по сравнению с контролем, причем при выкармливании на капусте концентрация свинца, меди, цинка и марганца в теле гусениц была в 6-7 раз выше, чем при выкармливании на редьке [664].

Аккумуляция металлов отмечена и для некрофагов: личинки мухи *Lucilia illustris*, развивавшиеся на загрязненной ртутью рыбе, содержат в 4-5 раз больше металла, чем их кормовой субстрат [546].

Экспериментальным путем установлено, что содержание тяжелых металлов в теле копорядского жука практически не зависит от их концентрации в поедаемых жуком листьях картофеля, поскольку металлы локализируются в периодически сбрасываемых личинками покровых [105]. Описано также выведение кадмия личинками короедов [642] и хрушаков [643], существенно влияющее на величину коэффициента накопления. У конька *Chorthippus brunneus* 85% поглощенных с пищей металлов (меди и цинка) также накапливается в покровых [590]. Тем не менее, полного выведения токсикантов из тела насекомого не наблюдается. При переходе с загрязненной пищи на чистую гусеницы совки *Scotia segetum* сохраняют около 1/3 накопленного кадмия [560], а личинки мухи *Lucilia illustris* - 2/5 аккумулярованной ртути [546], то есть сохраняют "след" перенесенного воздействия.

Наличие механизмов самоочищения позволяет некоторым исследователям не соглашаться с гипотезой, что накопление поллютантов в пищевых цепях следует считать общэкологической закономерностью. Согласно другой точке зрения, при сильном загрязнении почв в растениях содержится меньше тяжелых металлов, чем в почве; фитофаги накапливают металлы в концентрациях, часто превышающих их содержание в растениях, и на этом трофическом уровне наступает стабилизация - на последующих уровнях содержание тяжелых металлов остается примерно постоянным [398].

Таким образом, экологические условия конкретных местообитаний могут оказывать существенное влияние на процессы биогенной миграции поллютантов.

Работы по изменению фоновых концентраций различных веществ антропогенного происхождения в тканях насекомых, к сожалению, единичны. Показано, в частности, возрастание в 2-4 раза фоновых концентраций свинца в теле жуков

за последние 40 лет [93, 106]; для других загрязнителей подобные данные нам неизвестны. Увеличение концентрации полютанта в теле насекомых при приближении к источнику выбросов описано для разных типов загрязнителей, например, для фтора [235, 371] и тяжелых металлов [452, 590]. При этом максимальные концентрации металлов в тканях одного и того же вида могут достигаться на разных расстояниях от источника выбросов. В Юго-Западной Финляндии у побегов вяза *Petrova resinella* эти расстояния составляют: для никеля — меньше 2 км, для кадмия — 5–9 км, для свинца и меди — 5–9 км [452]; причины подобного распределения неясны.

В литературе сельскохозяйственного профиля содержатся также сведения о проникновении в тело насекомых различных пестицидов, их накоплении и деструкции. В частности, остатки ДДТ и дильдрина обнаружены, в различных видах жуков и муравьев; последние, как правило, содержат большие количества инсектицидов. Интересно отметить, что количество обнаруженных соединений не зависит от места сбора материала и одинаково в лесу и в агроценозах. Предполагается, что это может объясняться переносом по ветру загрязненных частиц почвы с обрабатываемых территорий [632].

К сожалению, практически отсутствуют работы по анализу путей биогенной (с учетом насекомых) миграции соединений, обладающих трансформирующей активностью, например, бензопирена и N-нитрозосоединений. Практически не изучены также патологические состояния насекомых, вызванные избытком в корме того или иного элемента. Не определены коэффициенты накопления ксенобиотиков различными видами насекомых, что затрудняет их использование в качестве аккумулялирующих индикаторов загрязнения окружающей среды. Решение этих и многих других вопросов может быть достигнуто лишь путем проведения широкого комплекса модельных экспериментов.

Изменение репродуктивного потенциала. В полевых условиях и при лабораторных исследованиях, как правило, регистрируется уменьшение плодовитости самок глей *Mastoglyphia niella oblonga* и *M. artemisiae* фумигация сернистым ангидридом вызывала снижение плодовитости, степень которого коррелировала с концентрацией ангидрида [502]. Аналогичные данные получены для непарного шелкопряда. Интересно отметить, что 60-кратное увеличение сернистого ангидрида (с 0,5 до 30 г серы на 1 кг сухой массы среды)

вызывает крайне незначительное (ср. 164 до 155 яиц, то есть на 5%) уменьшение потенциальной плодовитости непарного шелкопряда, в то время как 70-кратное повышение концентрации сернистого ангидрида (фон - 0,02 мг/м<sup>3</sup>, эксперимент - 1,40 мг/м<sup>3</sup>) снижает плодовитость на 27% (с 224 до 164 яиц) [245]. При этом с увеличением уровня загрязнения фактическая плодовитость уменьшается быстрее потенциальной, что объясняется ростом количества неотложенных яиц [26]. Противоположная реакция - увеличение на 19% продукции нимф в течение репродуктивного периода - описана при фумигации тли *Acyrtosiphon pisum* дозами сернистого ангидрида порядка 0,15 - 0,25 мг/м<sup>3</sup> [647].

Влияние фторсодержащих загрязнителей на плодовитость также неоднозначно. При фумигации гусениц непарного шелкопряда, развивающихся на естественно растущих березах, дозы 0,02 и 0,2 мг/м<sup>3</sup> вызвали достоверное уменьшение плодовитости соответственно на 15 и 50% по сравнению с контролем. В популяциях на искусственной питательной среде те же дозы вызвали увеличение потенциальной плодовитости соответственно на 7 и 6% (влияние недостоверно) [245]. В других экспериментах при фумигации гусениц фтористым водородом в концентрациях 0,2 и 2,0 мг/м<sup>3</sup> плодовитость самок непарного шелкопряда составила 119 и 126 яиц, то есть также несколько увеличилась [240].

Повышение плодовитости самок отмечено также при загрязнении среды веществами, которые, по-видимому, повышают ценность корма: при питании саранчовых растениями, запыленными отходами завода по производству фосфорных удобрений, наблюдалось снижение смертности и повышение фертильности самок [494].

Изменение числа яиц, откладываемых саранчовыми *Acrotylus patruelis* и *Aiolopus thalassinus*, предлагается использовать в качестве лабораторного теста при определении экологической опасности различных загрязнений почвы [590]. Самки *A. patruelis* не способны опознавать загрязненные ртутью участки при откладке яиц; при воздействии двухлористой ртути у самок наблюдается увеличение числа яиц и ускорение их откладки, что указывает на стимуляцию функции яичников [591]. У тлей *Myzus persicae*, напротив, воздействие паров ртути вызывает существенное уменьшение числа отрождаемых личинок [662]. У

указанных выше саранчовых уменьшение числа кладок и количества яиц кладке зарегистрировано при воздействии мочевины в дозах  $>0,055$  г/кг почвы [590]. Подобные тесты использовались для установления токсичного действия многих других соединений [588, 589].

Заметное уменьшение плодовитости тлей *Myzus persicae* описано при развитии их на растениях капусты, удобряемых химически загрязненным отстоем городских сточных вод. Основными токсикантами, попадающими при этом в почву, принято считать соединения кадмия и дильдрин, однако их внесение в почву в количествах, соответствующих сильному загрязнению, не вызывает у тлей описанной реакции, причины которой остаются не выясненными [386, 388].

Влияние химических препаратов на репродуктивный потенциал самок может быть не только прямым, но и опосредованным. Один из наиболее ярких примеров – возникновение рас, устойчивых к воздействию определенных веществ, чаще всего пестицидов. Устойчивые расы могут иметь как пониженную (комары *Aedes aegypti*, устойчивые к ДДТ [665]), так и повышенную (тли *Phorodon humuli*, устойчивые к фосфорорганическим инсектицидам) плодовитость. В отдельных случаях (тли *Phorodon humuli*) различия в плодовитости отсутствуют [440]. Указанная специфика изменений репродуктивного потенциала вызывает, соответственно, либо быструю реверсивную эволюцию при снятии инсектицидной нагрузки (*Aedes aegypti*: низкая плодовитость неадаптивна), либо быстрое распространение резистентных биотипов (*Phorodon humuli*: высокая плодовитость адаптивна) [514, 665].

Влияние загрязнений среды на репродуктивную функцию самцов практически не изучено. В экспериментах на дрозофиле показано стерилизующее воздействие сернистого ангидрида [667], однако данные о полной или частичной стерилизации самцов в районах промышленного загрязнения в доступной нам литературе отсутствуют.

Изменение продолжительности отдельных стадий онтогенеза и общей продолжительности жизни. Этот вопрос исследован недостаточно, хотя подобные нарушения служат основой для изменения демографических характеристик популяции. В экспериментах отмечено удлинение личиночной стадии гусениц совки *Scotia segetum* при интоксикации медью [603] и непарного шелкопряда при фумигации фтористым водородом и метилмеркаптаном [240, 245]. Питание кормом, загряз-

ненным содержащими серу выбросами нефтехимического производства, замедляет развитие гусениц сосновой пяденицы, *Bupalus piniarius*, вызывая увеличение количества возрастов гусениц и удлинение их сроков развития [26]. С другой стороны, добавление в полусинтетическую питательную среду хлорида кадмия на 4-7 дней сокращало сроки развития гусениц совки *Scotia segetum*. [560]

Сведений об изменении индивидуальной продолжительности жизни взрослых насекомых под воздействием атмосферных загрязнителей очень мало. В частности, при увеличении концентрации хлорида ртути в почве до 76,05 мг/кг сокращается срок жизни имаго кобылки *Acrotylus patruelis* [591]. Снижение продолжительности жизни имаго клопа *Oncopeltus fasciatus* отмечалось при 30-дневном воздействии легкого и тяжелого технических масел (60 и 30 мкг/см<sup>2</sup> соответственно), а также неочищенной нефти (150 мкг/см<sup>2</sup>) [524]. Напротив, добавление в пищу 0,3% антиоксиданта пропилгаллата существенно (до 35%) увеличивает продолжительность жизни мух *Drosophila melanogaster* [576]. Многочисленные материалы по выживаемости преимагинальных стадий развития, например, гусениц чешуекрылых, получены при различных экспериментальных исследованиях. Установлено, что как питание загрязненным кормом, так и фумигация основными компонентами промышленных выбросов, существенно повышают смертность гусениц (преимущественно младших возрастов) непарного шелкопряда, соснового шелкопряда *Dendrolimus pini*, хохлатки *Pyrae-ga anastomosis*. [240, 245], сосновой пяденицы [26], тутового шелкопряда [467] и многих других видов. Аналогичные опыты, проведенные со взрослыми личинками мухи *Calliphora vicina* в промышленной зоне Галле-Лейпциг - Биттерфельд, показали, что смертность личинок прямо пропорциональна концентрации сернистого ангидрида в атмосферном воздухе и может быть использована для индикации уровней загрязнения [475].

Нарушение процессов развития и изменение морфофизиологических характеристик особей. Уменьшение жизнеспособности яиц описано для кобылки *Acrotylus patruelis* при ртутном загрязнении [591], для сосновой пяденицы *B. piniarius* при сернистом загрязнении [26], для огневки *Cadra cautella* при воздействии свинца и хрома [338] и для некоторых других видов насекомых. Не вызывает сомнений, что это явление встречается достаточно часто.

Как указывалось выше (раздел 2), на загрязненном корме замедляются рост и развитие насекомых. При этом размеры личинок и имаго, как правило, уменьшаются. В условиях эксперимента показано уменьшение средних размеров головной капсулы и длины тела гусениц различных видов чешуекрылых, а также массы гусениц, куколок и имаго [25, 26, 240, 245, 467]. При этом воздействие загрязнителей может нарушать аллометрические соотношения различных параметров: скорость увеличения массы тела гусениц сосновой пяденицы при увеличении их длины в опыте с сернистым загрязнением оказалось ниже, чем в контроле [166]. Подобные отклонения, очевидно, происходят без изменения нормы реакции, то есть не наследуются.

У тлей *Aphis sambuci* из загрязненных районов увеличена длина сифонов [571]; есть различия и в структуре эпикуткулы [477]. Однако, если тлей *Aphis fabae* в течение 6 поколений содержать в атмосфере с повышенной концентрацией сернистого ангидрида, никаких морфологических отличий от исходных особей не возникает [571].

В природных популяциях обычно не обнаруживается различий по морфометрическим показателям между особями, обитающими в зонах с различным уровнем загрязнения. Такие результаты получены для жуужелицы *Agonum decentris* и долгоносика-семяеда *Apion simile* в окрестностях металлургических заводов [243, 423]. Исключения представляют муравьи, масса тела рабочих особей которых достоверно уменьшается в загрязненных районах [28, 555] и моль-пестрянка *Lithocolletis populifoliella* [247]. Для пилильщиков отмечено уменьшение размеров коконов при питании хвоей сосен, растущих вблизи медно-никелевого предприятия [451].

В загрязненной атмосфере нарушается нормальное течение многих физиологических процессов, например, линек. Именно затруднения при линьке вызывают повышенную смертность личинок тлей *Myzus persicae*, *Schizaphis graminum* и *Acyrtosiphon pisum* при воздействии на них паров ртути. При этом наибольшие затруднения возникают при последней линьке будущих крылатых особей [662]. Загрязнение почвы мочевиной снижает процент успешных линек у кобылок *Acrotylus patruelis* и *A. thalassinus* [590]. У гусениц чешуекрылых при воздействии сернистого и фтористого загрязнений максимальная смертность приходится на периоды первых двух-трех линек [240, 245].

У чешуекрылых также отмечено достоверное снижение доли окуклившихся гусениц и процента вылета имаго [26, 28, 240, и др.]; у тугового шелкопряда высокое ( $>80$  мг/кг) содержание фтора в листьях кормового растения ингибирует завивку кокона [467]. При интоксикации куколок может наблюдаться нарушение некоторых автономных функций, в частности, частоты пульсации давления в гемоцеле [604].

Специфическое воздействие на процессы метаморфоза насекомых оказывают синтетические аналоги половых гормонов и созданных на их основе средств защиты растений [46 и др.], однако их побочное действие изучено относительно слабо. Опубликованные материалы показывают, что влияние феноксикарба на основные компоненты энтомофауны плодового сада крайне низко и вполне сопоставимо с воздействием фунгицидов [525]; на развитие паразитических перепончатокрылых регуляторы роста насекомых практически не влияют [554].

Нарушения формообразовательных процессов в онтогенезе насекомых могут возникать под действием различных ксенобиотиков: дизельного топлива, ДДТ и многих других. В частности, экспериментально показано увеличение с 5,3 до 35% доли аномального имаго в популяциях огневки *Cadra cautella*, развивавшихся на средах с добавлением окиси свинца [338]. Описания аномалий развития у насекомых, собранных в зоне воздействия атмосферных полиутангов, нам неизвестны.

Общее физиологическое состояние организма насекомого может быть охарактеризовано общим количеством гемоцитов в единице объема и соотношением их основных типов. У взрослых гусениц сосновой пяденицы количество гемоцитов в  $1 \text{ мм}^3$  в зоне сильного загрязнения сернистым ангидридом уменьшается в  $\sim 2$  раза по сравнению с контролем (17200 и 28900 соответственно). В зоне сильного загрязнения резко возрастает доля фагоцитов (32%, в контроле 5%) [170]. У мягкотелки темной (*Cantharis obscura*) состояние гемоцитов также зависит от уровня загрязнения биотопа [5]. Тяжелые металлы также действуют на форменные элементы гемолимфы [521].

Загрязнение влияет и на интенсивность кровообращения: число сокращений спинного сосуда у гусениц сосновой пяденицы, питающихся загрязненным кормом, на 32-37% выше, чем у контрольных [23].



Нарушение активности ферментативных систем при воздействии ксенобиотиков изучено недостаточно, хотя активность пищеварительных ферментов может влиять как на изменения численности, так и на изменения сроков развития насекомых. Отмечено изменение активности некоторых ферментов глей [477, 501] и гусениц озимой совки [435], однако связать эти данные с усвояемостью отдельных компонентов пищи и тем более с реакциями на популяционном уровне не представляется возможным. Более детально исследовалось влияние загрязнения атмосферы на активность  $\alpha$ -глицерофосфатдегидрогеназы у ивовой волнянки *Leucoma salicis*. Низкие ( $0,35 \text{ мг/м}^3$ ) концентрации сернистого ангидрида несколько повышали активность указанного фермента, однако при увеличении дозы воздействия отмечалось угнетение активности. В то же время природные популяции, взятые из районов с различным уровнем промышленных загрязнений, не имели достоверных различий по уровню активности исследованного фермента [528]. Описано угнетение дыхательного обмена личинок сверчка (*Acheta domesticus*) при пищевой интоксикации тяжелыми металлами [527].

Изменение физиологического состояния насекомых в зонах промышленного загрязнения повышает их устойчивость к инфекционным заболеваниям. Наиболее восприимчивыми к бактериальной инфекции оказались гусеницы сосновой пяденицы из чистых местообитаний (DL<sub>50</sub> - 4500 бактерий), наиболее устойчивыми - из зоны среднего загрязнения (DL<sub>50</sub> - 9000 бактерий). Гусеницы из зоны сильного загрязнения занимают промежуточное положение между ними (DL<sub>50</sub> - 5500 бактерий) [24].

Из числа других физиологических нарушений следует отметить отсутствие легкой диапаузы у жука-жужелицы *Nebria brevicollis* в зоне загрязнения тяжелыми металлами [567] и формирование лабильной диапаузы у куколок капустницы *Pieris brassicae* при питании гусениц растениями, получавшими высокие дозы калийных удобрений [168]. В последнем случае наблюдается повышенная смертность зимующих особей, что влияет на популяционные характеристики вредителя.

Таким образом, морфофизиологические реакции насекомых на нарушения химического состава среды обитания изучены еще недостаточно, а имеющиеся результаты лишь в отдельных случаях могут быть привлечены для объяснения процессов, происходящих на популяционно-видовом уровне.

Нарушение поведения. Этологические нарушения лежат на границе между ответными реакциями организменного и популяционно-видового уровней, поскольку они хотя и проявляются у отдельных особей, отражают, как правило, нарушение взаимодействия особей в популяции. Химические взаимодействия между особями одного вида или разных видов играют важную информационную роль в интегрировании экосистем, в связи с чем нарушение химизма среды обитания может оказывать заметное влияние на поведение насекомых.

Целенаправленное внесение в среду веществ, играющих важную роль в хемокоммуникации отдельных групп насекомых, используется в практике сельского хозяйства для нарушения процесса встречи полов путем дезориентации и отвлечения самцов [46 и др.]. Однако сигнальное значение чаще всего имеют сложные, высокомолекулярные органические соединения, не входящие в состав выбросов промышленных предприятий, в связи с чем воздействие атмосферных полютантов на поведение насекомых обычно опосредовано изменением их среды обитания, в первую очередь — кормовых растений. Прямое антифидантное действие показано для соединений меди, цинка и хрома; токсическое и антифидантное действие на гусениц непарного шелкопряда оказывают также соли ртути, кадмия и свинца [51]. Описано антифидантное и фагорецептивное действие соответственно низких и высоких доз инсектицидов и биопрепаратов на гусениц лугового мотылька *Margaritita sticticalis*; микродозы инсектицидов, напротив, действуют как стимуляторы питания [170]. Трофическую активность насекомых могут стимулировать и другие вещества: при обработке листьев картофеля растворами *N*-нитрозо-*N*-метилмочевины в концентрации  $10^{-4}$  и  $10^{-5}$  М отмечено стимулирование питания колорадского жука, причем у самок эффект проявляется чаще, чем у самцов. Этот пример еще раз показывает, что в результате загрязнения окружающей среды возможно улучшение условий существования сельскохозяйственных вредителей [128].

Нарушение трофического поведения гусениц тутового шелкопряда зарегистрировано при воздействии фтористых выбросов [606]. Интересно отметить, что нарушения трофических реакций гусениц под действием различных инсектицидов зависят от того, каким растением питаются гусеницы [170].

Изменение графического поведения отмечено и для некоторых ксилофагов. Вблизи Ионавского производственного объединения \*Азот ослабленные деревья заселяются ксилофагами по комлевому типу, в то время как в контроле преобладает заселение по одновременному типу [52]. Эти изменения, впрочем, можно рассматривать и как нарушение пространственной структуры популяции.

Другой тип поведенческой ответной реакции на загрязнение среды - изменение двигательной активности. В частности, обработка самок наездника *Microgaster croceipes* (семейство Braconidae) смесью фенвалерата и хлордиформы либо обработка этой смесью кормового растения гусениц вида-хозяина (совки рода *Heliothis*) угнетало летную активность насекомых в течение 20 часов [414]. Ослабление летной активности описано также для пчел *Lasiosglossum zephyrum* при повышении концентрации сернистого ангидрида [430].

Повышение активности после обработок различными пестицидами (диазолин, фенитротрион, оксидеметонметил) зарегистрировано для различных видов жуужелиц как в полевых условиях, так и в лабораторных экспериментах [374, 455, 534]. Не ясно, однако, можно ли считать указанное увеличение подвижности прямой физиологической реакцией на применяемые вещества; предлагается, что снижение количества пищи заставляет голодных жуужелиц больше двигаться, что обуславливает возрастание их отлова почвенными ловушками [374].

Изменения роющей активности муравьев *Formica polycten* при воздействии пестицидов коррелируют с их выживаемостью, что позволяет использовать указанный поведенческий признак для тестирования побочного действия средств защиты растений [340].

Инсектициды влияют и на более сложные поведенческие программы. В частности, поведение самок наездника-бракониды *Diaeretiella rapae* - естественного врага глей - при загрязнении гербицидом 'рамродом' резко отличалось от нормального. Наездники постоянно совершали чистящие движения и не пытались откладывать яйца. Аналогичные явления наблюдались при воздействии препаратов афуган WP 30 и амбуш С [505]. Нарушения поискового поведения паразитических насекомых зарегистрированы также при воздействии сублетальных доз многих пестицидов [41.3].

Насекомые способны избегать участки, которые подвергались фумигации сернистым ангидридом [231], обработкам инсектицидами [60] либо внесению определенных доз удобрений [164]. Сенсорные механизмы распознавания загрязнений неясны. Показано, в частности, что пиретроиды вызывают у насекомых нервное возбуждение, при этом в антеннальных сенсиллах наблюдают высокую импульсную активность [535]. Одним из интересных, но неразработанных вопросов в этой области является изучение возможных нарушений феромонной коммуникации насекомых в районах искусственных геохимических аномалий.

### 3.3. Ответные реакции насекомых на популяционно-видовом уровне

#### 3.3.1. Изменение генетической структуры популяций

Групповые морфологические изменения и нарушение фенетической структуры популяции часто отражают изменение ее генетической структуры, однако не следует исключать возможность прямого воздействия на указанные признаки неблагоприятных факторов среды (см. раздел 3.2.), а также вероятность возникновения длительных модификаций (последний вопрос практически не изучен).

Наиболее подробно влияние поллютантов на фенетическую и генетическую структуры популяций насекомых изучено на примерах так называемого промышленного меланизма — повышения в загрязненных районах доли особей с более темной, чем в норме, окраской. Так, считается, что в настоящее время в результате воздействия дыма, двуокиси углерода, окислов серы и азота до 70% ночных бабочек в городах являются темнокрашенными мутантами [359]. Однако, несмотря на широкое распространение этого явления, причины, его вызывающие, не вполне ясны и далеко не всегда связаны с антропогенным воздействием. В частности, меланизм у божьей коровки *Adalia bipunctata* может вызываться в различных частях ареала как воздействием промышленных выбросов, так и климатическими факторами [256].

Чаще всего меланистические формы описываются среди чешуекрылых; они известны практически во всех семействах отряда *Lepidoptera*. В большинстве случаев темные формы

встречаются единично, однако в популяциях некоторых видов (например, сагурнии *Agria tau* и медведицы *Spilarcia lubricipeda*) их процент достаточно высок. В ряде случаев описано быстрое распространение новой формы по всему ареалу с вытеснением исходной; классическим примером может служить пяденица *Biston betularia* [224].

Причины возникновения меланизма широко обсуждаются в литературе. Начиная с 1848 года для объяснения этого явления было предложено свыше 10 гипотез. В частности, допускалось, что причина кроется в непосредственном влиянии температуры на насекомых либо в большей жизнеспособности гусениц и куколок меланистов при неблагоприятных гидротермических условиях, в изменении пищевого субстрата гусениц, либо в повышенной селективной ценности имаго меланистов по признакам маскировки на субстрате [382]. Кроме того, для монашенки *Lymantia monacha* описана повышенная устойчивость меланистических особей к воздействию неблагоприятных факторов среды, включая инсектициды [465]. При этом установлено, что меланизм может наследоваться как рецессивно, так и доминантно, причем в рецессивном состоянии гены меланизма, по-видимому, встречаются практически во всех популяциях чешуекрылых [382].

До последнего времени наиболее популярна была гипотеза повышенной селективной ценности меланистов в промышленных районах за счет преимущественной элиминации тех бабочек, чья окраска наиболее резко отличается от окраски субстрата, на котором они сидят днем. Согласно этой точке зрения, при загрязнении коры берез преимущество получают темные особи пяденицы *Biston betularia*. Эта гипотеза детально разработана и с точки зрения популяционной генетики представляется весьма правдоподобной, хотя ее экспериментальная проверка дает неоднозначные результаты [512]. С нашей точки зрения, наименее обосновано селективное преимущество темных особей перед светлыми, поскольку там даже в наиболее загрязненных районах не доводилось наблюдать почернения стволов берез, которые необходимо для надежной маскировки меланистов.

Исследования последних лет показали недостаточность традиционного объяснения причин возникновения меланизма у бабочек. В частности, в эксперименте меланистические формы многих видов предпочитали светлый фон темному. В опытах с пяденицей *Phigalia titea* установлено, что

при выборе из 4 вариантов (черный, белый, черно-белый с продольными и поперечными полосами) метанистическая форма этого вида отличается по предпочтению фона от типичной формы. В природных условиях поведение бабочек также различается: типичная форма встречается на стволах многих деревьев, а метанистическая предпочитает стволы берез, на которых она практически незаметна из-за большого числа черных отметин, характерных для взрослых деревьев [584]. Эти данные позволяют связать повышение частоты метанистов в зонах промышленного загрязнения с деструкцией лесных сообществ, при которой на смену хвойным и широколиственным лесам приходят березняки. Таким образом, выдвинута еще одна гипотеза, объясняющая повышение селективной ценности темноокрашенных особей. В случае исходно белой окраски бабочек, согласно этой гипотезе, должен наблюдаться дизруптивный отбор, при котором будут выживать светлые и темные особи, а промежуточные формы будут элиминироваться.

Наконец, повышение частоты метанистов может объясняться различной выживаемостью темных и светлых форм в условиях промышленного загрязнения. При этом для пяденицы *Phigalia pedaria* и божьей коровки *A. bipunctata* решающую роль играет задымление, а для пяденицы *B. betularia* — загрязнение сернистым ангидридом [366, 542]. Снижение загрязнения вызывает быстрое пропорциональное уменьшение частоты метанистов в популяциях указанных видов [366, 380, 383, 512, 518]. Вместе с тем у божьей коровки *Adalia decimpunctata* при изменениях загазованности частота метанистических форм практически не изменилась, что говорит об иной природе метанизма у этого вида [366].

Другой случай изменения частот различных фенотипов описан при изучении цветового полиморфизма коллемболы *Orchesella villosa* в окрестностях завода по производству минеральных удобрений (основные компоненты эмиссий — фтористый водород и различные соединения натрия и калия). У этого вида только в зоне загрязнения встречаются, темно-красные и красно-фиолетовые особи, а соотношение других цветовых групп значительно изменено по сравнению с контролем [556]. Как указывает сам автор, отсутствие экспериментального материала затрудняет интерпретацию этих чрезвычайно интересных фактов.

Смещение фенетической структуры популяций может наблюдаться и при воздействии инсектицидов. Основой подобного процесса служит дифференциальная смертность особей различных фенотипов, описанная, например, для которадского жука [135]. Однако наиболее частым случаем изменения генетической структуры популяций при воздействии пестицидов, является возникновение резистентности, складывающейся из взаимодействия физиологических и поведенческих реакций [513]. Наличие многочисленных обзоров [384, 502, 575, 630, 665] позволяет нам не вдаваться в детальный анализ проблемы. Укажем только, что за 6-9 генераций устойчивость может возрастать на несколько порядков: например, у капустной моли *Plutella xylostella* за 8-9 поколений устойчивость к фенвалерату возросла по  $DL_{50}$  - в 55-3500 раз и по  $DL_{95}$  - в 315-125000 раз [541]. Скорость развития резистентности существенно зависит от генетических особенностей конкретной популяции: для ряда видов показано наличие географической изменчивости этого признака [385, 421].

В качестве факторов отбора, приводящих к формированию устойчивых популяций, могут выступать и различные поллютанты, в первую очередь, сернистый ангидрид [429]. Однако изучение процессов физиологической адаптации насекомых к загрязнению в настоящее время только начинается [26, 244, 245], и имеющиеся материалы в лучшем случае позволяют предполагать наличие подобных адаптаций в природных популяциях, длительное время подвергавшихся воздействию выбросов.

### 3.3.2. Изменение пространственной структуры популяций

Нарушения популяционной структуры у насекомых в районах антропогенного воздействия практически не изучены. Вероятно, этот пробел отчасти объясняется общей недостаточной изученностью структуры популяций насекомых и отсутствием общепринятых методов ее исследования. В литературе описано изменение характера заселения деревьев короедами: в зонах промышленного загрязнения оно носит типично комлевой характер, и поверхность ствола используется не полностью [30, 523]. В индустриальных районах Сибири отмечено изменение пространственной структуры популяций муравьев [555]. Вертикальное распределение насеко-

мый по почвенному профилю при загрязнении сернистым ангидридом практически не изменяется [230]; вблизи завода искусственного волокна отмечено увеличение обилия жужелиц в верхнем горизонте почвы [320].

Наиболее общие нарушения пространственной структуры популяций – инсупуризация местообитаний вследствие повышения мозаичности биоценозов, а также изменения границ и структуры ареалов различных видов детально рассмотрены в разделе 7.1.

При изучении чешуекрылых-фитофагов в зоне воздействия комбината "Североникель" установлено, что по мере приближения к источнику выбросов изменяется характер распределения мин первичных беззубых моделей семейства Eriocraniidae: наблюдается переход от равномерного одиночного их распределения по кронам молодых берез к преимущественно групповому размещению в нижнем (приземном) ярусе кроны. Это, вероятно, объясняется угнетением питательной активности самок в связи с увеличением подвижности воздуха при неживании древостоев и преимущественным отмиранием под действием сернистого ангидрида ветвей верхнего яруса [141].

Анализ изменений структуры популяций фитофагов под влиянием дисхимии представляется чрезвычайно интересным и перспективным направлением исследований. В качестве первого этапа работ можно предложить изучение влияния загрязнений на такие параметры, как размещение фитофагов по частям листа, листьям годичного побега, типам побегов, ярусам кроны кормового растения, а также на размеры колоний (групп) особей и расстояния от особи (группы) до ее ближайшего соседа. На необходимость учета последних двух показателей при характеристике структуры популяций насекомых справедливо указывает Ю.Л. Каптен [126]. Взаимосвязь перечисленных выше параметров нуждается в специальном изучении.

### 3.3.3. Изменение возрастной структуры популяций

Нарушение возрастной структуры описано, по-видимому, только для муравьев: в районах промышленного загрязнения в Силезии в колониях увеличилась доля личинок и куколок [555]. Фрагментарные материалы опубликованы по корадскому жуку [38]. Особый интерес представляет анализ



изменений возрастной структуры популяций у видов с многолетней генерацией. Установлено, в частности, что применение инсектицидов в Белоруссии изменило соотношение численности различных колен майского жука [30].

### 3.3.4. Изменение соотношения полов в популяциях

Опубликованные по рассматриваемому вопросу данные фрагментарны и часто противоречивы. Так, для жужелицы описано увеличение доли самцов от  $2/3$  до  $7/8$  у *Carabus nemoralis* при обработке полей ячменя инсектицидами [2]; отсутствие изменений – у *Carabus auratus*, *Harpalus rufipes* и *Pterostichus melanarius* при обработке полей инсектицидами [471]; уменьшение полового индекса (доли самцов) – при воздействии выбросов химкомбината [321]. Существенное увеличение доли самок при действии промышленных загрязнений отмечено для сосновой пяденицы [26].

При обработке малыми дозами ДДТ в лабораторных популяциях совки (*Heliothis armigera*) повышается процент самок. Это явление объясняется различной устойчивостью самцов и самок к неблагоприятным внешним воздействиям. У дрозофил к голоду, холоду, отравлению наиболее устойчивы самки, у тутового шелкопряда – самцы, то есть в обоих случаях большей жизнеспособностью обладают особи гетерогаметного пола. Не ясно, случайное ли это совпадение или результат проявления общей закономерности [141].

Считается [61], что соотношение полов в популяции регулируется по принципу обратной связи. Возможность нарушения этой закономерности в условиях антропогенного воздействия заслуживает специального изучения.

### 3.3.5. Изменение численности

Изменение численности – наиболее распространенный и наиболее изученный тип ответной реакции насекомых на антропогенные воздействия, лежащий на стыке популяционно-видового и биоценологического уровней организации. Несмотря на большое количество литературы по этому вопросу, сопоставление данных, полученных различными исследователями, не позволяет получить сколько-нибудь целостную количественную картину нарушений. Применяемые методы учета (кошение энтомологическим сачком, визуальный подсчет осо-

бей на растении, биоценогические пробы) и расчета показателей плотности (на квадратный метр поверхности земли, на квадратный метр поверхности кормового растения, на одно "среднее" растение, на 100 взмахов сачком) позволяют сравнивать только тенденции изменения плотности отдельных групп по градиенту фактора.

При отсутствии точечного (или линейного) источника нарушений рассматривают, как правило, нарушения численности во времени (например, до и после обработки пестицидами); в случае наличия указанного источника обычно сопоставляют численность популяций, находящихся на разных расстояниях от него. Если вид реагирует на изменения среды, то на градиенте этих изменений его численность описывается частью колоколообразной кривой, отражающей значения функции благополучия. При этом можно выделить 4 типа ответов [245, 425].

I тип. Нарастание численности при усилении воздействия (рис. 3 а - адаптивная реакция по [245];

II тип. Достижение максимума в зоне умеренной концентрации загрязнителя (рис. 3 б - квазиадаптивная реакция по [245]);

III тип. Снижение численности при усилении воздействия (рис. 3 в - неадаптивная реакция по [245]);

IV тип. Отсутствие изменений численности (рис. 3 г)

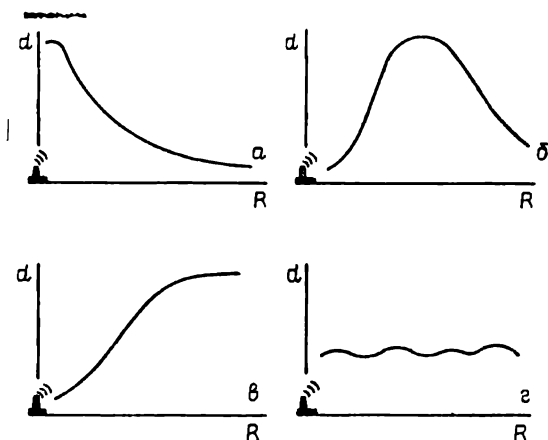


Рис. 3. Типы изменения численности популяций насекомых (по оси ординат) в зависимости от расстояния от источника выбросов (по оси абсцисс). а-г - ответы соответственно I-IV типов

Нарастание численности при усилении воздействия (I тип реакции) наблюдается во многих таксономических группах, однако лишь среди видов, относящихся почти исключительно к фитофагам и детритофагам.

Для детритоядных первичнобескрылых насекомых реакция I типа не характерна, хотя и отмечена для бессяжковых при искусственном изменении кислотности почвы в хвойных лесах Норвегии [437]. Кратковременное увеличение численности ногохвосток наблюдалось на первых этапах загрязнения почвы нефтью [236]. Последний вывод был сделан для всего комплекса ногохвосток, однако детальные исследования в зоне загрязнения кальцийсодержащей пылью показали видоспецифичность ответных реакций этих беспозвоночных. При этом типичная реакция I типа зарегистрирована только для одного вида — *Megalothorax minimus* [176].

Трипс *Taeniothrips laticivorus* зарегистрирован как серьезный вредитель лиственниц, ослабленных промышленным загрязнением воздуха [600], однако описания изменений плотности его популяций по градиенту загрязнения нам неизвестны.

В зонах сильного промышленного загрязнения заметно увеличивается численность сосущих насекомых, в первую очередь — представителей отряда Homoptera. Реакция подобного типа наблюдалась в окрестностях Байкальского целлюлозно-бумажного комбината [79], в зоне воздействия тепловых электростанций [333, 334] и многих других предприятий [600]. В молодняках березы бородавчатой в верхней Силевки число тлей достигает максимума в зоне сильного загрязнения сернистым ангидридом ( $0,12 \text{ мг/м}^3$ ), в ~3 раза превышая численность, зарегистрированную на относительно чистых ( $0,025 \text{ мг/м}^3$ ) территориях [378]. При этом отмечена положительная корреляция между численностью тлей и их естественных врагов [333, 334]; в частности, число мумифицированных тлей возрастает на загрязненных участках. Это не позволяет согласиться с широко распространенным мнением, что повышение численности тлей в зоне промышленных выбросов происходит вследствие угнетения комплекса естественных врагов.

В молодняках сосны обыкновенной во Франции в зоне сильного загрязнения фтористыми соединениями и сернистым ангидридом заметно повышается численность хермесов и различных тлей, причем плотность популяций последних пропорциональна уровню загрязнения атмосферы [373]. Наряду с

увеличением численности одних видов (*Cinara pini*, *C. pinea*, *Protolachnus agilis*), наблюдается уменьшение численности других (*Schizolachnus tomentosus*, *Pineus pini*), что указывает на специфичность действия выбросов и на необходимость учета других (климатических, эдафических и т.п.) факторов при прогнозировании изменений плотности популяций потенциально опасных для лесного хозяйства видов тлей [641]. Предполагается, что изменение видового состава обитающих на сосне тлей соответствует составу загрязнителя, и что учеты численности видов рода *Cinara* могут дать объективную количественную оценку загрязнения. В частности, в Финляндии численность *C. pini* максимальна вблизи металлургического предприятия [449]. Некоторые виды равнокрылых (например, жермес *Dreyfusia nordmannia* на пихте) настолько тесно связаны с зонами аэротехногенного воздействия, что их массовые размножения могут служить индикаторами повреждения насаждений при загрязнении воздуха [600]. Это предположение не совпадает с точкой зрения *C. Villemanant* [641], который считает, что тли лишь в незначительной степени могут играть роль индикаторов атмосферного загрязнения.

Численность сосуших насекомых часто возрастает в различных агроценозах в случае непродуманного применения пестицидов. В частности, использование севина и дурсбана на хлопчатнике приводит к уничтожению энтомофагов и, как следствие, к вспышкам массового размножения сопутствующих хлопковой совке видов тлей [276]. В результате обработок пиразофосом численность тлей на полянках пшеницы возрастала вдвое через 6 недель, что потребовало дополнительного применения афидицидов [607].

Повышение численности полужесткокрылых в зоне интенсивного загрязнения отмечается сравнительно редко; такое повышение списано для комплекса видов, обитающих в Верхней Силезии в молодняках березы бородавчатой [378] и для соснового подкорника (*Aradus cinnamomeus*) в сосновых лесах Польши [600].

Из жесткокрылых реакцию I типа демонстрируют преимущественно короеды и лубоеды, хотя и далеко не во всех случаях. Многие исследователи вообще отрицают возможность повышения экологической плотностиксилофагов в зонах промышленного загрязнения. Численность лубоедов и короедов возрастает в зонах воздействия Братского и Иркутского алюминиевых заводов [227]; аналогичная картина

описана для сосновых лесов Франции [373]. В промышленных районах возрастает численность долгоносиков [6, 227]; имеются фрагментарные материалы по повышению плотности популяций усачей в лесах, ослабленных выбросами завода по производству азотных удобрений [220].

Фтористое и сернистое загрязнение в лесах Сибири вызывает 20–100-кратное увеличение численности грубовертов *Byctiscus populi* и *B. betulae*, повреждающих листья осины. Для грубоверта *Derogaus betulae* увеличение плотности популяций, вероятно, объясняется улучшением прогреваемости поврежденных выбросами древостоев. В зоне сильного фтористого загрязнения максимальную плотность имеет долгоносик *Arion simile*, однако, по сравнению с контролем, она возрастает всего в 2–5 раз, то есть градиент гораздо меньше, чем у видов рода *Byctiscus* [243, 245].

Повышение численности божьих коровок (*Coccinellidae*) в загрязненных районах, коррелирующее с увеличением плотности популяций тлей [333, 334], по-видимому, следует рассматривать как исключение; в целом реакция I типа не характерна для хищных видов насекомых. Данные по увеличению численности некоторых хищных жуков в агроценозах [397], а также по возрастанию в 1,3–2 раза численности хищников на экспериментальных площадках, подвергавшихся воздействию сернистого ангидрида [231], не поддаются, по нашему мнению, однозначной интерпретации.

Большой объем литературы посвящен возрастанию экологической плотности популяций молевидных чешуекрылых в зонах промышленного загрязнения, в первую очередь – полускрытоживущих и скрытоживущих видов. В экологической группе минеров повышение численности зарегистрировано у *Stigmella betulicola* (*Nepticulidae*) на березах в зоне воздействия алюминиевого завода [243]; повышение экологической плотности этого же вида отмечено в окрестностях комбината цветной металлургии в Мурманской области [141]. В экологически близкой группе молей-чехлоносов (*Coleophoridae*) возрастание численности отмечено для *Coleophora fuscadinella*, причем коэффициент корреляции между числом гусениц последнего возраста и концентрацией в воздухе сернистого ангидрида составляет 0,99 [376].

В загрязненных районах возрастает, по сравнению с контролем, экологическая плотность гусениц различных видов

листоверток, в отдельных случаях почти в 10 раз [139]. Наибольшее число исследований этой группы посвящено двум видам побеговьюнов и серой лиственничной листовертке *Zeiraphera diniana*.

Серая лиственничная листовертка часто приводится как пример вида, проявившего себя в качестве вредителя лишь в связи с усилением антропогенного воздействия на лесные экосистемы. Описаны вспышки массового размножения этой листовертки начиная с 1924 года [345, 599]. Предполагается [599, 600], что массовое размножение *Z. diniana* является ранним и весьма надежным индикатором загрязнения воздуха.

Повышение численности листовертки *Petrova resinella* и других побеговьюнов зарегистрировано в различных частях ареала. В Сибири, в окрестностях алюминиевого завода, количество сосен, поврежденных гусеницами этого вида, достигает 86% на удалении 1 км от предприятия по сравнению с 5-7% на расстоянии 30 км (контроль). В промежуточной зоне, на удалении 8 км, повреждено около 20% деревьев [244]. Аналогичная картина наблюдается в Финляндии в окрестностях металлургического и химического заводов; общее число повреждений достигает максимума в непосредственной близости от источника выбросов, уменьшаясь на расстоянии 9 км в ~ 5 раз [446]. Возрастание численности *P. resinella* отмечено также в Польше, где этот вид в составе комплекса вредителей способствует гибели лесов, угнетенных промышленными выбросами [599, 600]. Исключение представляет зона комбинированного (сернистого и фтористого) загрязнения во Франции, где численность *P. resinella* практически не возрастает [639]. Это сообщение противоречит предшествующей публикации по тому же району [373], в которой *P. resinella* отнесена к видам, численность которых в зоне загрязнения повышена.

Побеговьюн *Rhyacionia buoliana* - классический пример, обычно приводимый при описании ответной реакции I типа [425]. В Польше этот вид входит в комплекс вредителей, сопутствующих выемчатокрытой моли *Exoteleia dodecella* и вызывающих отмирание лесов на загрязненных территориях [599], [600]. В молодых сосняках Франции число поврежденных этим видом деревьев в районах с комплексным загрязнением (сернистый ангидрид и фтористый водород) повышается в ~10 раз [373], что объясняется

изменением биохимического состава кормового растения и падением его сопротивляемости вредителю, появлениям физиологических модификаций у фитофага, а также гибелью естественных врагов [639]. При сильном загрязнении виды рода *Rhyacionia* демонстрируют реакцию II типа [449].

В промышленных районах Европы большой ущерб сосновым насаждениям наносит выемчатокрылая моль *Exoteleia dodecella*. Этот вид весьма устойчив к воздействию промышленных выбросов, дает частые вспышки или образует хронические очаги в зоне сильного загрязнения и также может служить классическим примером проявления реакции I типа [425]. По данным польских исследователей, в районах промышленного загрязнения гусеницы *E. dodecella* повреждают 70–100% почек сосны по сравнению с 30% в контроле; это приводит к торможению прироста и к деформации деревьев. В зоне сильного загрязнения этот вид исчезает только после полного опадения хвои [599]. Во Франции численность гусениц *E. dodecella* также повышается с ростом загрязнения, хотя и в меньшей степени, чем в Польше [373, 639]. Рост численности этого вида, по-видимому, также определяется нарушениями водного режима кормового растения, поскольку процент зараженных гусениц на загрязненных участках не уменьшается, по сравнению с контролем, что не позволяет применить традиционную гипотезу о гибели естественных врагов.

Реакция I типа описана для некоторых открытоживущих чешуекрылых. Так, в зоне воздействия фтор- и серосодержащих ксенобиотиков достоверно возрастает экологическая плотность различных видов пядениц, развивающихся на березах [245] и соснах [26], а также волнянок [245], соснового бражника *Hyloicus pinastri* и сосновой совки *Panolis flammea* [26]. Необходимо, однако, отметить, что абсолютная плотность куколок ( $\text{экз}/\text{м}^2$ ) всех исследованных видов имеет четко выраженную реакцию II типа с максимумом в зоне умеренного загрязнения [26]. Это, вероятно, может объясняться тем, что экологическая плотность возрастает за счет уменьшения запасов корма (опадение хвои), несмотря на некоторое уменьшение абсолютных показателей численности популяций.

Резкое увеличение численности чешуекрылых неоднократно отмечалось в агроценозах после применения пестицидов [276, 286, 496 и др.]. Как правило, подобное явление связывают с гибелью естественных врагов, более чувствительных к воздействию инсектицидов.

Из перепончатокрылых массовое размножение в зонах промышленного загрязнения характерно для развивающегося на елях пилильщика *Pristiphora abietina*; также повышается численность звездчатого гяча (*Acantholyda nemoralis*) и некоторых других пилильщиков [599, 600].

Опубликованы сведения о росте численности муравьев в зонах загрязнения сернистым ангидридом и аммиаком во внутренних районах Польши [496], которые, однако, противоречат результатам многих других исследователей, отмечавших уменьшение численности муравьев в загрязненных районах [378, 555]. Не вызывает сомнения, что муравьи способны активно регулировать многие параметры внутригнездовой среды, вплоть до газового состава, что повышает устойчивость их колоний к воздействию антропогенных факторов [431, 555]. Вопрос о возможности повышения численности муравьев в зонах загрязнения нуждается в дальнейшем изучении,

Реакции двукрылых на загрязнение окружающей среды исследованы недостаточно, несмотря на большую роль этих насекомых в различных типах экосистем. По некоторым данным, доля двукрылых в энтомокомплексах увеличивается с ростом интенсивности антропогенного воздействия [392], однако подробные материалы, описывающие возрастание численности вдоль градиента загрязнения, опубликованы только для алаковых мух (*Chloropidae*) [391]. Возрастание общей численности мух отмечено вблизи предприятий угольной промышленности [390] и в окрестностях завода по производству минеральных удобрений [344]. Загрязнение и, в частности, засоление водоемов определяет увеличение плотности популяций мух-береговушек (*Ephydriidae*) [149, 150]. К аналогичному эффекту приводит применение удобрений: в луговых биоценозах под влиянием 680 кг/га NPK в год в 2-3 раза увеличивается численность мух из семейств *Chloropidae* (абсолютные доминанты), *Cecidomyiidae*, *Oromyzidae*, *Phoridae* и др. [548].

Сведения о других группах насекомых фрагментарны и часто недостаточно подробны для того, чтобы их можно было включить в настоящий обзор.

Достижение максимума численности в зоне умеренной концентрации загрязнителя (II тип реакции). В непосредственной близости от источника, как и в слабо загрязненных районах, численность уменьшается. Регистрация реакции II типа технически наиболее сложна, поскольку требует зак-



падки значительного количества пробных площадей на различном расстоянии от источника выбросов. Реакция II типа чаще всего встречается у фитофагов; причины подобных изменений рассмотрены в разделе 2.

Загрязнение почвы березняка-кисличника индустриальной кальцийсодержащей пылью приводит к повышению плотности популяций ногохвосток *Arrhopalites* spp., *Pseudachorutes* spp., *Oonychurus armatus* и *Willemia aspinata* в зоне умеренного загрязнения, на некотором расстоянии от завода. При этом коллемболы рассматриваются как косвенные индикаторы, отражающие изменения почвенных характеристик [176].

В окрестностях завода по производству удобрений изменения плотности II типа отмечены для популяции коллембол и цикад р. *Cicada*, максимум в распределении которых совпадает с максимумом биомассы растений [556], что косвенно указывает на определяющий характер последнего фактора. В молодяках березы бородавчатой численность цикадок также достигает максимума в зоне среднего загрязнения [378].

Наиболее тщательное и безупречное в методическом отношении описание реакции II типа выполнено для подкорника *Agadus cinnamomeus* в сосновых лесах Финляндии, окружающих небольшой промышленный город Хяръявалта. Плотность популяций определяли в 71 точке; пробные площади расположены на равном расстоянии от города вдоль 8 трансект, заложенных с шагом 45° (8-лучевая звезда). Это позволило не только тщательно описать изменения плотности по градиенту загрязнения, установив высокую положительную корреляцию с концентрацией тяжелых металлов в окружающей среде, но и провести санитарно-гигиеническое районирование территории: выделены и нанесены на карту 4 зоны с различным уровнем загрязнения [447]. На наш взгляд, это исследование может быть рекомендовано в качестве образца для проведения полевых работ в районах промышленного загрязнения воздуха.

Максимальное число примеров реакции II типа приводится для жесткокрылых. Куполообразный вид имеют кривые, описывающие изменения численности и видового разнообразия стафилинид в сосновых лесах, подвергающихся воздействию выбросов сернистого ангидрида и других соединений [616]. В сосновых лесах Европы в районах умеренного загрязнения достигает максимума обилие жуужелиц, хотя видовое разнообразие

разие их практически не изменяется. При этом, как и в предыдущем случае, влияние антропогенных факторов опосредовано изменениями растительных сообществ [624]. В березняках Польши в этой зоне отмечена максимальная численность долгоносиков, листоецов, божьих коровок и шелкоунов, причем для долгоносика *Strophosoma capitatum* предпочтение зоны оптимума выражено наиболее резко: его численность здесь в 25 раз выше, чем в сильно загрязненных, и более чем в 5 раз выше, чем в чистых районах [378]. Предпочтение зоны умеренного загрязнения отмечено также для долгоносика *Nylobius* sp., который на расстоянии 8 км от алюминиевого завода повреждает 75% стволов сосен, а на расстоянии 1 км и 30 км – всего 5–8% деревьев [130]. К этому же типу обычно относят изменение численности ксилофагов и сапрофагов, в частности, элягки *Phaenops cyanea*, короедов *Ips sexdentatus* и *J. typographus* и некоторых других [425].

Интересные аналогии можно провести между пространственными (по градиенту загрязнения) и временными (по ходу техногенной сукцессии) изменениями численности отдельных видов насекомых. Так, в загазованных сосняках (в составе выбросов преобладают фтор либо сера) плотность поселения, продукция, встречаемость и численность жуков-родителей лубоеда *Blastophagus minor* были максимальны в зоне слабого загрязнения [246]. С другой стороны, изучение преобразований хвойных древостоев в течение 10 лет с момента пуска алюминиевого завода позволило установить, что на кульминационном 2-м этапе сукцессии численность сосновых лубоедов возрастает в 5–10 раз по сравнению с 1-м (начало) и 3-м этапами сукцессии [9].

В зоне умеренного загрязнения часто отмечается максимальная численность насекомых, питающихся глями: хищных личинок сетчатокрылых и мух-журчалок, а также божьих коровок (*Coccinellidae*). При слабом загрязнении в березняках их численность возрастает одновременно с численностью тлей, однако прямое негативное воздействие высоких доз полиуганга снижает их обилие вблизи источника выбросов [378]. Аналогичные изменения описаны и для луговых сообществ: на монокультурах бескильницы *Puccinellia distans* численность тлей *Macrosiphum avenae* и *Atheroides brevicornis* коррелирует с биомассой кормового растения, а численность божьих коровок *Coccinella septempunctata*

и *C. undecimpunctata* меняется вслед за плотностью популяций тлей [539].

Среди чешуекрылых реакций II типа характерна для открытоживущих гусениц ("Macrolepidoptera") [378]. Некоторые виды этой группы, например монашенка *Lymantria molacha*, способны давать вспышки массового размножения на окраинах зоны сильного загрязнения [599, 600]. Возрастание абсолютной (не экологической!) плотности открытоживущих гусениц чешуекрылых (*Bupalus piniarius*, *Semiothisa liturata*, *Hyloicus pinastri*, *Panolis flammea*), определяемой по числу куколок в подстилке, отмечено в сосновых лесах Белоруссии, в зоне влияния нефтехимического производства [26]. Среди скрытоживущих видов достаточно подробные материалы имеются по моли-пестрянке *Lithocolletis populifoliella*, плотность популяций которой в г. Искитиме (Новосибирская обл.) достигает максимума на расстоянии 1 км от цементного завода [247]. При общем сильном загрязнении территории реакцию II-го типа могут демонстрировать различные виды листоверток, максимальная численность которых в западной Финляндии достигается в зоне средней загрязненности воздуха, на некотором расстоянии от промышленного комплекса [449].

Среди двукрылых, помимо упомянутых выше журчалок, реакцию рассматриваемого типа демонстрируют некоторые виды галлиц (*Cecidomyiidae*), однако поскольку изменения плотности популяций под воздействием кальцийсодержащих выбросов завода по производству стройматериалов опосредуются изменениями фитоценозов характер ответной реакции меняется в зависимости от типа растительных сообществ.

Снижение численности при усилении воздействия (III тип реакции) характерно для видов, обладающих высокой чувствительностью к загрязнению, либо теряющих в нарушенных экосистемах свою кормовую базу. Наиболее часто реакция III типа отмечается для хищников (паразитов) и сапрофагов, реже для фитофагов.

При загрязнении кальцийсодержащей пылью в хвойных лесах Норвегии заметно уменьшилась суммарная численность коилембол в связи с повышением pH почвы [437]; в Прибалтике в аналогичных условиях зарегистрировано уменьшение плотности популяций 9 видов (реакция видоспецифична) [176]. Отрицательно влияют на ногохвосток и различные средства защиты растений [608]; наиболее щадящим методом оказалось проведение аэрозольных обработок [270].

Численность саранчовых при повышении концентрации сернистого ангидрида на заложённых в природе экспериментальных площадках с фоновых значений до  $228 \text{ мкг/м}^3$  уменьшалась в  $\sim 2$  раза [515]. В зоне сернистого загрязнения резко снижается также численность сеноеда *Loensia fasciata*, обитающего на стволах осины. Не ясно, чем определяется это изменение: чувствительностью самих насекомых или исчезновением кормовой базы (микроскопических грибов и водорослей), однако указанный вид весьма перспективен для биоиндикации состояния атмосферного воздуха [526].

В загрязнённых районах зарегистрировано уменьшение численности отдельных тлей *Schizolachnus tomentosus* и *Pineus pini* в сосновых лесах Франции [641] и злаковых тлей на овсе близ московской кольцевой автомобильной дороги [50]. Как указывалось выше, такое изменение численности не характерно для тлей; демонстрирующих преимущественно ответную реакцию I типа. Напротив, угнетение хищных клопов при обработках агроценозов инсектицидами и дефолиантами [185, 395] хорошо согласуется с остальными материалами, указывающими на повышенную чувствительность хищных форм к нарушениям химизма среды обитания.

Резкое уменьшение численности жукелиц отмечено вблизи цементного [563] и металлургического [354] заводов; хищные виды исчезают не только при аэротехногенном воздействии, но и при загрязнении почвы промышленными стоками [208]. Отрицательно влияют на жукелиц и многие средства защиты растений. В частности, применение пестицидов на полях ячменя снижает численность жукелицы *Carabus nemoralis* в 10–50 раз [2]; парагидон (0,25 кг/га), уменьшает общую численность жукелиц на 28–29% [381], а метоксифлор и тиофос сильно влияют на наиболее массовый вид капустных полей — *Logocera pilicornis* [582]. В то же время ряд препаратов со сходным целевым назначением (пиримикарб, беномил, фенвалерат) в лабораторных условиях вызывали сравнительно небольшую смертность жукелиц, а в полевых условиях их воздействие часто ограничивалось кратковременными нарушениями активности [381, 610].

Сопоставляя приведенные материалы, легко заметить, что для жукелиц зарегистрированы все типы ответных реакций [397]. Такое разнообразие заставляет предположить,

что воздействие загрязнителей на жужелиц носит комплексный характер и в значительной степени опосредовано изменением экологической обстановки в целом. В частности, показано, что на каждой из 5 пробных площадей, выкопанных в окрестностях завода по производству минеральных удобрений, существует весьма характерный комплекс эпигейных жесткокрылых, причем аспектирующие виды сменяют друг друга по градиенту загрязнения [583]. При этом смена комплексов жужелиц определяется, в первую очередь, влажностью почвы. Таким образом, при сильных воздействиях, вызывающих перестройку экосистем, комплексы жужелиц, сложившиеся на разных расстояниях от источника выбросов, будут включать различные виды, и количественное (интегральное) сравнение этих комплексов будет бессмысленным и неинформативным. Вместе с тем изменение численности отдельно взятого вида жужелиц, несомненно, может служить индикатором уровня загрязнения. Широкое распространение, высокая численность и хорошая изученность жужелиц наряду с существованием стандартных методов учета их численности позволяют рассматривать эту группу как одну из наиболее перспективных для целей биоиндикации [520].

Сходным образом реагируют на нарушения химизма среды обитания и стафилиниды. В Приморье в окрестностях предприятия цветной металлургии как число видов, так и плотность популяций стафилинид уменьшаются по направлению к источнику выбросов (табл. 1) [295]. Фумигация сернистым ангидридом в условиях эксперимента также снижает плотность популяций этих жуков [231].

Т а б л и ц а 1

Изменения комплексов стафилинид в зоне техногенной эмиссии

Расстояние от источника, км	Число видов	Суммарная плотность, экз/м <sup>2</sup>
0-0,6	0	0
0,6-1,7	6	1,83
1,7-3,0	13	3,50
4,2	8	7,00
8,2 (контроль)	23	11,8

Из средств защиты растений отрицательно влияют на стафилинид паратион (снижение численности на 63–67%), диметоат (на 41%), тиофос и декаметрин; в то же время при обработках пиримикарбом, фенвалератом и беномиллом плотность популяций практически не изменилась [381, 582, 610].

Детально изучалась токсичность различных пестицидов для божьей коровки *Coccinella septempunctata* и других видов этого семейства. Сокращение численности в полевых условиях наблюдалось после применения азинфосметила [395], метафоса [18] и различных пиретроидов [14]; дифторбензурион на полях хлопчатника, напротив, не повлиял на численность божьих коровок [395]. Значительное число лабораторных экспериментов [13, 432] позволяет выбирать для применения в системах интегрированной защиты растений препараты, наименее токсичные для энтомофагов.

Из других групп жесткокрылых уменьшение численности отмечено для усачей рода *Molochamus*, алажок и долгоносиков вблизи источника фтористых выбросов [9, 220], трубноверта *Déporaus betulae* в загрязненных березняках Польши [378], короода *Pityokteines curvidens* в усыхающих хвойных лесах Западной Европы [425], шелконов вблизи комбината искусственного волокна [6], а также мягкотелок вблизи целлюлозно-бумажного комбината [79]. Уменьшение численности личинок листоедов при фумигации экспериментальных площадок сернистым ангидридом связано с угнетением и гибелью кормовых растений [231].

Для чешуекрылых реакция III типа в целом не характерна. Имеются указания на уменьшение плотности популяций *Stigmella lapponica* (определение по минам) вблизи тепловых электростанций в Сибири [334]. По направлению к источнику выбросов азотных соединений, сернистого ангидрида и фтора в ~ 6 раз падает число сережек березы, пораженных гусеницами моли *Argyrosetia goodartella* [348].

Учитывая высокую чувствительность лишайников к воздействию атмосферных загрязнителей, можно ожидать исчезновения в загрязненных районах узкоспециализированных видов насекомых-лихенофагов. Такие данные имеются для чешуекрылых из семейств *Nolidae* и *Lithosiidae*. Картирование микроареалов по данным светоловушек показало прямое соответствие между границами лакун и уровнем загрязнения воздуха, однако использование этих групп в качестве

индикаторов затруднено их низкой численностью и относительно малыми размерами [434]. Различные виды лишайниц переносят разные уровни воздействия: так, *Miltochrista minuata*, *Lithosia sororcula* и *Gnophria rubricollis* исчезают лишь в сильно загрязненных районах [633].

В связи с перестройкой сообществ в районах антропогенного воздействия изменяются видовой состав и обилие булавосых чешуекрылых. Возможность использования видов этой группы в качестве индикаторов нарушения окружающей среды широко обсуждается в литературе [67] и применительно к диксхимии не вполне ясна. Этот вопрос нуждается в дополнительном изучении.

Высокая чувствительность паразитических перепончатокрылых к различного рода антропогенным воздействиям, превышающая чувствительность их хозяев, часто используется в качестве рабочей гипотезы для объяснения повышения численности последних в зонах промышленных эмиссий. Тем более странным представляется весьма малое количество опубликованных фактов, подтверждающих указанную гипотезу. В частности, описано уменьшение численности паразитов полевояна *Rhyacionia buoliana* в районах, загрязненных сернистым ангидридом и фтористым водородом [639]. На территории Искитимского цементного завода доля зараженных гусениц моли-пестрянки *Lithocolletis populifoliella* составляет 4%, а на удалении > 1 км - 12-13% [247]. При этом эктопаразиты более чувствительны к загрязнениям, нежели эндопаразиты; под влиянием загрязнения численность облигатных паразитов уменьшается, факультативных - увеличивается [640].

Численность паразитов на загрязненных территориях может изменяться и иным образом: в 1968 г. в отдельных районах Польши процент зараженных гусениц выемчатокрылой моли *Exoteleia dodecella* на загрязненных территориях был выше, чем в контроле [658], а в юго-западной Финляндии зараженность паразитами гусениц листовертки *Petrova resinella* практически не зависит от расстояния до источника загрязнения [448]. Таким образом, роль паразитов в изменении численности хозяев в районах загрязнения нельзя считать однозначно определенной [600].

Применение пестицидов, как правило, отрицательно сказывается на численности паразитических перепончатокрылых [328, 442, 525 и др.]. Наименьшую опасность для них из

числа испытанных препаратов представляют гормональные регуляторы роста, в частности диметийн [442, 525].

Промышленные выбросы оказывают отрицательное влияние на численность муравьев [378, 555] и имаго мух-журчалок [347]. Для личинок журчалок зарегистрирована реакция II типа [378]. Наблюдаемые различия, возможно, связаны с тем, что исследованные виды принадлежали к различным трофическим группам, по-разному реагирующим на антропогенные воздействия [347]. В частности, в агроценозах Дании за последние 40 лет резко снизилась численность обыкновенных видов-афидофагов [635]; причину этого явления автор работы видит в избыточном применении пестицидов. Описана токсичность различных инсектицидов для питающихся тлями личинок журчалки *Syrphus corollae* [432].

Отсутствие изменений численности (IV тип реакции) зарегистрировано для крайне ограниченного числа видов насекомых: отдельных видов листоверток, обитающих на соснах во Франции [639], жукелиц в окрестностях аэропорта [352] и в лесах, загрязненных тяжелыми металлами [567], грубковерта *Derogatus betulae* в березняках Мурманской области, прилегающих к медно-никелевому комбинату [139], короедов в зоне воздействия алюминиевого завода и лесопромышленного комплекса [65], муравьев [563] и некоторых других групп. В частности, утверждается, что фитофаги не реагируют на загрязнение среды тяжелыми металлами [354]. При этом для некоторых из перечисленных выше насекомых другими исследователями описаны ответные реакции I-III типов. Анализ причин подобных противоречий, а также поиск и тщательное изучение видов, не реагирующих на тот или иной вид загрязнения, представляются нам чрезвычайно важными задачами, поскольку их решение позволит выяснить механизм устойчивости отдельных популяций к антропогенным и иным нарушениям среды обитания.

Взаимосвязь основных типов изменений численности. Куполообразная кривая (изменение численности II типа) — классическая форма графика изменений функции отклика либо функции благополучия (жизненности) популяций по градиенту любого экологического фактора, в том числе по градиенту загрязнения. Поскольку источники разной мощности создают различные поля концентраций поллютантов, возле различных предприятий одного и того же вида могут реги-



стрировать реакции различных типов. При этом реакции I и II типов, очевидно, следует рассматривать как восходящую и, соответственно, нисходящую ветви куполообразной кривой, зонам оптимума которых отвечают высокие (I тип) либо фоновые (III тип) концентрации загрязнителя.

Поскольку загрязнения распределяются вокруг точечного источника выбросов неравномерно, разные типы изменений плотности могут наблюдаться даже на разных трансектах, расходящихся от одного предприятия [447]. Таким образом, тип ответной реакции, как правило, не характеристика определенного вида или группы видов, а результат наложения экологических характеристик вида на конкретный градиент загрязнения [143]. Этим, в частности, могут объясняться отмечавшиеся выше отличия в результатах, полученных разными исследователями.

Во многих случаях изменение плотности популяции изучаемого вида вызывается не собственно изменением концентрации загрязнителя, а опосредуется перестройкой экологических систем. Конкретной причиной увеличения либо уменьшения численности часто служит изменение количества или качества корма; реже в качестве ведущего фактора выступает фитоценогическая обстановка [29, 266].

Приведенные выше материалы еще раз подтверждают необходимость тщательного описания района исследования и источника загрязнений, о которой мы упоминали и ранее (см. раздел 3.1.3); в противном случае не удастся достичь сопоставимости результатов полевых исследований.

### 3.4. Ответные реакции насекомых на системном уровне

Рассогласование сроков развития отдельных видов. Фенологические нарушения в районах антропогенного воздействия изучены недостаточно. Показано, что в окрестностях алюминиевого завода происходит сдвиг сроков развития долгоносика *Arion simile*, способствующий выживанию этого вида в условиях сильного аэротехногенного загрязнения [243]. Наличие фенологического сдвига в сосновых лесах вблизи нефтехимического предприятия обнаружено у 2 видов пядениц (*Bupalus piniarius* и *Semiothisa liturata*) и у соснового бражника *Hyloicus pinastri*. Разреженность древостоев способствует их лучшему прогреванию, в результате которого вылет бабочек *B. piniarius* происходит на 7-9 дней раньше, чем в чистой зоне. Следует отметить,

что раннее начало развития позволяет гусеницам закончить питание до наступления первых заморозков и существенно снижает количество нежизнеспособных куколок (с 14 до 2,6%) [26]. Указанные реакции, однако, наблюдаются не во всех случаях: при изучении фенологии стафилины в зоне воздействия сернистого ангидрида и других подлютантов не зарегистрировано никаких отклонений от контроля [616].

Изменение структуры сообществ и нарушение пищевых цепей. Нарушения химизма окружающей среды приводят к существенным изменениям структуры сообществ. Для многих групп установлена отрицательная корреляция показателя видового разнообразия с уровнем воздействия: с увеличением загрязнения немногие виды становятся массовыми, а редкие виды — еще более редкими, то есть преобразуется структура доминирования [230, 232, 235, 306, 320, 321, 354, 397, 567]. Однако при определенных уровнях воздействия видовое разнообразие может и возрастать [334]. При этом увеличение числа видов муравьев и более равномерное распределение численности по видам в зоне воздействия выбросов ПО "Химволокно" может объясняться тем, что угнетение фоновых видов дает возможность новым видам заселить прежде занятые участки [29]. Неоднозначны и преобразования пространственной структуры сообщества: агрегированность может как уменьшаться (сообщества лесных жуков в зоне воздействия нефтеперерабатывающих заводов [306]), так и увеличиваться (почвообитающие жесткокрылые вблизи комбината искусственного волокна [6]). В любом случае, однако, преимущество получают широко распространенные эврибионтные виды [45, 306, 309, 321].

Антропогенные воздействия приводят к перестройке трофической структуры сообществ. Как правило, при увеличении загрязнения среди дендробрионтных фитофагов увеличивается доля сосушиных видов [235, 333, 334]; для эпигейной фауны отмечено увеличение доли фитофагов при снижении относительной численности сапрофагов и хищников [232]. Предполагается, что сохранение лишь немногих видов первичных консументов (из числа сосушиных) и большое разнообразие вторичных может рассматриваться как общее свойство загрязненных экосистем [539]. По мнению указанных авторов, для нарушенных сообществ характерно также более избирательное потребление первичной продукции

консументами. При этом системы, долго находившиеся под влиянием сильного антропогенного воздействия, имеют гораздо меньшую сезонную изменчивость трофической структуры по сравнению с чистыми местами [552].

Прямые нарушения трофических цепей вследствие уничтожения либо кормовой базы, либо естественных врагов наблюдаются в агроценозах при проведении инсектицидных обработок. Общее обеднение фауны и вспышки массового размножения отдельных видов можно рассматривать как отражение наиболее общих свойств подобных экосистем [328, 286, 608], в которых нарушены механизмы гомеостатического регулирования и само существование которых невозможно без постоянного вмешательства человека. При этом влияние пестицидов на взаимоотношения различных организмов может оказаться более важным, чем прямое токсическое действие на популяции отдельных видов. В связи с этим предлагается оценивать влияние пестицидов на результаты таких интегральных процессов, как распад органического вещества, почвенное дыхание или минеральные циклы [409].

#### 4. НАРУШЕНИЯ ФИЗИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

##### 4.1. Нарушение водного режима среды

Изменение режима влажности почвы может происходить в результате целенаправленного воздействия (например, при проведении мелиоративных работ) либо возникать как побочный эффект строительства гидротехнических сооружений. Литература по влиянию рассматриваемого фактора на популяции наземных беспозвоночных отражает, в первую очередь, изменения, происходящие в агроценозах при различных режимах орошения. Несколько менее подробно исследованы изменения энтомофауны при подтоплении земель вблизи водохранилищ.

Необходимо учитывать, что как орошение, так и осушение приводит к существенным изменениям микроклимата, особенно заметным в приземных слоях воздуха и в верхних горизонтах почвы. Меняются структура, плотность, химический состав, условия аэрации почвы, видовой состав и физиологическое состояние растений. В результате опосредованное воздействие может приводить к гораздо более существенным

нарушениям, нежели прямое изменение влажности (например, в экспериментальных условиях):

Нарушение водного режима по своим экологическим последствиям часто оказывается более сильным воздействием, нежели химическое загрязнение, поскольку оно приводит к быстрой, подчас необратимой перестройке сообщества.

Влияние орошения на энтомофауну агроценозов. Обзор механизмов прямого и опосредованного воздействия орошения на сообщества насекомых содержится в сводке В.А. Миноранского [178]. При этом в качестве общих тенденций рассматриваются увеличение видового разнообразия и общей численности (биомассы) насекомых, а также изменение экологического спектра видов — уменьшение доли ксерофилов и увеличение числа гигро- и мезофилов, [171, 180, 274].

Одна из причин увеличения числа видов — появление насекомых, личинки которых развиваются в воде оросительных каналов. В частности, возникновение при орошении значительного числа мелких, хорошо прогреваемых водоемов способствует проникновению в засушливые районы мух-береговушек ( *Ephydriidae* ) [149]. По берегам оросительных каналов формируется специфическая гигрофильная фауна [171, 180, 259]. Вдоль каналов возникает древесно-кустарниковая растительность, что приводит к расширению ареалов массовых видов-ксилофагов. Так, в пустынные районы на территории Туркмении по трассе Каракумского канала проник усач *Trichoferus campestris*; вдоль канала возникли очаги заболонника *Scolytus multistriatus*, алатки *Sphenoptera kambyzes* и некоторых других видов [152]. Каналы, кроме того, служат путями расселения насекомых, которые могут быть перенесены потоками воды на значительные расстояния [178].

Исключение из общего правила представляют только рисовые чеки; длительное затопление которых приводит к почти полной стерилизации почвы [180, 273].

На орошаемых землях комплекс мезо- и гигрофильных видов, формируется через 3–5 лет после начала мелиоративных работ; для прилегающих к полям участков это время составляет 7–8 лет [80]. Существенно (в 2–12 раз) возрастает численность проволочников, в первую очередь, за счет эврибионтных видов [80]; численность личинок чернотелок и хрушей, напротив, снижается [180, 273];

возрастает численность хищных жукелиц [180, 273].

Нарушение режима мелиорации часто приводит к засолению почв. Так, на полях юга Украины через 10–20 лет после начала орошения формируется комплекс галофильных видов, включающий, в частности, шелкоуна *Agriotes medvedevi* [80, 180, 274].

Осушение территорий. Осушение, как и орошение, оказывает сильное влияние на состав и численность энтомофауны. При этом происходящие в биоценозах изменения тесно связаны с исходным типом сообщества, так что говорить о каких-либо общих тенденциях в настоящее время довольно затруднительно [55].

Наиболее сильно преобразуется животный мир болот. В течение первого года осушения погибают водные и прибрежно-водные беспозвоночные; замена гигрофильных видов мезо- и ксерофилами в основном завершается за 2–3 года [190]. Для различных таксономических групп и для энтомофауны в целом отмечается как возрастание, так и убывание числа видов, численности и биомассы, [20, 55, 190]; обобщить подобные материалы не представляется возможным.

Неблагоприятные последствия осушения рассматриваются чаще всего на примере дневных бабочек. В частности, в Украинском Полесье на грани исчезновения находятся желтушка *Colias palaeno*, перламутровка *Boloria aquilonaris*, голубянки *Vacciniina ortilete* и *Lycæna helle* и некоторые другие обитатели торфяных болот [209]. На осушенных территориях они замещаются евритопными мезофильными видами, легко приспособляющимися к условиям нарушенных местообитаний.

Понижение уровня грунтовых вод в дубравах Белорусского Полесья изменяет видовой состав и физиологическое состояние растений, воздействуя тем самым на насекомых. Видовой состав и численность фитофагов во всех ярусах влажных дубрав, как правило, выше по сравнению с сухими дубравами, в первую очередь, благодаря наличию гигрофильных видов и высокой численности различных мезофильных групп [308]. Под влиянием осушения общая численность фитофагов уменьшается в ~ 2 раза. Снижается видовое разнообразие дендрофильных чешуекрылых, увеличивается число видов долгоносиков. В черничных дубравах наблюдаются синхронные вспышки массового размножения различных видов фитофагов [11].

Дефицит влаги влияет на особенности биологии различных видов насекомых. В частности, для хищной жукелицы *Pterostichus cupreus* зарегистрировано повреждение сочных частей растений; при оптимальной влажности жуки вновь переходили к хищничеству. Медведки на засушливых территориях нападают на мелких беспозвоночных и птенцов крачек; копрофаг *Gymnopleurus mopsus* в Капмыккии переходит на некрофагию [298]. Оценка адаптивной значимости описанных процессов будет возможна лишь после проведения дополнительных исследований.

Затопление и подтопление в районах гидротехнических сооружений. Затопление значительных территорий при создании водохранилищ существенно влияет на энтомофауну, местообитаний, ставших прибрежными. При этом в общем спектре воздействий сильно возрастает доля микроклиматических факторов: в частности, средняя зимняя температура по берегам Куйбышевского водохранилища понизилась на 2°С [233].

Видовой состав, динамика численности и стациональное распределение насекомых вблизи плотины и в верховьях водохранилища существенно различаются. Вообще плотины, где сохранились прежде существовавшие биотопы, фауна не претерпевает значительных изменений, хотя определенное влияние на нее оказывают повышение уровня воды и его суточные колебания в связи с работой ГЭС. По берегам в средней части водохранилища доминируют гигрофилы; ксерофилы обитают на возвышенностях и склонах южной экспозиции. Совершенно особые условия существования формируются в верховьях водохранилищ, на склонах высоких крутых берегов и на узкой прибрежной полосе под ними [187].

Большой интерес представляет энтомофауна островов, возникающих в ходе затопления. Основу ее составляют сохранившиеся на исходных местообитаниях виды, однако за несколько лет происходит существенное преобразование комплексов насекомых, в частности смена доминантов. Так, на всех островах Куйбышевского водохранилища в сообществах жукелиц доминирует *Orphonus rufipes*. На островах увеличивается доля мезофильных и гигрофильных видов. Существенным источником пополнения островной фауны служит во время половодья занос насекомых с плавающими предметами. На периодически затопляемых островах ежегодно складываются своеобразные группировки насекомых за счет их запета (85%) или заноса водой (15% видов) [188].

В пойменных биотопах Днепра после создания каскада водохранилищ сформировались 2 комплекса почвенной мезофауны: гигрофильный с преобладанием жужелиц и стафилинид на подтопляемых землях и ксерофильный с преобладанием чернотелок и пластинчатогусых - на дамбах [189]. Мероприятия по регулированию уровня воды в горных озерах Скандинавии вызвали изменения численности и видового состава прибрежной фауны, в первую очередь, жужелиц рода *Pembidion* [424]. Предотвращение регулярных разливов Нижнего Дона за счет Цимлянского водохранилища привело к остепнению пойменных лугов и проникновению на эти территории ксерофильных видов. У одного из таких видов - песчаного медляка *Opatrum sabulosum* - освоение новых местобитаний сопровождается существенными морфофизиологическими преобразованиями [179].

Подтопление прибрежных лесов ослабляет защитные реакции древостоя, способствуя его заселению ксилофагами. При сильном затоплении гибель пораженного леса наблюдается через 3-4 года, при слабом - через 6-7 лет [151].

Размах колебаний уровня грунтовых вод определяет обилие почвенных беспозвоночных. Численность мезофауны в основных культурах Белорусского Полесья при уровне грунтовых вод 0,4-0,8 м составляет  $27,5 \pm 1,0$  экз/м<sup>2</sup>; 0,1-0,7 м -  $40,2 \pm 2,3$  экз/м<sup>3</sup>, а в случае их выхода на поверхность - лишь  $11,1 \pm 1,0$  экз/м<sup>2</sup>; при этом численность жужелиц и стафилинид уменьшается в 20-30 раз [53]. Отметим, что при осушении подтопленных почв на них восстанавливаются сообщества насекомых, сходные с существовавшими до затопления [316].

Обзор литературы показывает, что реакции насекомых на изменения влажности описаны только на примере изменений численности. Представляется целесообразным перейти от исследования нарушений, вызывающих коренную перестройку экосистем, к анализу малых воздействий. Это позволит, с одной стороны, детально описать ответные реакции на изменном и популяционно-видовом уровнях, с другой - отыскать группы насекомых, пригодные для индикации режима влажности почв. Одной из таких групп предположительно являются зубатые моли рода *Micropterix* [140].

#### 4.2. Изменение уровня ионизирующей радиации

Нарушение радиационного режима — практически единственный вид антропогенного воздействия, влияние которого на насекомых изучалось почти исключительно в экспериментальных условиях. Однако многообразие схем опытов, включая вынос источника излучения в естественные сообщества и долгосрочные наблюдения за их изменением под влиянием радиации, позволяет подробно анализировать ответные реакции насекомых на всех уровнях их проявления.

Составление настоящего раздела значительно облегчилось недавним выходом в свет сводок "Действие ионизирующей радиации на биогеоценоз" [78] и "Дикие животные в глобальном радиоэкологическом мониторинге" [265].

##### Ответные реакции насекомых на организменном уровне

Насекомые обладают сравнительно высокой радиорезистентностью:  $DL_{100}$  для имаго большинства видов находится в пределах 80–200 кР. В процессе онтогенеза радиочувствительность снижается: наименее устойчивы эмбрионы ранних стадий развития, наиболее устойчивы куколки [78].

Внешнее облучение снижает репродуктивный потенциал самок, замедляет развитие и нарушает процесс линьки. Например, дозы 0,05–5 кР  $\gamma$ -излучения не влияют на выживаемость тли *Aphis fabae*, но существенно уменьшают плодовитость (10–30 гР — в 1,5–2 раза; 50 гР — в 3 раза).

Наибольшее число морфологических нарушений возникает при облучении эмбрионов до начала органогенеза; у личинок даже сублетальная доза вызывает гистологических изменений [78]. У тли *A. fabae* рождение уродливых личинок наблюдается при дозах 2 кР и выше [212].

Помимо внешних источников, дозы облучения насекомых могут получать при поступлении радиоизотопов в организм вместе с пищей. Однако крайне низкий уровень излучения вряд ли оказывает существенное воздействие на жизнеспособность особей. Накопление радионуклидов насекомыми, как правило, рассматривается в аспекте их биогенной миграции. Так, почвенные беспозвоночные играют ведущую роль в процессах миграции  $^{90}\text{Sr}$ ; значение листогрызущих личинок насекомых в этом процессе существенно меньше. При этом на первом трофическом уровне доля Sr, накапливающегося в первую очередь в мышцах и нервной системе по отношению к Ca уменьшается; концентрация Sr отме-



чена у хищников и некрофагов. Концентрация  $^{137}\text{Cs}$  в тканях насекомых значительно ниже, чем в почве; этот изотоп быстро выводится из организма и на жизнеспособность насекомых практически не влияет [78, 265].

Важный аспект биогенной миграции радионуклидов – вынос почвы роющими животными. Особую роль в этом процессе играют общественные насекомые – муравьи и термиты. При этом происходит не только перераспределение, но и накопление отдельных элементов (за счет концентрации в гнездах различных биогенных материалов) [78].

Перенос насекомыми радионуклидов на значительные расстояния описан для мигрирующих совков *Phlogophora meticulosa*, загрязненных продуктами распада урана во время чернобыльской аварии весной 1986 г. и собранных в начале мая на свет в Финляндии. Отметим, что аналогичное загрязнение особой природных популяций оседлых видов наблюдается в зонах выпадения радиоактивных осадков: после чернобыльской катастрофы в окрестностях Хельсинки были собраны совковидки *Achlya flavicornis* и пяденицы у *Lucia hirtaria*, радиоактивные с брюшной стороны тела. Вероятно, загрязнение произошло за счет пыли, осевшей на стволах и ветках, где бабочки отдыхают в дневное время [530].

Излучение может вызывать отклонения в поведении насекомых. Для медоносных пчел облучение дозой 5 кР в полевых условиях привело к таким нарушениям поведения, которые вызвали полный распад колоний как функционального единства и через 14 суток привели к почти поголовной гибели пчел [78]. Вместе с тем интересно отметить, что облучение куколок непарного шелкопряда дозой 15 кР не влияет на реакцию самцов на феромон, так что облученные бабочки вполне конкурентоспособны [644]. У совки *Spodoptera litura* малые дозы облучения не влияют на частоту спариваний; при стерилизующих дозах отмечалась асинхронность ритмов спаривания, в результате чего снижалась конкурентоспособность облученных самцов [596]. При облучении дозами 10–40 кР огневки *Ephesia calidella* не обнаружено отличий от контрольных самцов по интенсивности лега; облученные и контрольные самки обладали одинаковой аттрактивностью [336]. Ранее для яблонной плодовой жоржки отмечалось уменьшение электроантеннографического ответа на феромон при воздействии обычной стерилизующей дозы (30–40 кР) [313].

Ответные реакции насекомых на популяционно-видовом уровне. Из нарушений пространственной структуры популяций под действием радиации описано лишь изменение вертикального распределения почвообитающих видов: при внесении в почву радиоизотопов глубина проникновения в нее насекомых уменьшается [78].

Изменение возрастной и половой структуры популяций насекомых под влиянием радиации, по-видимому, не исследовано. Вопросам индуцированного мутагенеза у насекомых посвящена обширная литература, анализ которой не входит в наши задачи, хотя изменение генетической структуры популяций, бесспорно, следует рассматривать как один из наиболее важных эффектов воздействия ионизирующей радиации. К сожалению, экстраполяции получаемых в лабораторных экспериментах результатов на природные популяции весьма затруднена. Не вполне ясно, какое влияние уровень радиационного фона (например, на участках с повышенным содержанием естественных радионуклидов) может оказать на процессы эволюции насекомых. Эти вопросы нуждаются в дальнейшем изучении.

Изменения численности под воздействием различных доз излучения описаны для многих групп как почвенных насекомых, так и обитателей древесно-кустарникового яруса. Полученные результаты позволили разделить насекомых исследованных сообществ на 2 группы: экологически радиочувствительную и экологически радиорезистентную. К первой относится большинство растениеядных насекомых, их паразитов и хищников. Вместе с тем при некоторых дозах облучения численность филофагов может возрастать в 20 и более раз [78]. При этом возрастание плотности популяций объясняется как изменением биохимических характеристик кормового растения, так и стимулирующим эффектом малых доз радиации (0,05 кР для *Aphis fabae* [212]). Для почвенной мезофауны также характерно значительное уменьшение численности и биомассы при загрязнении радионуклидами [78, 148, 248].

К экологически радиорезистентной группе относятся насекомые, питающиеся органическими остатками. При загрязнении почвы  $^{241}\text{Am}$  ( $1,5 \text{ гБк/м}^2$ ) численность личинок пластинчатогоусых жуков (*Scarabaeidae*) не изменилась, хотя биомасса уменьшилась в 2,2 раза [148]. В большинстве случаев не отмечается достоверных различий в численности насекомых, легко перемещающихся на значитель-

ные расстояния и не привязанных к экспериментальному загрязненному участку [71, 248], хотя повышенное содержание тория и урана может вызывать 2-3-кратное снижение плотности популяций стафилиноид и жужелиц [249, 250]. Особый интерес представляет изучение сообществ насекомых в районах с естественным повышенным уровнем радиационного фона.

Отвечные реакции насекомых на системном уровне. Различная радиочувствительность отдельных компонентов биоценоза определяет ряд экосистемных нарушений, возникающих при хроническом облучении: рассогласование сроков развития отдельных видов и общее нарушение фенологии, нарушение трофических цепей, в частности в системах "паразит - хозяин", и некоторые другие [78, 141].

Интересное наблюдение касается изменения конкурентоспособности видов-двойников *Drosophila melanogaster* и *D. simulans*. В контроле в смешанной популяции *D. simulans* вытесняет *D. melanogaster* после 13 недель совместного содержания, однако при хроническом облучении интенсивностью 4,3 рад/ч картина изменяется на противоположную [361]. Этот эксперимент показывает, в частности, один из возможных путей перестройки сообщества под влиянием антропогенных факторов.

Обзор опубликованных материалов по влиянию ионизирующей радиации на природные популяции насекомых показывает, что соматические эффекты в настоящее время описаны гораздо более подробно, чем генетические. Наибольший интерес, по нашему мнению, представляет изучение генетики природных популяций, подвергающихся постоянному облучению. В условиях повышенного фона возможен переход популяции на более высокий уровень радиорезистентности; анализ подобных процессов представляет как теоретический так и практический интерес. Особенно важна при этом возможность привлечения многочисленных экспериментальных данных для объяснения механизмов наблюдаемых явлений.

#### 4.3. Изменение электромагнитных параметров среды

В настоящее время электромагнитные поля вошли в число факторов, постоянно действующих на все живые организмы. Особенно значительным это воздействие оказывается в больших городах и под высоковольтными линиями элект-

тропередач (ЛЭП). В городских условиях выделить влияние электромагнитных полей весьма сложно, так что основные результаты в природных условиях получены под действующими ЛЭП или под их макетами. Развитие сетей ЛЭП побуждает исследователей к определению характера их воздействия на экосистемы с целью определения возможностей использования земель под ними.

Естественные электромагнитные поля оказывают большое влияние на онтогенез позвоночных животных [124]; для насекомых подобные исследования нам неизвестны. Электромагнитные поля, по крайней мере для некоторых видов насекомых, представляют информационную ценность, обеспечивая их ориентацию в пространстве [299] и во времени: при наложении на улья статического магнитного поля напряженностью 500 Э в течение первой недели наблюдается дезориентация пчел, затем ориентация во времени постепенно восстанавливается [498]. Кроме того, некоторые виды общественных насекомых (например, пчелы) используют низкочастотные электрические поля в системе внутригнездовых коммуникаций [99].

Действие электрического поля на насекомых, как правило, объясняют возникновением электрических разрядов в моменты контакта особей друг с другом либо с токопроводящими поверхностями (в первую очередь — с имеющими шаговый потенциал) за счет наведенных в их теле токов [40, 357]. Согласно другой точке зрения, механоэлектрические взаимодействия зарядов на различных частях тела насекомого, отдельных щетинках и т.п. с внешним полем могут приводить к длительному возбуждению механорецепторов и, как следствие, к различным нарушениям этого физиологических реакций [99, 101 198].

Морфофизиологические изменения у насекомых. На продолжительность развития насекомых электрические поля, по-видимому, не влияют. Аномалии развития отмечены у мух *Drosophila virilis* при экспозиции куколок в электрическом поле постоянного тока высокого напряжения [597] и не зарегистрированы у пчел и тутового шелкопряда [40, 198]. На продолжительность жизни насекомых электромагнитные поля, напротив, оказывают существенное влияние. Для *Drosophila melanogaster* продолжительность жизни с

после экспозиции в поле напряженностью  $E$  в течение времени  $T$  может быть определена по формуле:

$$t = \frac{Const}{T \cdot E^n}$$

где  $Const \sim 10^{14}$ ,  $n \sim 6$  [651]. С другой стороны, у пчел неоднородные статические магнитные поля увеличивают продолжительность жизни на  $>.60\%$  [519]. Электрический ток может влиять также на физиологические механизмы фотопериодической реакции [304].

Электрические поля замедляют прирост насекомых, вызывая статистически достоверное уменьшение массы личинок и куколок различных видов [197, 198], а также влияют на изменения морфологических показателей рабочих пчел в течение сезона, замедляя, по сравнению с контролем, увеличение длины коготка и 3-го тергита брюшка и вызывая уменьшение длины крыла [40, 99].

Некоторые морфологические нарушения у пчел были вызваны УВЧ-излучением (с частотой  $40,68 \pm 0,81$  МГц) [3]; интерпретация этих фактов затруднена недостаточной изученностью вопроса.

Изменение поведения насекомых. У общественных насекомых электрическое поле, как правило, повышает агрессивность рабочих особей [461]. При этом у муравьев на поверхности муравейника при наложении поля  $900$  В/см (частота  $50$  Гц) в результате нападения друг на друга наблюдается гибель части насекомых [100]. Угнетается общая двигательная активность муравьев и летная активность пчел [519]. Изменяется внутригнездовой микроклимат муравейников [100] и ульев [97, 99]. В ульях на  $0,1-0,3\%$  повышается температура, на  $0,05-0,1\%$  возрастает концентрация углекислого газа (значения получены для поля напряженностью  $1,5-2$  кВ/м) [99]. Возможность, именно с этими изменениями связано повышение гибели пчел во время зимовки. В ульи, расположенные под ЛЭП, пчела приносит в среднем  $19,6$  мг нектара, а в контрольные (на расстоянии  $55$  м от ЛЭП) —  $28,8$  мг. Если под ЛЭП заземлить крышу улья, указанные величины станут одинаковыми [97, 98].

Поля с напряженностью  $20$  кВ/м и более затрудняют полет насекомых, вызывая у них наблюдаемую визуально вибрацию антенн и крыльев [199]. Вибрации частей тела и

даже появление неестественных конвульсивных прыжков наблюдались в различных экспериментах с прозофилами [652] и с тараканами [200]. Имитируя приближение к проводам ЛЭП, удалось показать, что даже на уровне земли под проводами полю может блокировать двигательную активность прозофил, то есть ЛЭП может задерживать перемещения этих насекомых [652]. Однако наблюдения, проведенные в полевых условиях, показали, что под ЛЭП-500 численность летающих вблизи земли насекомых не снижается. Однако при приближении к проводам некоторые насекомые теряют способность к полету и падают на землю; другие (например, крупные бабочки) явно избегают подлетать к проводам [200].

При увеличении напряженности поля до 40 кВ/м у мух наблюдалось возбуждение, а в полях 324-410 кВ/м - парализация. Двигательная активность насекомых восстанавливалась в течение нескольких минут при быстром отключении поля. Если поле не отключали или продолжали увеличивать его напряженность, насекомые погибали [650].

Различные насекомые отличаются по чувствительности к электромагнитным полям. Например, в Т-образном лабиринте тараканы и гусеницы сибирского коконопряда избегают поля, превышающего 10 кВ/м, а жуки не реагируют на поля напряженностью < 50 кВ/м [197].

9344. Электромагнитные поля могут влиять и на более сложные формы поведения. Обзор реакций различных групп двукрылых, несмотря на противоречивость имеющихся описаний, позволяет сделать вывод о высокой чувствительности этих насекомых к изменениям характеристик поля [12]. Включение поля на короткое время резко увеличивает долю летающих комаров; аналогичная реакция наблюдается и при выключении поля. Напряженность поля модифицирует поведение: при 10 кВ/м и выше тормозятся полеты (при 20 кВ/м - до нуля), сокращается число попыток кровососания (при 40 кВ/м - до нуля). Поле 30-60 кВ/м увеличивает число чистящихся особей; свыше 60 кВ/м - вызывает падение комаров на дно садка. Реакции самцов и самок при этом не различаются. При повторных включениях доля реагирующих особей постепенно уменьшается; исходная чув-

ствительность (в зависимости от напряженности поля и времени экспозиции) восстанавливается через 10-60 мин [201, 202].

Описанные явления позволили исследователям предположить, что электрические поля могут быть использованы для управления поведением насекомых [196]. Предлагается использовать поля высокой напряженности для уничтожения вредителей (например, в ловушках) [650] либо для создания барьерных заградительных устройств [652].

Распределение насекомых под линиями электропередачи (ЛЭП). Изменение численности насекомых под ЛЭП изучено фрагментарно. В частности, здесь отсутствует короед-гравер (*Pityogenes chalcographus*), который встречается в лесу на расстоянии 30 м от линии; снижается общая численностьксилобионтов; с 55 до 31% уменьшается доля поврежденных листьев берез, а среди зарегистрированных повреждений с 50 до 90% возрастает численность минералов [70]. Важной методической ошибкой указанного исследования мы считаем прямое сравнение деревьев, растущих в лесу и на просеке под ЛЭП; контролем здесь может служить лишь просека без ЛЭП. Все отмеченные выше различия могут быть связаны с изменениями других факторов (освещенности, температуры), а не с наличием электрических полей. Зарегистрировано также уменьшение численности кузнечиков *Desticus verrucivorus* под ЛЭП-110 и ЛЭП-500, причем различия максимальны в утренние часы и сглаживаются к середине дня [102]. Поскольку суточные колебания напряженности полей вряд ли характерны для ЛЭП, можно предположить, что обнаруженные различия (по крайней мере частично) определяются действием других факторов.

При тщательном исследовании динамической плотности различных групп насекомых под ЛЭП в лесостепных районах Томской и Курской областей не обнаружено никаких корреляций с напряженностью электрического поля. Этот вывод подтверждается как при анализе трансекты с сверхкопанной почвой (искусственно выравненные биоценоотические условия), так и при изучении влияния макета ЛЭП на энтомофауну [197].

Таким образом, установлено, что сильные электромагнитные поля могут существенно влиять на жизнеспособность и поведение насекомых. Интерес может представлять изучение воздействия на насекомых слабых полей, сопоставимых по интенсивности с теми, с которыми насекомые сталкиваются в естественных условиях.

#### 4.4. Пылевидные выбросы

Попадающие в воздушную среду твердые частицы (пыль, зола) влияют на насекомых непосредственно либо через изменение качества пищи. Наблюдаемые реакции при этом зависят от происхождения пыли, то есть ее состава и свойств. Экологически существенные воздействия пыль оказывает в двух основных направлениях: изменение pH среды (преимущественно в сторону щелочной реакции) и накопление в среде металлов (преимущественно тяжелых) [22].

Пыль как минерального, так и растительного происхождения разрушает восковой слой эпикутикулы, приводя к гибели насекомых, причем смертность обратной пропорциональна размерам пылевых частиц [350]. При увеличении дозы CaO, применявшегося для воздействия на амбарных жуков *Sitophilus oryzae* и *Rhizopertha dominica*, смертность возрастала до 100% при дозе 1 г оксида на 100 г риса [346]. Инсектицидным действием обладает и пыль природного происхождения, например, вулканический пепел. Основной причиной гибели насекомых является потеря воды, сопутствующей - закупорка дыхалец. В условиях эксперимента у сверчка *Gryllus domesticus* и таракана *Periplaneta americana*, содержащихся на вулканическом пепле, через 28-35 ч погибло 50% особей при отсутствии смертности в контрольной группе [410].

Запыление листьев кормовых растений отрицательно сказывается на питании открытоживущих гусениц чешуекрылых: замедляется прирост, резко возрастает смертность от закупорки кишечника [16]. Аналогичные результаты получены в экспериментальных условиях - при выкармливании гусениц на листьях, опудренных оксидами различных металлов [94, 95].

На пространствах Центральной Европы существенное влияние на экосистемы оказывают пылевые известковые выбросы. Наиболее четко реагируют на них (вероятно, за

9344  
9



счет изменения кислотности среды) почвообитающие насекомые. В частности, максимальная плотность личинок галлиц (*Cecidomyiidae*) обнаружена на расстоянии 5 км от завода стройматериалов, в зоне умеренного загрязнения. При этом различные виды галлиц демонстрируют различные типы реакций, а их характер зависит от состава растительных сообществ [266]. Аналогичная картина описана и для ногохвосток [176]. От загрязнения наиболее сильно страдают виды, обитающие в подстилке и верхних слоях почвы; для населения более глубоких слоев условия существования могут даже улучшаться [163]. В зоне сильного загрязнения среды цементной и известковой пылью резко уменьшается численность жуков, однако возрастает обилие открытоживущих фитофагов [564]. В частности, для моли-чехлоноски *Coleophora fuscedinella* в Верхней Силезии обнаружена положительная корреляция между плотностью популяции и количеством оседающей пыли [376].

Аналогичным влиянием на эпигейную фауну характеризуется и магнезийская пыль. Вблизи источника выбросов количество видов жуков уменьшается в ~2 раза, причем в загрязненной зоне преобладают мелкие крылатые виды с дневной активностью (*Notiophilus*, *Harpalus*, *Amara*, *Anisodactylus*). На контрольных участках, напротив, обитают главным образом крупные бескрылые жуки, активные в ночные часы (*Carabus*, *Abax*, *Molops*, *Platynus*, *Patrobius*) [193].

Весьма интересными в этой области являются проблемы прямого и опосредованного (через изменения микроклимата) влияния прозрачности воздуха на развитие и поведение насекомых, а также выяснение причин, способствующих возрастанию численности фитофагов с ростом запыленности при явно неблагоприятном воздействии на них загрязненного корма.

#### 4.5. Изменение параметров природной освещенности

Световой режим для многих видов насекомых является важнейшим экологическим фактором, регулирующим процессы диапаузы. Не вызывает сомнения, что наличие искусственного освещения оказывает воздействие на видовой состав и особенности экологии многих групп насекомых, однако этот вопрос до сих пор практически не изучен.

Отмечено, что развитие дрозофилл при освещенности 2500 лк происходит на 5% быстрее по сравнению с контролем [547]. Источники искусственного света нарушают ориентацию насекомых, подчас приводя к их массовой гибели [19]. Считается, что крупные населенные пункты могут играть роль гигантских "светоловушек" [66]. С другой стороны, в городах концентрация бабочек приводит к локальному повышению численности гусених и к эпизодическому массовому уничтожению листьев на близлежащих деревьях [268].

Интересные эффекты вызывают у насекомых излучения лазера. При воздействии световыми импульсами гелий-неонового лазера (длина волны 632,8 нм, дозы 60, 120, 240 Дж) на вредящего запасама зерна и других продуктов кашошонника *Prostephanus truncatus* наблюдалась высокая смертность особей и нежизнеспособность потомства, оставленного выжившими жуками [566]. Облучение рубиновым лазером мух *Drosophila melanogaster* замедляет развитие и повышает смертность, однако не влияет на соотношение полов в F<sub>1</sub> [460].

В целом влияние антропогенных нарушений освещенности на природные популяции насекомых изучено недостаточно; имеющиеся материалы отражают преимущественно практический аспект рассматриваемой проблемы — привлечение различных видов к искусственным источникам света [66].

#### 4.6. Изменение параметров звуковых колебаний во внешней среде

Акустические сигналы играют важную роль в обеспечении внутривидовой коммуникации насекомых, в связи с чем дисфония может оказывать влияние на различные аспекты их поведения. Имитация брачных звуковых сигналов используется для сбора медведок [319]; эффективность подобных ловушек повышается вдвое при повышении интенсивности призывного сигнала на каждые 6 дБ, но такой результат возможен, пока интенсивность сигнала не превышает естественную более чем на 38 дБ [96, 103]. Описано сокращение численности вредящих рису цикадовых путем нарушения их коммуникации с помощью искусственных звуковых сигналов [585].

Акустические сигналы виброизлучателя, имитирующие пение пчелиной матки, тормозят двигательную активность

пчел. Воздействие акустических колебаний частотой 600 Гц, воспринимаемых пчелами через вибрацию субстрата, также эффективно тормозит их двигательную активность [96].

Моделирование ультразвуковых сигналов экоцирующих летучих мышей позволяло отпугивать бабочек совок и кукурузного мотылька [353]. Однако проблема акустических репеллентов в целом практически не разработана [103].

Звук может оказывать влияние на продолжительность развития дрозophil [547]; для других насекомых подобные сведения отсутствуют.

## 5. КОРЕННОЕ ЦЕЛЕНАПРАВЛЕННОЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМ

### 5.1. Урбанизация

Городские агломерации – своеобразные “фокусы” антропогенного воздействия на биосферу, районы наиболее интенсивных преобразований экосистем. Опережающий рост городского населения, качественные преобразования городских поселений – возникновение агломераций – и многие другие факторы вызывают повышенный интерес исследователей к различным аспектам экологии городов.

Специфика экологии города неоднократно служила причиной обсуждения вопроса о применимости понятия “экосистема” к совокупности живых организмов городского района. Большинство исследователей признают, что город – специфическая экосистема, отличающаяся от естественных сообществ, в первую очередь, крайне низким уровнем развития продуцентов и деструкторов. Существование городской экосистемы возможно, если человек берет на себя эти функции – то есть обеспечение продовольствием и удаление отходов; в этом плане город как бы “паразитирует” на окружающих экосистемах [171, 627]. Город оказывает значительное влияние на все параметры среды обитания. Особенно существенным с точки зрения рассматриваемой проблемы можно считать воздействие на климат: эффект “горячего острова” и некоторые другие специфические явления [162], которые могут прямо влиять на выживаемость насекомых [533].

В городах в той или иной степени выражены практически все описанные ранее эффекты различных антропогенных воз-

действий, в первую очередь – загрязнения воздуха, воды и почвы. Многообразие источников выбросов и особенности их размещения определяют чрезвычайно пеструю картину загрязнения городских территорий [56, 598, 627]. Общая мозаичность ландшафта – одна из важнейших особенностей города как среды обитания животных.

Изученность городской энтомофауны. Интерес к изучению насекомых городских местообитаний возник, по-видимому, на уровне XVI века и в течение долгого времени касался лишь синантропных видов. В начале XX века появляются публикации по различным группам насекомых, живущих вне домов – в садах, парках, скверах города. Их обобщение позволило уже в 1938 г. выделить основные черты специфики города как среды обитания насекомых и сформулировать некоторые закономерности формирования городской энтомофауны [655]. На XI Международном энтомологическом конгрессе (Вена, 1960) был организован симпозиум по энтомофауне крупных городов; эта тема рассматривалась на симпозиумах по городской экологии в Лейпциге (1981, 1983, 1985 гг.), на симпозиуме “Животные в условиях города” (Варшава, 1979 г.) и многих других национальных и международных конференциях. Главной темой XI Интернационального симпозиума по энтомофауне Средней Европы (Гога, 1986) было изучение насекомых городских и индустриальных ландшафтов. Основные итоги исследования городской энтомофауны подведены в сводках В. Klausnitzer [480, 482]; в последней монографии особую ценность представляет список литературы, включающий 2080 названий.

#### Классификация местообитаний насекомых в городах.

Несмотря на явную мозаичность местообитаний, в пределах города можно выделить несколько зон, различающихся по их заселению отдельными группами насекомых.

В немецкоязычной литературе принято подразделение города на 4 зоны.

1. Небольшие дома (на 1–2 семьи) с садами на периферии города.
2. Закрытые кварталы жилых зданий с парками, аллеями и садами.
3. Закрытые кварталы с озелененными дворами.
4. Закрытые кварталы с бетонированными либо асфальтированными дворами, на которых могут присутствовать отдельные деревья и рудеральная растительность [553].

Сходная классификация использовалась при анализе сообществ булавосусых чешуекрылых в бразильском городе Порту-Алегри [579]. В качестве ключевого фактора использовалась площадь проективного покрытия растительности.

1. Периферические районы многоэтажной застройки: растительностью покрыто >40% территории.

2. Районы смешанной застройки: растительностью покрыто от 20 до 40% территории.

3. Центральные районы многоэтажной застройки: растительностью покрыто <20% территории.

Более эклектичным представляется подразделение, принятое в цикле исследований видового состава энтомофауны Варшавы [558]: пригород; окраина города; парки; озелененные дворы; центр города. Степень озеленения, учитывающая характер насаждений, применялась и другими исследователями для выделения на городской территории сопоставимых местообитаний [463]. При этом учитывается скорее степень антропогенного воздействия, нежели пространственное распределение биотопов.

Районирование города может основываться также непосредственно на анализе заселенности отдельных районов исследуемыми группами. В частности, при изучении беззубых молей на территории Ленинграда обнаружены участки сплошного, сетчатого и очагового распространения, а также не пригодные для заселения рассматриваемыми видами [142].

В пределах каждой из зон можно выделить значительное количество местообитаний, существенно различающихся по своим характеристикам. В частности, с жилищами человека связаны не только синантропные виды, но и весьма специфические комплексы обитателей подвалов [474]. При этом обитатели подвалов обнаруживают тесные связи с пещерной фауной: например, в подвалах Варшавы и других городов Центральной Европы найдена жуужелица *Trechus austriacus*, в естественных условиях встречающаяся в пещерах [389]. Отличия от пещерной фауны заключаются, в первую очередь, в преобладании хищных форм (в пещерах доминируют детритофаги) [483]. При этом из приведенных данных видно, что видовое разнообразие фауны подвалов зависит лишь от срока постройки здания и не связано с их объемом либо площадью.

Значительное число публикаций посвящено изучению синантропной фауны и мерам борьбы с насекомыми-обитателями жилищ человека, однако их анализ выходит за рамки нашего

обзора. Необходимые материалы по синантропным видам можно найти в сводках [454, 480, 482].

Другой специфический биотоп — крыши домов и иных построек, которые в Западной Европе, судя по публикациям, часто бывают покрыты слоем песка, гравия и наносной земли. На гравийной крыше в центре Лейпцига ловушками собрано ~150 видов насекомых. По числу видов (60) наиболее разнообразны жуки; доминируют пилюльщик *Simplocaria semistriata* (27,2%) и жужелица *Bembidion quadrimaculatum* (21,8%) [489]. Аналогичные характеристики имеет сообщество членистоногих на песчаных крышах, где среди жуков преобладают стафилиниды (25 видов). У некоторых видов на крыше найдены не только имаго, но и личинки, что дает основания предполагать существование независимых популяций. При этом на крышах встречаются далеко не все виды, найденные на земле вблизи дома. В частности, обычная в центре Лейпцига жужелица *Calathus melanoscephalus* на крышах не найдена [481]. На крышах старых зданий Берлина, где возникают специфические травяные сообщества, встречаются даже прямокрылые [393].

Насекомые способны существовать в экстремальных условиях, заселяя даже бетонные вагоны в асфальтированных дворах в центре города. В Лейпциге в таких вазонах собрано 12 видов жесткокрылых, обычных обитателей года рода [484].

Своеобразная термофильная энтомофауна, насчитывающая ~90 видов, формируется на старых городских стенах [469]. Сходные комплексы видов, заселяющие увитые плющом фасады зданий, детально исследованы в Западном Берлине [495].

Наиболее важным средообразующим фактором для значительного числа видов насекомых являются городские зеленые насаждения. При этом насаждения различных типов находятся в неодинаковых условиях по отношению к загрязнению воздуха [175] и, как следствие, по-разному заселяются насекомыми. Наиболее удачным представляется разграничение простых 1-2-рядных уличных фасадов, сложных уличных насаждений, скверов и парков (лесопарков) [160].

Более дробная классификация [480, 482] основывается преимущественно на физиономических характеристиках местобитаний, а отнюдь не на специфике энтомокомплексов; практического применения при анализе городской энтомофауны подобные классификации пока не нашли.

### Состав зеленых насаждений и разнообразие насекомых.

Флора крупного города, как правило, отличается значительным разнообразием. Например, в административных границах Москвы найдено ~900 дикорастущих видов, в центре города — ~350. Значительную роль играют интродуцированные и заносные виды; доля последних составляет от 2–5% видового состава в парках и лесопарках до 40% на свалках, железнодорожных станциях и в некоторых других местообитаниях [324]. При этом при озеленении городов предлагается создавать сложные, многоярусные, многовидовые растительные сообщества на основе видов местной флоры [118], что должно способствовать формированию богатых видами комплексов фитофагов.

Вновь создаваемые зеленые насаждения засеваются, в первую очередь, за счет случайной миграции из соседних местообитаний: для некоторых видов большое значение имеет завод с посадочным материалом, землей, удобрениями и т.п. [112]. При этом наибольшее число видов насекомых, как правило, связано с растениями местной флоры; многие интродуценты, по крайней мере в первые десятилетия, насекомыми практически не засеваются [205, 311, 312, 458]. В дальнейшем фауна интродуцентов формируется почти исключительно на основе местных видов, как это показано, в частности, для *Platanus hybrida* в Гамбурге [549]. Однако есть и исключения: в частности, вслед за используемым при озеленении плаганом по Европе распространилась моль-пестрянка *Lithocolletis platanii* [476]. Точно так же вслед за сиренью практически по всей Европе расселилась моль-пестрянка *Caloptilia syringella* [478], а вслед за декоративным рододендромом — американская цикада *Graphocerphala fennahi* [549].

Следует учитывать, что в городских условиях наличие разнообразной растительности само по себе не обеспечивает видového разнообразия фитофагов. В частности, в ботаническом саду в центре Варшавы видовой состав минирующих мух сильно обеднен, несмотря на наличие разнообразной кормовой базы. Считается, что роль лимитирующего фактора в этом случае играет загрязнение воздуха [544].

Обеднение видового состава насекомых, питающихся хвоей ели, в условиях Ленинграда связывают с тем, что хвоя обычно покрыта слоем пыли и практически недоступна (за исключением прироста текущего года) для открытоживущих фитофагов с грызущим ротовым аппаратом [327].

С разнообразием растений связано не только количество фитофагов, но и обилие посетителей цветков. С ростом числа видов цветущих растений увеличивается число видов шмелей [31], а наличие в городах цветников со значительным количеством экзотических растений создает благоприятные условия для некоторых булавоусых чешуекрылых, не привязанных к определенному биотопу [177, 509, 578].

В заключение можно отметить, что по мнению некоторых исследователей [485] город может оказывать существенное влияние на темпы адаптивных процессов в системе "фитофаг-кормовое растение" за счет быстрого изменения отдельных характеристик растений, приспособляющихся к изменяющимся условиям городской среды.

Таксономический состав городских насекомых. Фаунистические списки – исходный документ любого комплексного исследования. К сожалению, неравномерная изученность отдельных регионов и таксономических групп не позволяет создать целостный облик городской энтомофауны. Многочисленная иностранная литература, опубликованная на 1986 года, обобщена в сводке В. Klausnitzer [482], построенной по систематическому принципу. Из числа более поздних работ укажем на списки сеноедов Берлина, включающие 63 вида [463], 20 видов оргоптероидного комплекса из различных районов Лейпцига [570], 78 видов стафилинид с придорожных газонов Лейпцига [623], 85 видов паразитов тлей из Праги [611] и 63 вида булавоусых чешуекрылых из Порту-Алегри [580, 581].

В 1987 г. вышел из печати очередной 42-й том "Meningabilia Zoologica", посвященный структуре энтомофауны Варшавы и влиянию урбанизации на сообщества наземных беспозвоночных. Он включает сводки по многохвосткам [617], листоедам [649], цикадкам [379], совкам [663], складчатокрылым и роющим осам [601, 602]. Все указанные работы выполнены по единому плану и содержат списки видов, обнаруженных в парках, в жилых районах и в уличных насаждениях.

В последние годы опубликованы списки сетчатокрылых городов Дальнего Востока [172], жуков и некоторых других герпетобионтов из Тбилиси [225], Казани [329] и Уфы [184]. Необходимо особо отметить серию работ по фауне и экологии прямокрылых [251-253], булавоусых чешуекрылых [255] и шмелей [31] Новосибирского академ-



городка. Комплексное исследование малого города, принятое в рамках программы "Экополис" учеными МГУ, к сожалению, почти не затронуло насекомых; опубликован лишь список булавоусых чешуекрылых г. Пушкино [177]. В целом следует признать, что изучение энтомофауны городских территорий в СССР находится в зачаточном состоянии.

Экологические градиенты и особенности распространения насекомых в городах. Несмотря на отмечаемую практически всеми исследователями мозаичность городских местобитаний, в большинстве работ обсуждается изменение энтомофауны по "градиенту урбанизаций", вслед за более-менее градуальными изменениями основных экологических факторов.

Для изучения подобных градиентов наиболее пригоден метод трансект. В г. Порту-Алегри изучали изменение состава сообществ булавоусых чешуекрылых вдоль 4 главных улиц 5-6 км длины, идущих от периферии к центру города. Показано, что расстояние от центра города по-разному влияет на представителей различных семейств: у белянок при приближении к центру сильно уменьшается обилие при сохранении прежнего числа, видов, а у парусников, напротив, резко обедняется видовой состав [577].

Метод трансект может быть применен далеко не для всех групп насекомых, в связи с чем понятие "степень урбанизации" даже в рамках одного исследования остается весьма расплывчатым. В связи с этим представляет интерес предложение [487] использовать количественную меру урбанизации - лесо-пустынный (arboreal-eremial) градиент. Для этого исследуется локальная фауна типично лесного (А) биотопа, для которой определяется доля каждого вида в сообществе ( $P_{Ai}$ ); аналогичные данные ( $P_{Ei}$ ) получают для типичной "каменной пустыни" центра города. Затем в каждой исследуемой локальной фауне (с номером  $i$ ) определяют представительство лесных ( $I_{Ai}$ ) и пустынных ( $I_{Ei}$ ) видов:

$$I_{Ai} = \frac{\sum_j P_{ij} \cdot P_{Aj}}{\sum_i (P_{Aj})^2} \quad I_{Ei} = \frac{\sum_j P_{ij} \cdot P_{Ej}}{\sum_i (P_{Ej})^2},$$

где  $P_{ij}$  - представительство (в долях от единицы)  $j$ -го вида в исследуемом сообществе;  $P_{Aj}$  и  $P_{Ej}$  - то же для типичных лесного и городского биоценозов. В центре города  $I_{Ei} = 1$ , в лесу  $I_{Ai} = 1$ . Тогда градиент урбанизации для

конкретного городского биогеоценоза можно определить как разность указанных коэффициентов:  $G_{AEi} = I_{Ei} - I_{Ai}$ .

Закономерности изменения практически всех изученных комплексов насекомых по нарастанию градиента урбанизации однотипны и заключаются, как правило, в уменьшении обилия и видового разнообразия, смене структуры доминирования (переход к монодоминантным сообществам), возрастании доли ксерофильных видов по сравнению с мезо- и гигрофильными, увеличении числа широко распространенных, экологически пластичных многоядных видов. Для сообществ фитофагов также характерно уменьшение доли грызущих и увеличение числа сосущих насекомых [480, 482, 558]. Для некоторых групп отмечается выпадение из сообществ крупных видов, однако детальное исследование размерной структуры сообществ проведено только для жуков. Показано, что с увеличением степени урбанизации исходная полимодальная кривая распределения видов и особей по размерным классам преобразуется в состоящую из 1 или 2 обособленных пиков [627].

В СССР работы по изучению популяций насекомых вдоль градиента урбанизации практически не проводятся.

Анализ особенностей распространения насекомых на территории большого города, как правило, сводится к описанию и сравнению по различным показателям различного числа локальных фаун [486, 543, 549, 570, 623]. При этом удалось установить, что для большинства изученных биогеоценозов числа видов ( $N$ ) связано с площадью местообитания ( $S$ ) строгой зависимостью:  $N = C \times S^Z$  или  $\ln N = \ln C + Z \ln S$ , где  $C$  и  $Z$  — некоторые константы. Подобная зависимость впервые была установлена для океанических островов, и ее обнаружение в условиях города показывает высокую степень изоляции локальных фаун. Интересно отметить, что рассчитанные для 9 парков г. Цинциннати (США) значения коэффициента  $Z$  (0,235 для двукрылых и 0,222 для жесткокрылых) оказались ближе к интервалу значений для островной фауны (0,20–0,35), чем для материковых местообитаний (0,12–0,17) [418]. В пригородных условиях нарастание числа видов с увеличением площади биогеоценоза происходит быстрее, чем в городе [394]. На примере жесткокрылых показана применимость положений островной биогеографии для объяснения экологического баланса видов, изменений характера доминантности, дифференциации фаун и многих других особенностей

сообществ отдельных биотопов большого города [479, 623]. Интересно отметить, что для линейных местообитаний (аллей, придорожных насаждений) число населяющих их видов жуе-лиц зависит от длины рассматриваемого участка [482]. Есть и обратные примеры: так, в Киле (ФРГ) разнообразие жуе-лиц коррелировало не с площадью, а со структурным разнообразием биотопа [587], а число заселенных пчелами искусственных гнездовий в Льеже (Бельгия) сильнее коррелировало с расстоянием от центра города ( $r = 0,65$ ), чем с площадью биотопа ( $r = 0,34$ ) [463].

Картирование распространения отдельных видов на территории города проводится чрезвычайно редко. По-видимому, единственным примером планомерного осуществления подобной программы может служить публикация 63 карт распространения булавоусых чешуекрылых в г. Порту-Алегри [580, 681]. Указанные карты составлены с шагом в 1 км; фиксировалось нахождение видов в радиусе 300 м от узловой точки. Опубликована карта распространения беззубых молей (*Eriocraniidae*) в г. Ленинграде [142]. Интересные результаты получены при анализе распространения тополевой моли-пестрянки *Lithocolletis populifoliella* в Свердловске, где границы распространения бабочек, в основном, совпали с дореволюционными границами города [77]. Судя по фрагментарной информации [41], работа по картированию местообитаний отдельных групп насекомых в городских условиях проводится в ФРГ.

Анализируя географическое распространение различных живых организмов, многие авторы проводили аналогию с сетью, в которой узлам соответствуют отдельные популяции, а перемычки символизируют связи между ними ("кружево ареала" по К.В. Беклемишеву). Внутренние участки ареала, где вид в силу тех или иных причин отсутствует, К.В. Горюков [68] предложил называть лакунами. Следуя указанной терминологии, для многих видов город может рассматриваться как лакуна, причем, как показано на примере беззубых молей [141, 142], структура такой лакуны сопоставима со структурой внешней границы ареала. Различия заключаются в масштабности процессов, типах перехода между различными участками и в направленности градиентов на границах участков.

Обратная картина наблюдается для видов, обитающих в городах вне основного ареала. Для таких видов город может рассматриваться как зона островного распространения.

Как правило, таким распространением отличаются синантропные виды либо открытоживущие представители ксерофильной фауны, так называемые "средиземноморские фаунистические элементы" [476]. Расселению подобных "сорных" видов способствует увеличение транспортных потоков: в одном самолете во время полета может находиться около 7 000 экз. насекомых [227]. Не все из них могут обосноваться на новом месте; для таких видов города представляют собой зону стерильного высеивания либо зону периодического вымирания.

Зоогеографическая структура городской фауны анализируется во многих работах, посвященных конкретным фаунистическим группам. В качестве примера приведен анализ фауны жувелиц г. Брно (Чехословакия) в сопоставлении с пригородными биотопами [626] и общий анализ энтомофауны Варшавы [558]. Во всех случаях, как уже отмечалось, в городе возрастает доля широко распространенных видов насекомых.

Специфика микроэволюционных процессов у насекомых в условиях большого города. В силу совершенно уникального сочетания пространственной изоляции, небольших разнокачественных биотопов с мозаичностью действия различных антропогенно обусловленных факторов отбора города представляют собой для насекомых уникальные "эволюционные полигоны" [482], которые, к сожалению, остаются чрезвычайно слабо изученными.

Первая попытка сопоставить материалы по эволюционной экологии насекомых в городской среде была предпринята в работе [421], где приведен подробный анализ литературы по вопросам адаптации и преадаптации насекомых, а также обобщены имеющиеся весьма незначительные данные по генетической специфике городских популяций (включая работы Н.П. Дубинина и Г.Г. Тинякова по прозофилам Москвы). За прошедшее время работы в этом направлении практически не продвинулись: можно указать лишь на исследования по адаптации булавоусых чешуекрылых к условиям города и по распространению в городах меланистических форм пенницы *Philaenus spumarius* [510] и божьих коровок *Adalia bipunctata* [109, 110, 257, 531]. На последних работах необходимо остановиться подробнее.

*A. bipunctata* – полиморфный вид, реагирующий на загрязнение воздушной среды изменением доли темных фе-

ногипов. Четко выраженной увеличением числа меланистов в центральных районах различных городов дано основания включить этот вид, наряду с чешуехрытыми *Biston betularia* и *Aramea crenata*, в перечень объектов, для которых характерен так называемый "городской механизм" [360]. Изучение популяций *A. bipunctata* на территории Ленинграда [257] и прилегающих районов [109] в целом подтвердили эту гипотезу. Подчеркнем, что цитированная работа С.О. Сергиевского и И.А. Захарова [257] — единственный известный нам пример феногеографического картирования городских территорий. Анализируя изменение популяций *A. bipunctata* в Ленинграде в 1920–1980 гг.; авторы приходят к заключению, что популяционный меланизм этого вида можно рассматривать как один из наиболее изученных примеров "техногенной эволюции" — генетических изменений структуры природных популяций в результате производственной деятельности человека [110].

Генетическая дифференциация природных популяций жуков описана в работе Steiniger (1978); полученные этим исследователем выводы о соотношении различных аллелогипов в изолированных городских биотопах обсуждаются В. Klausnitzer [482]. Сопоставление различных данных позволяет автору рассматривать эффект основателя в качестве одного из важнейших механизмов формирования специфических изолированных популяций в местообитаниях крупного города.

Предполагается, что обогащение фауны города заносными видами может привести к гибридизации форм, ранее пространственно разобщенных [482], однако подобные факты в доступной нам литературе не обсуждаются.



Приведенный анализ литературы показывает, что в последнее десятилетие наблюдается заметное нарастание интереса к изучению городской энтомофауны. При этом центр тяжести постепенно переносится с фаунистических на популяционно-экологические исследования, на анализ процессов адаптации популяций насекомых к городским условиям. Проводимое польскими зоологами комплексное изучение фауны Варшавы показало плодотворность концентрации усилий различных специалистов на выполнении подобных работ, резуль-

гаты которых могут найти широкое применение – как при биоиндикации уровней загрязнения городской среды, так и при прогнозе изменений энтомофауны осваиваемых районов. Все это показывает актуальность объединения усилий советских специалистов, занимающихся анализом городской энтомофауны, координации планов работ и, возможно, создания специальной программы исследований.

## 5.2. Автомобильные дороги и автотранспорт

Экологическая роль дорог многообразна и по отношению к насекомым изучена еще недостаточно. Дорога с асфальто-бетонным покрытием представляют собой изоляционные барьеры для многих малоподвижных форм; с другой стороны, дороги – экологическое русло, вдоль которого насекомые могут распространяться за пределы исходного ареала. Автотранспорт – источник выбросов сернистого ангидрида, оксидов азота и тяжелых металлов, в первую очередь свинца. Кроме того, значительные количества насекомых гибнут под колесами автомашин или от соударений с движущимся транспортом [48, 403, 404]. Влияние шума и (в ночное время) света фар на придорожные сообщества, по сравнению с перечисленными выше факторами, видимо, крайне незначительно и специально не изучалось.

Краткая характеристика загрязнения окружающей среды автотранспортом. Автомобильный транспорт – наиболее “грязный” из наземных транспортных средств. По данным конца 1970-х гг. он ежегодно выбрасывал в атмосферу 122,5 млн. т (воздушный – 3,4, водный – 2,1 железнодорожный – 0,5 млн. т) различных веществ [210]. При этом выхлопные газы в зависимости от характера придорожных посадок и от погодных условий могут раскочиваться на значительные расстояния – до 1–2 км [214]. Содержание тяжелых металлов (никеля, выпадающего при сгорании дизельного топлива; свинца из этилированного бензина; цинка из автопокрышек) в почвах достигает фоновых значений на удалении 25–300 м, в растениях – 50–100 м от дороги [538]. Интенсивность всех видов воздействия убывает по экспоненте, достигая фоновых значений на расстоянии 200–250 м от дороги [303].

Содержание металлов в тканях насекомых. Практически все насекомые, обитающие вблизи дорог, накапливают зна-

чительные количества тяжелых металлов. Их концентрация в тканях тела возрастает по мере приближения к обочине; особенно четко эта закономерность прослеживается для свинца. Относительное накопление цинка и меди в некоторых сообществах может значительно превосходить накопление свинца [47]. Среди фитофагов наибольшие коэффициенты накопления обнаружены у листов, пластинчатых жуков и элаковых мух [48]. Не вполне согласуются с представлениями о накоплении металлов в пищевых цепях выводы об убывании концентраций свинца в ряду сапрофаги - фитофаги - неспециализированные энтомофаги [47]. В качестве сапрофагов в указанном исследовании фигурируют мухи сем. *Lauxaniidae* (содержание металлов - до 4000 мкг/г); в растительноядных элаковых мухах (*Chloropidae*) обнаружено ~ 350 мкг/г. Коэффициент накопления свинца для жуков рода *Carabus* составляет 5,2-5,7; цинка для *Pterostichus oblongopunctatus* - около 1,4 [47]. Сходные результаты, показывающие более быстрое накопление кадмия на низких трофических уровнях, были получены ранее [638] в опытах со сверчками и пауками.

Насекомые, обитающие вблизи дороги, содержат больше тяжелых металлов: у кишных напочвенных жуков и гусениц коконопряда *Malacosoma americanum* наблюдается примерно 2-кратное увеличение содержания этих металлов, по сравнению с фоном [660], у жуков рода *Carabus auratus* и *Pterostichus curvatus* - 4-8-кратное; у стафилинида *Ocyrops olens* подобное накопление не отмечено - возможно, из-за большой подвижности жуков [181]. Вместе с тем для коконопряда (*Eriogaster lanestris*) корреляция между содержанием свинца в гусеницах и в листьях кормовых растений вблизи дорог составляет всего 0,27; для других металлов корреляция практически отсутствует (цинк - 0,14, кадмий - 0,18) [613]. С содержанием металлов могут коррелировать как морфологические характеристики особей [182, 503], так и многие популяционные характеристики. Прямое влияние повышенных концентраций свинца на насекомых не доказано [661].

Морфофизиологические изменения у насекомых. Не вызывает сомнений, что для оседлых, малоподвижных насекомых вблизи автомобильных дорог создаются весьма специфические условия существования. Адаптация к ним, по-видимому, детально изучалась только для песчаного медляка *Opatrum sabulosum*. Вблизи шоссе с потоком в несколько де-

сятков тысяч автомашин в сутки, в полосе шириной до 25 м, формируются самовоспроизводящиеся группировки этого вида, отличающиеся пониженной плотностью (в ~5 раз по сравнению с контролем), 2-кратным преобладанием самцов (в контроле соотношение полов близко к 1:1), мелкими размерами и изменением пропорций тела; при этом морфологические изменения у самок выражены более отчетливо, чем у самцов [182]. Вблизи шоссе короче период откладки яиц, выше плодовитость самок. Удлиняется как эмбриональное, так и постэмбриональное развитие (у личинок на 28,5%, у куколок на 16,5%); появляется дополнительный (седьмой) личиночный возраст. При этом личинки из придорожных биотопов, перенесенные в незагрязненную среду, развиваются медленнее контрольных; у личинок из чистых биотопов, перенесенных в полосу отвода, отмечена 100%-ная гибель [181]. Имеются отдельные указания на сходные морфофизиологические отклонения у других видов жуков (медляк малый, кравчик-головач) [155], однако в развернутом виде эти материалы не опубликованы. У жука *Harpalus affinis* в загрязненных районах появляются дополнительные щетинки на боковых краях переднеспинки; у *Pterostichus melanarius* изменяется жилкование [48]. Подчеркнем, что изучение аномалий жилкования у особей из придорожных биотопов представляет особый интерес, поскольку дискретные aberrации жилкования, выступающие в качестве маркеров генетических признаков, могут быть использованы для описания микроэволюционных изменений на загрязненных территориях.

Изменения численности насекомых в придорожных биотопах. Сравнительный анализ плотности популяций на разном расстоянии от шоссе проводился для многих групп насекомых; при этом в исследованиях различных авторов содержатся противоречивые, часто взаимоисключающие выводы. Отчасти это может объясняться различными почвенно-климатическими условиями, отличиями в структуре придорожной растительности, отчасти — несовершенством методов сбора насекомых. Сравнение полученных материалов затруднено отсутствием указаний на концентрации загрязняющих веществ в районах работ либо хотя бы на среднее число проходящих по трассе автомашин.

Практически все исследователи [156, 367, 660] указывают на увеличение численности сосущих насекомых — цикадок и тлей. Это явление, часто обозначаемое в научно-по-



пулярной литературе как "азотный пир", изучено экспериментально: показано, что стимулирующее действие поллютантов связано с изменением содержания сахаров и фенолов в кормовом растении [367]. Однако в отдельных работах [50, 666] приводятся данные о более-менее равномерном распределении сосущих насекомых и даже о снижении в 1,5-2 раза численности цикадок и тлей вблизи дорог.

Для элаковых мух вблизи дорог отмечено как 2-5-кратное уменьшение [50], так и значительное увеличение численности [127]. Последнее представляется более вероятным, так как в промышленных районах плотность популяций Chloropidae возрастает с приближением к источнику загрязнения (см. раздел 3.3.5).

Не менее противоречивы сведения о почвообитающих жесткокрылых. Для жуужелиц отмечалось, как правило, снижение численности в 1,2-3 раза [660] либо отсутствие видимых изменений [50]. В целом реакция жуужелиц на автотранспортное загрязнение видоспецифична; численность некоторых "сорных" видов (*Amara aenea*, *A. eurygota*, *A. argicaria*, *Orphnus rufipes* и др.) вблизи шоссе может возрастать [48]. Большинство авторов отмечают также снижение численности стафилинид [48], однако в отдельных случаях различия между придорожной и контрольной популяциями отсутствовали, либо численность стафилинид возрастала [156, 660]. Только в придорожных биотопах отмечены почвообитающие личинки пластинчатогоусых жуков, шелконов и долгоносиков [48].

В целом, по-видимому, можно согласиться с заключением [48], что вблизи дорог возрастает количество растениенядных (преимущественно сосущих) и убывает - количество хищных видов.

При анализе рассмотренных материалов возникает естественный вопрос о непосредственной причине наблюдаемых изменений. Установлено, что сила влияния фактора удаленности от шоссе для разных групп составляет 0,28-0,62 [50]. С другой стороны, отсутствие корреляций между численностью отдельных групп двукрылых и содержанием тяжелых металлов в экспонировавшихся вблизи шоссе пробах сфагнума позволяет предположить, что загрязнение следует рассматривать лишь как одну из причин изменения энтомофауны. Сбор значительного фактического материала и тщательная статистическая обработка позволили констатировать крайне незначительную связь первых главных компонент,

определяющих численность различных групп, с уровнями загрязнения. Это позволяет заключить, что определяющим фактором в данном случае является изменение фитоценогической обстановки [127]. У специализированных паразитов численность коррелирует только с численностью вида-хозяина [48, 49].

Гибель насекомых на дорогах. Эта проблема изучена крайне недостаточно, хотя на дорогах гибнет значительное число насекомых. Из 7700 собранных на шоссе особей 2912 принадлежало к полужесткокрылым (в том числе 2628 экз. *Pyrhocoris apterus*), 2350 – к перепончатокрылым (включая ~1500 экз. складчатокрылых ос), 1890 – к жесткокрылым (из них 894 божьих коровки) и 267 – к бабочкам. Среди последних 94 экз. относились к охраняемым видам [464]. При этом необходимо учитывать, что судя по косвенным данным, больше всего на дорогах гибнет двукрылых (в цитированной работе они были исключены из анализа). Гибель на дорогах гусениц чернушки *Erebia ottomana* и коконопряда *Macrothylacia rubi* рассматривается как причина вымирания указанных видов в некоторых департаментах Франции [562].

Частой жертвой дорожного транспорта стали шмели: вблизи поля красного клевера численность мертвых особей достигает 1 экз. на 1 м шоссе, причем эта оценка явно занижена. При этом результаты учетов дают основания говорить о селективности этого фактора по отношению к различным видам: мертвые особи *Bombus lucorum* на дороге встречаются в 1,5–2,5 раза реже, а *B. rasciolum* в 3–10 раз реже по сравнению с проведенными на поле учетами [403, 404]. За два года число погибших особей уменьшилось в 2 раза, а число видов упало с 12 до 9. Указанное уменьшение популяций шмелей автор связывает с их гибелью на дорогах [405].

\*  
\*   \*  
\*

Таким образом, многообразное влияние транспортных магистралей на насекомых можно считать доказанным, однако весьма слабо изученным. Анализ литературных данных указывает на необходимость детального описания исследуемых биотопов и четкой характеристики источника загрязнения. Наиболее актуальной задачей на настоящее время, по-видимому, можно считать анализ причин наблюдае-

мых изменений как путем строгого анализа наблюдаемых в природе ситуаций, так и за счет экспериментального анализа воздействия отдельных факторов на популяции насекомых.

### 5.3. Формирование агроценозов

Специфика агроценозов как среды обитания насекомых. Агроценозы (агробиоценозы) – сообщества организмов, возникающие в результате сельскохозяйственной деятельности человека. Расширение сельскохозяйственных площадей – быстро развивающийся процесс, в ходе которого происходит полное разрушение природных сообществ и формирование новых типов экосистем, в растительном покрове которых абсолютное преимущество получает один вид (или даже один сорт) культивируемого растения. Регуляторная деятельность человека направлена на получение всей продукции этого культивируемого вида за счет подавления остальных видов растений (сорняки) и трофически связанных с культурой фитофагов (вредители).

Подобная сельскохозяйственная практика вступает в противоречие с тенденциями развития агроценоза как экологической системы. В ходе эволюции естественных сообществ, как уже неоднократно отмечалось, их сложность (а следовательно, и устойчивость) обычно повышается, поскольку системы, состоящие из большого числа разнородных элементов, в меньшей степени подвержены колебаниям. Все мероприятия, направленные на снижение разнообразия компонентов агроценозов, а также на максимальное повышение продуктивности только одного компонента этой системы, требуют больших усилий, поскольку имеют фактической задачей подавление естественных регуляторных механизмов.

Более четкое разграничение теоретического и фактического вреда, наносимого фитофагами культивируемым растениям, и отход от "прямолинейных" методов борьбы с вредителями лежит в основе получающих все более широкое развитие методов интегрированной защиты растений. В рамках последней учитывается многоплановость роли насекомых в биоценозах и допускается некоторое повышение разнообразности агроценозов, позволяющее частично вовлечь естественные регуляторные механизмы [116, 277, 278 и др.].

### Пути и темпы формирования энтомофауны агроценозов.

Энтомофауна вновь создаваемого агроценоза формируется на основе местной фауны, сохранившейся при окультуривании земель либо вселившейся в преобразованные местообитания, и в дальнейшем пополняется в основном специализированными видами – как случайно занесенными, так и интродуцированными в рамках защитных мероприятий. Формирование специфической фауны протекает достаточно медленно, особенно при надлежашей организации карантинной службы. Так, в исторически сложившихся районах виноградарства в Азербайджане зарегистрировано 133 вида вредителей из 7 отрядов, а на новых виноградниках – в 2–3 раза меньше [302]. Аналогично формируется фауна тлей на интродуцированных растениях [42]. Доля местных и привнесенных видов для разных условий может существенно варьировать. Например, для растений, отсутствовавших в аборигенной флоре Карагандинского промышленного района, из 11 наиболее опасных видов 9 перешли с местных растений, и лишь 2 завезены человеком [238]. Во всех случаях наибольшим трофическим консерватизмом отличаются сосущие фитофаги; многоядные виды с грызущим ротовым аппаратом (жесткокрылые, гусеницы чешуекрылых) легче переходят на завезенные виды растений.

Активное вмешательство человека в процесс формирования энтомофауны может проявляться как в привлечении отдельных полезных видов (например, складчатокрылых ос *Stenomorphus murarius* и *Ancistrocerus nigricornis* и охотящихся на гусениц листоверток [174]), так и в интродукции (включая массовое разведение и выпуск в природу) естественных врагов вредителей либо сорных растений [119].

Из числа видов, разводимых на биофабриках и впоследствии выпускаемых в природу, наибольшей известностью пользуются яйцееды рода *Trichogramma*. В частности, их выпуск на капустные поля из расчета 100 тыс. особей/га позволяет эффективно регулировать численность капустной совки [165].

Увенчалась успехом интродукция в районы Причерноморья божьих коровок *Nephus geinioni* против мучнистого червеца на винограде [159], *Chilocorus kuwanae* и некоторых других – против бересклетовой щитовки *Unaspis euonymi* [113, 158]. Поскольку некоторые энтомофаги в новых местообитаниях не выдерживают условий зимовки, в системе за-

шитных мероприятий иногда применяют метод сезонной колонизации. В Молдавии в экспериментальных условиях 2-кратный выпуск личинок хищного клопа *Podisus maculiventris* (по 60-70 тыс. лич/га) позволил отказаться от 3 обработок против колорадского жука [159].

Значительное число публикаций посвящено акклиматизации и расселению в южных районах европейской части СССР листоеда *Zygogramma suturalis*, используемого для биологического подавления амброзий полынолистной и многолетней (см. [138, 280]). При изучении интродуцированных популяций этого вида обнаружено интересное в теоретическом и практическом отношении биологическое явление, получившее название уединенной популяционной волны. Массовое размножение листоеда приводит к формированию устойчивой незагущающейся волны насекомых, движущейся без изменения формы с постоянной скоростью. Фронт волны длиной 1,5 км и шириной до 10 м сферически распространяется по полю со скоростью около 3 м в сутки, оставляя за собой полностью освобожденные от сорняка участки поля. Критическая плотность популяции, при которой начиналось формирование уединенной волны, составляет около 5000 особей на 1 м<sup>2</sup> [136, 137].

Для подавления сорных растений используются фитофаги различных таксономических групп. Основным критерием отбора считается узкая пищевая специализация интродуцируемого вида, не позволяющая ему "уклониться" от основной задачи путем перехода на другие растения местной флоры. Методика подобного подбора и испытания интродуцента описана на примере усача *Megacyllene mellyi*, завозимого из Бразилии в США для борьбы с кустарником *Vaccaria neglecta*. Проверка пищевой специализации показала, что хотя для откладки яиц самка иногда выбирает другие растения, развитие личинок жука возможно только на *V. neglecta* [363]. Аналогичное обоснование выполнено для совки *Conseriola cinisigna* и огневки *Panotima* sp., которых предполагается завезти из Южной Африки в Великобританию для подавления папоротника-орляка (*Pteridium aquilinum*). Хотя тщательный подбор интродуцентов дает основания надеяться на успех, предсказать результат этой акции практически невозможно [508]. Как показано для цветочной мухи *Pegohylemia jacobaea*, завезенной в 30-х годах нашего века из Великобритании в Новую Зеландию для борьбы с крестовником *Senecio jacobaea*, вид может успешно внедриться

в природное сообщество, но из-за рассогласования сроков активности фитофага с периодом цветения кормовых растений 80-90% семян сорняка оказываются незараженными [408].

Еще одна группа насекомых, рассеяемых в агроландшафтах, - различные виды опылителей. Одним из наиболее перспективных в этом отношении видов считается пчела-листорез *Megachile rotundata*, разводимая в США в промышленных масштабах [206]. Для привлечения в агроценозы местных видов опылителей широко используют различные агротехнические мероприятия.

Влияние агротехники на насекомых. К числу агротехнических приемов, экологические последствия которых изучены достаточно подробно, относятся, прежде всего, различные способы обработки и содержания земли. Максимальное разнообразие как энтомофагов, так и опылителей в плодовых садах наблюдается при залуженных междурядьях. Сплошной черный пар снижает численность паразитов в среднем в 3,2 раза, хищников - в 13,4 раза [328]. После скашивания травы численность перепончатокрылых - как паразитов, так и опылителей - снижается до минимума; при этом для диких пчелиных борьба с сорняками более губительна, чем применение пестицидов [4]. На полях капусты, где при пропашке были уничтожены сорняки, плотность гни *Brevicoryne brassicae* была выше, а ее зараженность паразитами - ниже, чем на соседнем аналогичном поле, где сорняки были частично сохранены. Вместе с тем, в садах с богатой травянистой растительностью бракониды заражают в ~2 раза меньше гусениц листоверток, чем в садах со вспаханной междурядьями, поскольку в первом случае паразитов отвлекают чешуекрылые, связанные с травянистой растительностью [328].

Полосное возделывание полевых культур либо оставление в посевах необрабатываемых "коридоров" существенно влияет как на численность, так и на пространственное распределение насекомых. Интересно отметить, что распределение некоторых специализированных вредителей, таких как жук-кузька и пьявица, от способа размещения культуры не зависит. В то же время при ширине буферных полос 21-38 м на озимой пшенице в 1,5-2 раза снижается численность вредной черепашки, злаковых тлей и хлебных пилльщиков; на многолетних травах в 2,5 раза уменьшается количество двукрылых, в 6 раз - клопов-опелняков. Наибо-

лее четкие реакции обнаружены у сверчков, активно мигрирующих в необрабатываемые полосы [154]. В посевах сои, разделенных травяными "коридорами", удавалось получить практически такой же урожай, как в сплошных посадках при обработке инсектицидами [472].

Многочисленные исследования показывают, что в сельскохозяйственной практике необходимо принимать во внимание неравномерность распределения насекомых в агроценозе. В частности, неоднократно отмечалось возрастание численности зоофагов на краях полей по сравнению с центральными участками [559]. Возникающее на окраинах разнообразие местообитаний способствует сохранению значительного разнообразия полезных видов членистоногих, в связи с чем не рекомендуется обрабатывать эти участки инсектицидами [506, 537]. Однако в отдельных случаях повышение плотности популяций может наблюдаться и у вредящих видов: зараженность коробочек хлопчатника долгоносиком *Anthonomus grandis* в Техасе возрастает на краю поля [605].

В антропогенных ландшафтах, особенно в агроценозах, значительную роль играют такие своеобразные станции обитания, как живые изгороди и лесополосы. Благоприятные микроклиматические условия и большое флористическое разнообразие привлекают многих насекомых [550, 629]. Посадки живых изгородей вокруг полей и сохранение возле них травянистой растительности рассматриваются в качестве составной части интегрированной борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур [351].

Лесополосы отличаются от живых изгородей более значительным средообразующим влиянием. Создающийся в них микроклимат достаточно стабилен для разных ландшафтов, чем, в частности, обуславливается значительное сходство обнаруживаемых в них фаунистических комплексов [291]. При этом определенная система ухода за деревьями может побуждать хищников мигрировать в агроценозы [427].

Таким образом, различные экологически чистые агротехнические приемы оказывают существенное влияние на численность хозяйственно важных видов насекомых. Тем не менее, основным методом защиты растений остается проведение химических обработок.

Системы мероприятий по защите растений и состав энтомофауны. Не вызывает сомнений, что применение любых биологических оптимизаторов (пестицидов, удобрений и

т.п.) существенно влияет на все компоненты биоценоза. Наиболее детально изучены последствия применения пестицидов в плодовых садах; установленные закономерности легко могут быть распространены на другие сообщества.

Длительное применение средств защиты растений определяет формирование качественно новой фауны, характеризующейся относительной бедностью видового состава. В Венгрии фауна заброшенного сада насчитывает ~ 1000 видов насекомых, в то время как при интенсивных химических обработках в садах подобного типа удается обнаружить лишь ~ 300 видов [628]. При этом наблюдается снижение численности как фитофагов (с 36 до 21 вида чешуекрылых в яблоневых садах Закарпатья [45]), так и полезных насекомых. Сокращение числа видов вредителей при этом пропорционально интенсивности защитных мероприятий; разнообразие энтомофагов зависит, в первую очередь, от разнообразия сорной растительности [628]. Во всех случаях в преобразованных сообществах преимущество получают экологически пластичные виды, отличающиеся широким спектром трофических связей, устойчивые к пестицидам либо обладающие повышенными миграционными способностями [45, 284].

Изменение видового состава определяет перестройку трофической структуры сообщества. Возрастает доля фитофагов; доля хищников и паразитов, напротив, уменьшается. Ослабляются трофические связи между растениядными и хищными насекомыми: коэффициент корреляции между биомассами этих трофических групп снижается с 0,7-0,8 до 0,2-0,4, что отражает разрушение регуляторных механизмов и дестабилизацию сообщества в целом [285]. В таких условиях применение инсектицидов часто вызывает вспышки массового размножения вредителей, в первую очередь сосушек. Среди хищных форм при этом может наблюдаться возрастание численности божьих коровок, довольно устойчивых к пестицидам и реагирующих, в первую очередь, на динамику численности жертв [283]. Из полезных насекомых повышенной устойчивостью отличаются также божья коровка *Stethorus punctillum*, алатоглазки *Chrysopa* spp., клопы-слепняки (*Miridae*) и некоторые другие группы. Очень чувствительны к обработкам яйцееды рода *Trichogramma* [286, 557]. Отметим, что в Западной Европе вопросы побочного действия средств защиты растений разрабатываются в рамках международной программы "Пестициды и полезные организмы" [443].



Поскольку использование инсектицидов с широким спектром действия не обеспечивает эффективного сдерживания численности вредящих видов, в настоящее время в системах защиты растений преимущество отдается препаратам селективного действия. В этом случае естественные и искусственные регуляторные механизмы действуют согласованно в отличие от практиковавшегося ранее подавления или полного поглощения искусственными приемами естественных процессов [286]. Аналогичный эффект может быть получен при шадящих способах применения инсектицидов, учитывающих, в частности, особенности фенологии полезных видов [328]. При этом важнее значение имеет оптимизация расхода пестицида и способов его внесения в агроценоз [207, 557].

Система защитных мероприятий в агроценозах должна учитывать также необходимость сохранения редких и исчезающих видов насекомых [511]. Так, широкое применение пестицидов в Западной Европе служит причиной сокращения численности и вымирания популяций около половины видов дневных бабочек [504]. Отдельный экогтоксикологической проблемой является воздействие пестицидов на медоносных пчел [433].

Таким образом, формирование фауны агроценозов находится под постоянным, весьма жестким контролем человека. При этом максимальные различия, по-видимому, наблюдаются между естественными сообществами и агроценозами, не подвергающимися химическому прессу. Любые нарушения химизма среды обитания вызывают сходные изменения в структурно-функциональной организации рассматриваемых сообществ, приводящие к увеличению их сходства.

#### 5.4. Вырубка леса

Сведение лесов, давно принявшее глобальный характер [335], часто рассматривается как один из важнейших факторов уменьшения биологического разнообразия — преимущественно за счет гибели обитателей тропических лесов. При этом фрагментация лесов также приводит к сильному обеднению фауны сохранившихся участков [490]. К сожалению, эти процессы изучены еще плохо.

В качестве общей направленности изменений можно указать на выпадение из сообществ видов, трофически связанных с вырубленными породами, и возрастание доли светоплю-

бывых форм. В лесах советской Бужовины на вырубках появляются отсутствовавшие в лесу скакуны *Cicindela hybrida* и *C. germanica* [117]. Сплошные вырубки заселяются некоторыми видами булавоусых чешуекрылых; цветущая травянистая растительность служит источником нектара для насекомых из соседних биотопов. Для сильно окультуренных территорий (например, в Центральной Европе) вырубки можно рассматривать как своеобразные убежища, в которых сохраняются вытесненные из культурного ландшафта формы. К сожалению, в роли резервуаров вырубки выступают лишь для широко распространенных эвритопных видов [593], так что отрицательные эффекты доминируют над положительными.

Изменения видового состава дневных бабочек и сокращение заселяемых ими территорий в ходе изменения структуры растительности (включая вырубку лесов) детально описаны для Индонезии и Филиппин [573]. При этом для многих видов роковую роль могут сыграть и менее жесткие лесохозяйственные мероприятия, чем сплошная рубка. Опасным является, в частности, уничтожение в лесных массивах отдельных пород деревьев и кустарников (особенно с применением арборицидов), проводимое для улучшения породного состава леса [653].

Вырубка лесов, вызывающая коренную перестройку экосистем, сопровождается целым рядом дополнительных антропогенных воздействий. При трелевке деревьев нарушается подстилка, разрушаются убежища жужелиц; в результате на вырубках годичной давности этих жуков практически нет [117]. В отдельных случаях для расчистки территорий используются взрывные работы, при которых вызванные в древесное нарушение напоминают последствия урагана. Ослабление деревьев, получивших механические повреждения, приводит к образованию локальных очагов массового размножения ксилофагов [7].

В цитированных исследованиях основной упор сделан именно на изменения энтомофауны. К сожалению, не удалось получить ответ на вопрос, существуют ли группы насекомых, сохраняющиеся в преобразованном вторичном биотопе. По-видимому, эта проблема специально не изучалась.

## 6. ЧАСТИЧНОЕ НЕЦЕЛЕНАПРАВЛЕННОЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМ

### 6.1. Выпас скота

Выпас скота в отдельных регионах играет роль основного фактора, определяющего характер и темпы преобразования экосистем. Основным последствием выпаса можно считать ксерофитизацию (аридизацию) биотопа, который как бы "смещается" в более аридные условия примерно на биогеографическую подзону [15, 115]. Под влиянием биосистемного выпаса сообщества могут практически полностью разрушаться; в южных районах наблюдается опустынивание [297]. Необходимо учитывать, что помимо уплотнения почвы и отчуждения значительной части фитомассы, с выпасом связано формирование специфической фауны кровососущих и копрофильных членистоногих.

На основную массу насекомых выпас оказывает угнетающее воздействие. Даже однократный прогон скота существенно влияет на энтомофауну; при регулярном прогоне в дубравах видовое разнообразие почвенных беспозвоночных снижается в 2 раза, а численность - в 2,7 раза [183]. В Австралии массовый выпас скота вызывает гибель 75% гусениц тонкопрядов рода *Wiseala* [618]. Изменяется размерная структура комплексов: в первую очередь исчезают крупные наземные хищники, типа *Carabus bessarabicus*, *Calosoma*, *sycophanta*, а также крупные фитофаги [282, 297]. Данные по влиянию на саранчовых неоднозначны: на пастбищах Заилийского Алатау обедняется видовой состав [76], а в степном Прииртышье на пастбищах саранчовые более разнообразны и более обильны [192]. Указанные различия могут объясняться, в частности, уровнем нагрузки на биотоп, поскольку умеренный, нерегулярный выпас скота способствует увеличению численности и обогащению видового состава саранчовых по сравнению с заповедными территориями [264]. При этом на пастбищах, как правило, преобладают экологически пластичные виды (например, саранчовые *Gomphoceris sibiricus* и *Omocestus haemorrhoidalis* - доминант и субдоминант на горных пастбищах Заилийского Алатау [76]). В степях из 29 видов прямокрылых 5 видов встречаются только на пастбищах [192].

Темпы и направленность происходящих изменений зависят от расположения пастбищ (в низине или на водоразделе)

[192]. Во всех случаях, однако, наблюдается смена доминантов и тенденция к монодоминантности [192, 337, 634]. При этом аридизация биотопов способствует расширению ареалов ксерофитных насекомых, в первую очередь саранчовых [193].

Выпас скота вызывает сокращение численности и обеднение видового состава булавоусых чешуекрылых [41, 193], а также различных посетителей цветков, включая опылителей [193, 625]. При этом в качестве определяющего фактора обычно рассматривается изменение характера растительного покрова [193].

На пастбищах увеличивается численность сапрофагов, копрофагов и некрофагов [297, 545], а в отдельных случаях — и некоторых экологически пластичных хищных видов, например, жукелиц *Carabus cancellatus*, *C. violaceus*, *C. sylvestris* [282]. В целом фауна жукелиц может быть использована для индикации состояния пастбищ [191].

Распределение нагрузок во времени может существенно повлиять на характер наблюдаемых изменений. При бессистемном выпасе страдает весь комплекс почвенных беспозвоночных: уменьшается как число видов, так и плотность популяций; доля насекомых в нем, однако, возрастает. При регулируемом выпасе, характеризующемся кратковременными, но сильными нагрузками, наблюдается угнетение преимущественно тех групп, которые обитают в подстилке и на поверхности почвы [10, 17].

В целом выпас скота относится к воздействиям умеренной интенсивности. Характер изменений энтомофауны на пастбищах, по-видимому, легко предсказуем и не носит катастрофических последствий при разумном природопользовании.

## 6.2. Сенокосение

Экологические последствия сенокосения во многом сходны с последствиями выпаса, по крайней мере для фитофагов. В обоих случаях возрастает доля надземных форм, увеличивается процент консументов. Однократный сенокос лишь незначительно уменьшает биомассу фитофагов, многократный — в 2–2,5 раза; одновременно наблюдается "аридизация" биотопа [15, 155, 362]. Видовой состав насекомых наиболее богат на периодически (не каждый год) выкашивае-

мых участках [74]. Массовые ежегодные покосы представляют собой экологическую катастрофу для многих видов опылителей (например, шмелей), булавоусых чешуекрылых [193] и многих других групп насекомых.

В отличие от выпаса, сенокосение обычно не сопровождается серьезными нарушениями почвенной структуры [145, 218]. Однако применение тяжелых самоходных косилок влияет и на почвенную фауну, вызывая массовое разрушение муравейников, что служит одной из причин быстрого исчезновения мирмекофильных голубянок *Maculinea teleius* и *M. nausithous* [67]. При применении сенокосилок выживают в основном насекомые, падающие на почву (клопы-слепняки, некоторые жесткокрылые и др.) [648].

Воздействие сенокоса на энтомофауну, а в особенности механизм влияния на отдельные группы насекомых, нуждается в дальнейшем изучении.

### 6.3. Реакционные нагрузки

Под рекреацией, как правило, понимают пребывание людей в естественных природных условиях с целью отдыха. Наблюдаемый в настоящее время мощный "рекреационный взрыв" — настоятельная потребность городского жителя в отдыхе на природе, — является результатом НТР, которая "разгрузила наши мышцы, но натянула нервы, насытила массовой культурой, но оторвала от природы" [279]. Социальные и экологические аспекты влияния отдыха городского населения на окружающую среду детально рассмотрены И.М. Успенской [290], в обзоре которой, в частности, рассматриваются различные классификации стадий рекреационной депрессии лесных сообществ.

К основным видам массового рекреационного воздействия принадлежат вытаптывание и замусоривание территории (сопоставимое лишь с пооплодотворениями выпаса), разведение костров, уничтожение отдельных видов растений и животных. Особенно страдают от нашествия отдыхающих различные парки, а также зеленые зоны крупных населенных пунктов, где почти всегда возникают нарушения природных биотопов и, как неизбежное следствие, — преобразования энтомофауны [67].

#### Изменения видового состава и численности насекомых.

Уплотнение почвы существенно влияет на мезофауну: при

2-3-кратном проезде колесного транспорта по полю общая численность беспозвоночных уменьшается в 1,7 раза, а численность стафилинид - в 4 раза. На стихийно возникающих временных дорогах общая численность снижается в 8 раз, а стафилиниды исчезают полностью [27]. Аналогичные результаты получены на экспериментальных тропях - 700 проходов снижают плотность мезофауны в 5-6 раз, 1400 проходов - в 18-33 раза. На конкретные показатели влияет не только сумма нагрузок, но и их периодичность [132]. Наиболее чувствительны к вытаптыванию обитатели подстилки, наиболее устойчивы личинки шелкунов - проволочники. Некоторые крупные жукилицы, например, *Carabus granulatus* и *C. schoenheri* в песках предпочитают перемещаться по тропам; мелкие виды, напротив, троп избегают [131].

При массовом посещении лесов происходит расчленение территории на несколько зон с различной степенью повреждения, то есть изменение пространственной структуры популяций. При этом распределение микроартропод аналогично распределению массы опада и достигает максимума вблизи стволов деревьев и в зарослях кустарников. На тропях животные сохраняются лишь в микропонижениях, где скапливается подстилка, и твердость грунта не столь высока [331].

Реакция почвенных беспозвоночных на рекреационные нагрузки весьма разнообразны; разработана их детальная классификация, учитывающая как оптимальное состояние биотопа, так и направленность дигрессивных изменений [217]. Максимальным разнообразием ответных реакций отличаются стафилиниды, хотя большинство видов этого семейства может быть отнесено к типично лесным обитателям. Среди жукилиц есть виды, строго приуроченные к определенным стадиям дигрессии: *Pterostichus aethiops*, например, встречается лишь в ненарушенных песках, а виды рода *Vembidion* предпочитают нарушенные местообитания (вторая стадия дигрессии на 3-балльной шкале). Весьма чувствительны к рекреационным нагрузкам хищные личинки мух сем. *Asilidae*, *Therevidae*, *Rhagionidae*, *Empididae*, *Dolichopodidae*. При вытаптывании уменьшается численность шелкунов и некоторых других почвообитающих личинок жесткокрылых [217].

Довольно подробно исследовано влияние рекреации на муравьев, однако полученные результаты весьма противоречивы и не поддаются однозначной интерпретации. Большинство авторов указывает, что рыжий лесной муравей *Formica rufa* в рекреационных лесах испытывает угнетение: уменьшаются размеры гнезд и их количество, сокращаются кормовые территории. При сильной нагрузке, этот вид исчезает и замещается видами рода *Lasius* — *L. niger* и *L. fuliginosus* [43, 44, 217, 275]. Виды рода *Myrmica*, несколько более устойчивы, хотя заселенность лесов *M. rufa* в целом снижается [275]. Обедняется видовой состав: при умеренной рекреации в сосняках лесопарковой зоны Новосибирского Академгородка обитает 5 видов муравьев, а на сильно вытоптаных участках сохраняются только *M. rufa* и *L. niger*. В смешанном лесу число видов не меняется, однако возрастает размах колебаний численности [43]. Другие исследователи отмечают как отсутствие реакции рыжих лесных муравьев на рекреационные нагрузки [62, 63], так и увеличение их численности при рекреационной депрессии сосновых биоценозов.

Воздействие туризма и массового отдыха населения на обитателей травяного и древесно-кустарникового ярусов исследовано значительно менее подробно. В частности, под влиянием рекреации в ~10 раз снизилась общая численность саранчовых [153]. Опосредованное влияние — через изменение состава цветущей растительности — зарегистрировано для шмелей в Западных Бешадах [499].

В качестве примера косвенного воздействия на фитофагов укажем, что уплотнение почвы и вытаптывание растительности под кронами берез ведет к исчезновению на этих деревьях беззубых молей (*Eriocraniidae*), поскольку нимфы этих бабочек с июля текущего по апрель следующего года находятся в верхних слоях почвы непосредственно под кормовым растением [142]. В зонах сильной рекреационной нагрузки могут увеличиваться численность и разнообразие вредителей леса [239], однако в приведенном случае чрезвычайно трудно вычленить воздействие вытаптывания из целого комплекса сопутствующих факторов.

Из общих закономерностей рекреационной депрессии можно упомянуть изменения экологической структуры сообществ: уменьшение доли специфических лесных и возрастание численности эвритопных видов; возрастание обилия мезофилов, в том числе открытоживущих форм. Из состава энтомо-

фауны выпадают, в первую очередь, крупные виды; меняется графическая структура [62, 75, 217].

При снятии рекреационных нагрузок наблюдаются процессы восстановления природных сообществ. Восстановительные сукцессии протекают гораздо быстрее дигрессивных, причем тем быстрее, чем в большей степени нарушено сообщество. Восстановление видового состава идет при этом разными путями, которые определяются, в первую очередь, исходным состоянием сообщества [217].

Изменения структуры популяций. Интересные популяционно-генетические результаты получены для жука-щелкунчика *Pterostichus oblongopunctatus*. В дубравах Воронежского биосферного заповедника в 1974–1982 гг. при увеличении рекреационной нагрузки наблюдалось увеличение зимней смертности особей II фенотипического класса (с 5–12 ямками на надкрыльях). В результате доля особей I класса (с 3–5 ямками) возросла с 0,26 до 0,57; эти изменения, вероятнее всего, определяются изменением влажности подстилки. Возрос уровень флюктуирующей асимметрии числа ямок – с 0,10 – 0,11 в обеих группах до 0,35 в I и до 0,82 во II фенотипическом классе. Указанные изменения происходили на фоне 10-кратного уменьшения численности (с 6,1 до 0,7 экз./м<sup>2</sup>) и существенном (от 0,06 до 0,15) увеличении доли неразмножающихся особей. Все это позволяет заключить, что особи разных фенотипических классов по-разному реагируют на рекреационную нагрузку; подобное различие адаптивных стратегий может способствовать выживанию популяций в неоднородной среде [84, 85, 89, 91].

Сходные изменения (20-кратное уменьшение плотности популяций, увеличение доли самцов, уменьшение среднего размера жуков, увеличение доли меланистов) наблюдались в популяциях божьей коровки *Adalia bipunctata* в рекреационных дубравах вблизи Воронежа [87]. К сожалению, не вполне удачный выбор контрольной популяции (на расстоянии ~ 50 км) не позволяет, на наш взгляд, сделать вывод об обусловленности описанных процессов именно рекреационными нагрузками. В окрестностях промышленного центра подобные преобразования могут быть вызваны другими факторами, например, возрастанием загрязнения воздуха [109, 110, 257].



При изучении рекреационных нагрузок на природные сообщества наибольший интерес представляет изучение нарушений пространственной структуры популяций эпигейных видов, процессов территориальной изоляции отдельных группировок и миграционных способностей составляющих их видов.

#### 6.4. Пожары и огневая культивация.

Подсечно-огневое земледелие долгое время выступало в качестве одного из главных факторов антропогенного преобразования лесных сообществ. В настоящее время лесные пожары, как правило, воспринимаются как экологическая катастрофа; контролируемое выжигание территорий используется в отдельных агроценозах в качестве истребительного мероприятия.

Восстановление энтомофауны в районах лесных пожаров может происходить довольно высокими темпами. Во Франции в лесном массиве Кап-Канай после пожара 1982 г. через 3 сезона было обнаружено 48 видов булавоусых чешуекрылых (80% от зарегистрированных до пожара). Наиболее быстро восстановились ассоциации, связанные с рудеральной растительностью; единственным полностью уничтоженным сообществом оказалась популяция перламутровки *Pandorgia pandora*, связанной с зарослями пробкового дуба [540]. В то же время в Швейцарии в горах Каланда через 20 лет после пожара 1943 г., уничтожившего 400 га леса, было обнаружено лишь 64,5% видов дневных бабочек, обитавших здесь ранее. Практически полное (на 93,7%) восстановление фауны этой группы наступило лишь к 1986 г., то есть через 43 года после пожара [668]. Сукцессионные изменения комплексов микроартропод и отдельных групп насекомых после пожара изучались также в лесах Финляндии [497].

Пожары могут способствовать вспышкам массового размножения отдельных видов насекомых. На территориях Канады с обусловленными засухой 5-летними циклами пожаров периодически повторяются вспышки размножения листовертки *Choristoneura pinus* [466]. Сопровождаемое низо-

выми пожарами усыхание лесов в окрестностях алюминиевого завода в Сибири способствует заселению деревьев ксилофагами, модифицируя их распределение по стволу [8].

Специфика факторов, воздействующих на заселяющие гари популяции насекомых, может вызывать существенные изменения различных морфофизиологических характеристик. Например, у божьей коровки *Adalia bipunctata* на гаях в Воронежском заповеднике наблюдалось возрастание численности, уменьшение доли особей средних размеров (то есть возрастание долей как мелких, так и крупных особей), увеличение числа меланистов и доли самок [86]. У жуке-лицы *Pterostichus oblongopunctatus* в этих условиях через 3 года после пожара наблюдалось уменьшение доли самок при возрастании числа мелких особей, после чего вид на гари вымер. Через 9 лет отмечено повторное заселение бывших пожарищ, причем за последующие 3 года произошло существенное изменение фенотипической структуры вселившихся особей, так что вновь образовавшаяся популяция приобретает достоверные отличия от исходной [88]. В популяциях божьих коровок *Adalia variegata* и *Coccinella septempunctata*, обитающих в изменившихся после пожара биотоках, обнаружены существенные отличия от контроля по амплитуде колебаний плотности и динамике структурных показателей [92].

В прериях Канзаса исследовалось влияние регулярных 4-летних сукцессионных циклов, завершающихся пожаром, на видовой состав и численность саранчовых. Интересно отметить, что наибольшее видовое разнообразие наблюдалось в местах со средней (то есть оптимальной?) частотой пожаров [416, 417].

В сельскохозяйственной практике огневая культивация применяется для уменьшения численности клопов рода *Lygus* [586] и для уничтожения яиц и зимующих имаго долгоносика *Nurega postica* [595]. В обоих случаях при достижении ожидаемого эффекта влияние на полезную энтомофауну не превышало таковое при использовании инсектицидов. Поджигание люцерны не ухудшает ее дальнейшей продуктивности.

В настоящее время отсутствуют данные по выживанию различных групп насекомых при пожарах; крайне слабо изучены и наиболее интересные в экологическом отношении ранние стадии восстановления энтомофауны нарушенных территорий.

## 7. НАСЕКОМЫЕ КАК ИНДИКАТОРЫ АНТРОПОГЕННЫХ НАРУШЕНИЙ ЭКОСИСТЕМ

Проблема биологической индикации, то есть оценки состояния окружающей среды по реакциям живых организмов, интенсивно разрабатывается во всех промышленно развитых странах. По сравнению с инструментальными методами биоиндикация имеет ряд существенных преимуществ. В частности, реакция живого организма позволяет оценить антропогенное воздействие на среду обитания в показателях, имеющих биологический смысл; при этом учитываются как антагонизм и синергизм воздействия различных загрязнителей, так и модификации их различными компонентами экосистем. При этом биоиндикационная оценка, как правило, является интегральной, то есть учитывает все воздействия за определенный период времени. Кроме того, многие методы не требуют применения дорогостоящей аппаратуры и привлечения соответствующих специалистов (при сохранении точности получаемых оценок).

Высокая специфичность некоторых реакций и наличие достоверной корреляции между уровнем воздействия и степенью проявления ответной реакции у отдельных видов насекомых позволяют использовать их в качестве индикаторов состояния окружающей среды. К сожалению, это перспективное направление экологического мониторинга разработано еще недостаточно, и метод биоиндикации антропогенных нарушений с помощью насекомых и других групп членистоногих на практике применяется крайне редко.

Основные итоги исследований по биологической индикации антропогенных стрессоров в наземных экосистемах обобщены в сводках немецкоязычных авторов [343, 358], первая из которых (под редакцией Р. Шуберга) переведена на русский язык [22]. Публикация этих монографий, несомненно, окажет существенное влияние на дальнейшее развитие работ по биоиндикации.

Основные понятия. Биоиндикаторами, как правило, называют такие организмы и их сообщества, которые реагируют (в широком смысле этого слова) на внешние воздействия изменением обмена веществ, численности, других морфофизиологических и экологических показателей или аккумулируют повреждающие вещества. Жизненные функции подобных организмов настолько тесно скоррелированы с факторами внешней среды, что могут быть использованы как индикаторы состоя-

ния последней [342]. Индикаторы могут быть специфическими (если происходящие изменения можно связать только с одним фактором) либо неспецифическими [22].

Если за  $P_{ij}$  обозначить частоту реакции биоиндикатора по схеме [621]:

Воздействие	Реакция индикатора	
	Есть	Нет
Есть	$P_{11}$	$P_{01}$
Нет	$P_{10}$	$P_{00}$

то в качестве меры специфичности индикатора ( $\eta$ ) можно использовать отношение

$$\eta = P_{00}/(P_{01} + P_{00}).$$

Другая характеристика индикатора – чувствительность – определяется величиной отклонения характеристик вида – индикатора от нормального состояния [22]. В принятых выше обозначениях [621] чувствительность ( $\xi$ ) определяется следующим образом:

$$\xi = P_{11}/(P_{11} + P_{10}).$$

Наблюдаемые изменения различных показателей необходимо соотносить друг с другом либо с контролем. Для этой цели предложена следующая система стандартов [620]:

**I. Абсолютные стандарты:**

1. Сравнение с характеристиками объекта, находящегося вне зоны воздействия (то есть в условиях фоновой загрязненности).
2. Сравнение с результатами экспериментов.
3. Сравнение с характеристиками объектов, полученными в прошлом – до начала воздействия (исторические стандарты).
4. Изучение градиента изменений одного и того же объекта.

**II. Относительные стандарты:**

1. Установление корреляций с пространственно-временными изменениями факторов (условий обитания).

2. Установление эталонных объектов, испытывающих незначительное антропогенное влияние.

Выделяют, как правило, 2 типа видов — индикаторов: реагирующие на нарушение (виды-указатели, или индикаторы в узком смысле слова) и аккумулирующие загрязняющие вещества (гест-организмы). Использование этих двух групп характеризует соответственно пассивный и активный мониторинг [342]. Иногда виды-индикаторы подразделяют на собственно указатели с дискретным типом реакции ("да" — "нет") и объекты мониторинга, градуально реагирующие на изменения среды [356]. Существуют и более дробные классификации, основывающиеся на чувствительности индикатора, характере реакции и наличии либо отсутствии порогового уровня реакции [358].

Биоиндикация может осуществляться на всех уровнях организации живого вещества. Применительно к насекомым изучены реакции на организменном, популяционно-видовом и, в значительно меньшей степени, на системном (биоценогическом) уровнях [141].

Критерии выбора видов-индикаторов. Далеко не каждый вид может быть использован в качестве биоиндикатора. Требования к подобным объектам заключаются, в первую очередь, в относительно низкой подвижности (оседлости) и достаточно большой продолжительности жизни. Выбранные для целей мониторинга виды должны быть массовыми, достаточно широко распространенными, эврибионтными в такой степени, чтобы естественная изменчивость среды обитания не оказывала существенного влияния на результаты биоиндикации. Желательно использовать объекты, обладающие большой индикационной пластичностью (то есть пригодные для индикации широкого диапазона воздействий и вместе с тем отличающиеся высокой точностью). Преимущество имеют виды, однородные в таксономическом плане (то есть не распадающиеся на различные подвиды), с изученной популяционной структурой. Для гест-организмов, аккумулирующих поллютанты, важна также возможность получения выборки достаточной исходной массы [34, 125, 146, 147, 271, 326 и мн. др.].

В качестве индикаторов могут быть использованы различные группы насекомых, однако наиболее детально этот вопрос разработан для почвообитающих видов. Тем не менее, нельзя согласиться с содержащимся в цитируемой работе утверждением о невозможности создания системы зоологичес-

ких индикаторов для наземных сообществ. Дело здесь, по-видимому, заключается не в принципиальном "запрете", вытекающем из коренных свойств системы, а в недостаточной изученности потенциальных индикаторов.

Характеристика насекомых-индикаторов. В основе биоиндикационных методов лежит все многообразие ответных реакций, описанное в предыдущих разделах. В связи с этим рассмотрены лишь такие публикации, в которых непосредственно обсуждается индикационное значение различных групп насекомых.

В настоящее время практически нет разработанных биотестов на основе стандартизованных лабораторных культур. В качестве первых шагов в этом направлении отметим проводившиеся на дрозофилах эксперименты с фумигацией сернистым ангидридом. Установлено, что при фумигации личинок возрастает смертность и удлиняется время развития, при фумигации куколок также возрастает смертность. При воздействии на взрослых мух какие-либо эффекты зарегистрированы не были [429]. Применение этого биотеста в цехах Саратовского химкомбината подтвердило приведенные выше выводы: у подопытных групп мух замедляется развитие и снижается жизнеспособность [37].

При достаточной разработанности биоиндикационных методов точность их практически не отличается от точности инструментальных методик. Результаты определения остаточных количеств инсектицидов методом тонкослойной хроматографии и на основании анализа смертности личинок пилильщика *Neodiprion sertifer* вполне сопоставимы [39].

При биоиндикации состояния природных экосистем наиболее распространены методы, основывающиеся на изменениях численности различных видов. Хорошими индикаторами загрязнения, источником которого служат нефтехимические предприятия, являются стафилиниды [307]. Эта же группа жесткокрылых, наряду с жуками, хорошо реагирует на изменения почвенной влажности [561, 310], хотя в качестве хорошего индикатора происходящих при осушительной мелиорации процессов могут рассматриваться только мухи-веледнушки. На сильно загрязненных территориях резко увеличивается численность элаковых мух (*Chloropidae*) [392]. Вообще индикационное значение различных групп двукрылых достаточно велико. В частности, численность галлиц (*Cecidomyiidae*) может быть связана с уровнем загрязнения почвы цементной пылью [266]. Наличие мух-береговушек

(Ephydriidae) указывает на загрязнение небольших водоемов [150]. Обилие отдельных видов журчалок (Syrphidae) с различным типом имагинального питания может использоваться для оценки состояния альпийских биотопов, подвергающихся интенсивному воздействию пьжников [441]. Отметим, что проводимое иногда сравнение фаунистических списков [402] за различные периоды времени во многом зависит от тщательности сбора исходного материала и дает довольно ограниченную и менее достоверную информацию.

Особый интерес представляют исследования, посвященные обоснованию выбора отдельных групп насекомых в качестве индикаторов определенного воздействия. В частности, анализ коэффициентов корреляции между инструментально определенным уровнем загрязнения и отловом в почвенные ловушки различных представителей энтомофауны позволяет заключить, что для индикации загрязнения  $SO_2$  наиболее пригодны стафилиницы и таракановые (коэффициенты корреляции  $-0,649$  и  $-0,535$  соответственно), оксидами азота — жужелицы ( $-0,634$ ), фгорм — долгоносики ( $-0,520$ ), полужесткокрылые ( $-0,479$ ) и жужелицы ( $-0,471$ ). На общее количество твердых частиц (пыли) лучше всего реагируют уховертки ( $-0,699$ ), пластинчатоусые ( $-0,681$ ) и жужелицы ( $-0,626$ ). При этом отлов пластинчатоусых наиболее тесно связан с концентрациями в пыли тяжелых металлов — цинка, свинца и кадмия (коэффициенты корреляции  $-0,433$  —  $0,522$  и  $-0,583$  соответственно) [377].

Во многих исследованиях в качестве индикатора использовали суммарную численность всех представителей рассматриваемого семейства. В случаях, когда семейство экологически однородно, такое суммирование вполне приемлемо. Однако реакции различных представителей на исследуемый фактор часто не однотипны, и проведение анализа на видовом уровне позволяет значительно повысить точность метода [176, 266]. В подобных случаях экологическая структура выборки может указывать на характер и величину антропогенного воздействия [33].

В качестве индикационного показателя может использоваться также число видов определенной таксономической группы и рассчитываемые на его основе различные характеристики разнообразия [163, 561]. При этом загрязнение может приводить к обогащению видового состава сообщества, которое, тем не менее, находится в нестабильном состоянии [163].

С уровнем антропогенного воздействия могут быть связаны изменения морфофизиологических характеристик отдельных видов насекомых. Обзор материалов по морфологической биоиндикации показывает, что четкие результаты в этой области почти отсутствуют [22, 477]. В лучшем случае, популяции отличаются средними размерами отдельных структур [247, 451]. Наиболее перспективным направлением в этой области представляется исследование явлений промышленного меланизма, поскольку частота встречаемости темных особей *Adalia bipunctata*, *Biston betularia*, *Olygia striata* и некоторых других насекомых тесно связана с концентрацией поллютантов и может использоваться для оценки чистоты атмосферного воздуха [163, 532 и др.].

Помимо морфологических, могут изменяться поведенческие особенности насекомых. В частности, у короедов в загазованных насаждениях наблюдается заселение не свойственных им в обычных условиях участков ствола, искривление маточных ходов, отсутствие резинозиса и отдушин для видов, обитающих под толстой корой, и многие другие отклонения [287]. К сожалению, этот вопрос практически не изучен, так что нельзя говорить об использовании перечисленных показателей для оценки уровня загрязнения.

Насекомые как тест-организмы (накопители). Для видов, аккумулирующих различные поллютанты, в особенности важна стандартизация методических подходов к индикационным исследованиям. При этом особую актуальность приобретает вопрос о фоновом загрязнении и выборе относительно "чистого" места в качестве контроля. Даже в центральных районах Воронежского заповедника за последние 30-50 лет в несколько раз возросло содержание свинца в тканях жужелиц [93, 106, 211]. Не вполне ясен вопрос о критериях загрязнения среды (на уровне фоновых концентраций). Слабо изучены внутри- и межвидовые различия в накоплении отдельных элементов. Эти и другие методологические проблемы подробно рассматриваются в сводке А.М. Степанова [271].

Наиболее детально изучено накопление тяжелых металлов представителями почвенной мезофауны. В частности, анализ содержания 14 металлов у 28 видов хищных жужелиц показывает, что в пределах отдельных родов вариации микроэлементного состава относительно невелики (у *Carabus*



$\pm 26\%$ , *Pterostichus*  $\pm 42\%$ ) и вполне сопоставимы с точностью применяемых методов (40–50%). Это позволяет, по-видимому, использовать в индикационных целях всех хищных представителей сем. Carabidae [272], то есть работать на уровне семейства, без видовой диагностики. Для получения достаточной навески наиболее удобны крупные виды рода *Carabus*, например *C. glabratus*. Кроме него, в качестве тест-организмов рекомендованы еще 5 видов жесткокрылых и рыжий лесной муравей *Formica rufa* [54]. Хорошим показателем может служить содержание меди в тканях жужелицы *Harpalus rufipes* (корреляция с содержанием в почве достигает 0,97). При этом жужелицы, в отличие от других насекомых, почти не концентрируют цинк [551].

Тяжелые металлы аккумулируются и в тканях фитофагов; в частности, вблизи автомобильных дорог [48]. Метод можно использовать и для контроля радиоактивных изотопов: вблизи Армянской АЭС уровень цезия и стронция в кузнечиках и арапатской кошенили *Porphyrophora hamelii* в 1,5–2 и более раз превышает фоновый [111]. Накопление изотопов почвенными животными детально рассмотрено Д.А. Кривоуцким с соавторами [146, 265].

Большой методический интерес представляет изучение аккумуляции тяжелых металлов в пчелином меде. Установлено, что концентрация свинца и кадмия в меде зависит от кислотности почвы и содержания в ней металлов; наиболее высокие уровни свинца регистрируются в районах, прилегающих к автомагистралям с интенсивным движением. Проведенное различными способами картирование распределения свинца и кадмия в Мюнстере (ФРГ) показало пригодность предложенного метода биоиндикации [615]. Вместе с тем на микроэлементный состав меда сильное влияние могут оказывать факторы, связанные с искусственным разведением пчел и поддержанием жизнеспособности семей, так что в отдельных случаях более надежные результаты могут быть получены при использовании диких пчел [406].

Способность некоторых видов животных накапливать микропримеси в концентрациях, превышающих наблюдаемые в окружающей среде в  $10^5$ – $10^6$  раз, резко расширяет границы чувствительности и область применения инструментальных методов, однако лишь при надежно измеренном коэффициенте накопления [114]. К сожалению, подобные данные для насекомых крайне фрагментарны.

За последние десятилетия интерес к биоиндикационным исследованиям неуклонно возрастает. По этой проблеме проведено немало международных совещаний. В частности, начиная с 1968 г. Институт экологии ландшафта Чехословацкой Академии наук провел 5 международных конференций "Bioindicators deteriorationis regionis" [420]. С 1984 г. Международный союз биологических наук работает над проектом "Биологический мониторинг качества окружающей среды-биоиндикаторы". В СССР координацию биоиндикационных исследований осуществляет Научный совет по биоценологии и охране природы АН СССР. Основной проблемой в настоящее время является стандартизация методов и обеспечение на этой основе сопоставимости получаемых результатов [314]. Эти и многие другие вопросы обсуждались на республиканском семинаре "Экотоксикология и охрана природы" (Юрмала, 16-18 февраля 1988 г.) [330], международной школе "Биоиндикация и биомониторинг" (Курск, 19-22 сентября 1988 г.) [21] и многих других научных форумах.

Развитию биоиндикации, несомненно, будет способствовать относительная дешевизна исследований, проводимых с видами-индикаторами (пассивный мониторинг). Особенно перспективным в этом направлении представляется картирование, отражающее уровень антропогенного воздействия (например, промышленных эмиссий) на экосистемы. Использование методов биологической индикации оправдано, если с их помощью можно упростить (сократить, удешевить) программу работ без ущерба для качества получаемой информации.

## 8. АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ЭКОСИСТЕМЫ И ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ НАСЕКОМЫХ

С самых ранних этапов своего существования человеческое общество активно вмешивалось в процессы эволюции органического мира. Первым этапом этого вмешательства, по-видимому, можно считать одомашнивание животных и последующую селекцию (искусственный отбор), которые привели к возникновению новых видов (например, собаки *Canis familiaris*) и огромного многообразия пород домашних животных. Различные аспекты видообразования при направлен-

ном воздействии человека рассматривает Я.И. Старобогатов [269]. Человек как фактор отбора воздействовал и на диких животных: непосредственно — во время охоты, и опосредованно — путем изменения среды обитания при становлении и развитии земледелия. Однако масштабы этого воздействия были столь незначительны, что их можно (в особенности по отношению к большинству групп насекомых) не принимать во внимание. В то же время для отдельных таксонов, например для синантропных двукрылых, мощная природообразующая деятельность человека опужит важнейшим фактором, определяющим как направленность, так и темпы эволюционных преобразований [167].

С результатами антропогенного воздействия на процессы эволюции в популяциях насекомых человечество столкнулось в середине нынешнего века, в эпоху массового применения ДДТ и других сильнодействующих пестицидов. Быстрое приобретение насекомыми-вредителями устойчивости к применяемым препаратам явилось, по-видимому, первым примером резкого изменения генетической структуры популяций насекомых под влиянием целенаправленной дискермии. Этот пример многие расценили как предостережение против непродуманного вмешательства в ход эволюционных процессов. "Эволюция, подстегиваемая химизацией и локальным повышением радиоактивного фона, грозит создавать формы, с которыми трудно будет справиться даже современной технике" — писал академик С.С. Шварц [323]. Тем не менее, так ни парадоксально, феномен резистентности привлекал и привлекает крайне мало внимания эволюционистов, выступая в качестве объекта изучения преимущественно представителей прикладных наук. Вместе с тем именно анализ микроэволюционных процессов на уровне популяций может дать материал для управления процессами, происходящими в агроценозах [428]. В сводках по теории эволюции указанная проблема в лучшем случае затрагивается лишь постанавочно, хотя появление ДДТ-устойчивых рас вредителей рассматривается многими исследователями как "сугубо эволюционная проблема" [281].

Несмотря на то, что задача изучения антропогенных факторов эволюции (либо антропогенных модификаций эволюционного процесса) сформулирована уже довольно давно [213], на примере насекомых достаточно подробно описаны лишь приобретение устойчивости к пестицидам и возникновение промышленного меланизма у жесткокрылых и чешуекрылых (см. раздел 3.3.1). Вместе с тем анализ имеюще-

гося фрагментарного материала показывает перспективность такого подхода к рассматриваемым явлениям, необходимость филогенетического анализа наблюдающихся изменений и составления филогенетического прогноза.

Анализируя механизмы эволюции, Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.Н. Воронцов и А.В. Яблоков [281] подразделяют эволюционный процесс на ряд элементарных составляющих его явлений, под которыми подразумеваются изменения генотипического состава элементарной эволюционной структуры — популяции. Основой этих явлений служат мутации, определяемые как элементарный эволюционный материал. В качестве элементарных эволюционных факторов рассматриваются мутационный процесс, популяционные волны, изоляция и естественный отбор. Последовательно рассмотрены антропогенные изменения каждого из взаимодействующих элементов описанной системы.

### 8.1. Антропогенные изменения популяционной структуры насекомых.

Популяционная структура — одна из важнейших характеристик вида, во многом определяющая его реакции на изменения среды обитания. Необходимость учета особенностей популяционной организации видов-индикаторов при проведении экотоксикологических исследований детально обсуждалась на примере мелких млекопитающих [234]; основные положения цитированной работы применимы и к популяциям насекомых. При этом необходимо учитывать, что популяционные структуры обладают определенной устойчивостью, и их изменения могут наблюдаться лишь при воздействиях, интенсивность которых превышает порог чувствительности [90].

Хозяйственная деятельность человека приводит к мозаичной деградации сообществ и, как следствие, к территориально-механической изоляции отдельных популяций [397, 470, 654 и др.]. Степень изоляции при этом зависит от экологической характеристики вида: стенобионтные виды жуков практически не удаляются от опушки заселяемого ими леса, а эврибионты могут преодолевать значительные пространства и колонизировать новые местообитания, например, при рекультивации нарушенных земель [397]. Для некоторых дневных бабочек препятствием могут оказаться даже

относительно невысокие заборы: белянки *Pieris* гарас, как правило, двигаются вдоль забора и лишь крайне редко перелетают его [656]. Для многих видов роль пространственных барьеров играют автомагистрали [134].

Инсуляризация пригодных для существования вида местобитаний — один из наиболее общих биологических феноменов, сопровождающих возрастание антропогенного воздействия на экосистемы. Этот процесс ведет к разделению прежде единого или слабо разделенного ареала вида (популяции) на фрагменты, изолированные друг от друга. Виды с различной популяционной структурой при этом должны вести себя неодинаково, однако для насекомых этот вопрос практически не изучен. Инсуляризация может явиться первым этапом вымирания вида, но может и способствовать ускорению микроэволюционных процессов в результате увеличения скорости возникновения и фиксации элементарных эволюционных изменений и всего процесса адаптации к новым условиям существования [332].

Анализируя внутреннюю структуру ареалов различных видов животных и растений, многие авторы проводили аналогию с сетью, в которой узлам соответствуют отдельные популяции, а перемычки символизируют связи между ними. Внутренние участки ареала, где вид в силу тех или иных причин отсутствует, К.Б. Городков [68] предложил называть лакунами. Следуя указанной аналогии, отметим, что размеры лакуны, как правило, значительно превышают средние размеры ячеек сети. Лакуны могут иметь как естественное, так и искусственное происхождение. При этом особенности организации популяционной структуры вида на краях ареала и на границах лакун во многом аналогичны.

Изменения популяционной структуры на границах лакун антропогенного происхождения изучались на примере первичных беззубых молей (*Eriocraniidae*) — древней, сильно специализированной группы песных чешуекрылых. Эти насекомые устойчивы к различного рода токсическим воздействиям; они встречались как в центре Ленинграда, так и в непосредственной близости от комбината "Североникель" в Мурманской области, в зоне практически полного разрушения экосистем. Описываемые ниже изменения, как это характерно для большинства фитофагов, определяются в первую очередь преобразованием структуры фитоценоза; видовой состав представителей указанного семейства при этом не изменяется.

Картирование мест обитания первичных беззубых молей на территории Ленинграда позволило выделить 4 типа участков, различающихся по степени их заселения и ряду других параметров.

I. Участки сплошного распространения. Условия существования максимально приближены к естественным. Площадь участка достаточно велика (6-8 га), чтобы на нем могла существовать независимая популяция. Сюда относятся парки, лесопарки, старые кладбища, на территории которых основной древесной породой является береза. Важнейший признак участка - его пространственная целостность, допускающая свободный обмен особями между всеми его частями.

II. Участки сетчатого распространения. Условия гораздо более разнообразны, чем на участках сплошного распространения, и более далеки от естественных. Эти участки характеризуются ослаблением пространственной целостности. Из-за наличия построек обмен особями между различными частями участка затруднен; популяция расчленена на частично изолированные демы.

III. Участки очагового распространения. Березы встречаются редко, небольшими группами, занимающими площадь до 0,02-0,05 га. Расстояние между группами, как правило, превышает 100 м; причем обычно они разделены участками сплошной застройки. В данном случае мы наблюдаем совокупность практически полностью изолированных популяций, обитающих, например, в закрытых дворах-"колодцах" районов старой застройки. На одиночных березах в этой зоне встречаются группы из 5-15 мин *Eriogonidae* (временные популяции).

IV. Участки, непригодные для заселения. Сюда относятся поля, пустыри, овалки, железнодорожные уалы, промышленные площадки и другие объекты большой площади (свыше нескольких гектаров), существование которых однозначно определяет невозможность колонизации участка.

Структура границы ареала является предметом широкого обсуждения, особенно в науках ботанического профиля [71]. Зоологи уделяли этой проблеме гораздо меньше внимания; в качестве базовой модели укажем на схему К.Б. Городкова [68]. Между зонами, выделяемыми на внешней границе ареала, и участками с различным характером распространения

первичных беззубых молей на территории города наблюдается практически полная аналогия:

Зоны на границе ареала:	Участки на территории города:
Зона сплошного распространения	Участок сплошного распространения
Зона островного (прерывистого) распространения	Участок сетчатого распространения
Зона периодического вымирания	Очаг в зоне очагового распространения
Зона стерильного выселения	Лагуна в зоне очагового распространения и участки, непригодные для заселения
Зона выноса остатков организмов	Не выражена

Отличия между границей ареала и границей лагуны могут заключаться в масштабности процессов, типе переходов между участками (скачкообразно или градуально) и направленности градиентов на границах участков. Внешняя граница ареала на равнине обычно представляет собой полосу, гораздо более широкую, чем линейный размер рассматриваемой лагуны. Переходные процессы на границе ареала обычно носят постепенный характер, причем существует достаточно четкий (в среднем) градиент по линии, перпендикулярной генерализованной границе ареала. В описанной лагуне, в связи с неоднородностью городской территории, система градиентов полностью нарушена, а переходные зоны практически не выражены, и все переходы осуществляются резким скачком. Сходная картина часто наблюдается в горах, на участках с большими перепадами высот. В городе отсутствует обычно выраженный на границе ареала порядок чередования зон. Все это позволяет говорить лишь о структурной аналогии (а не о подобии) границ ареала и участков лагуны городского типа, главным отличием которой является антропогенный характер воздействий, определяющих ее структуру [141, 142].

Таким образом, как структура ареала, так и пространственная структура популяций претерпевают существенные

изменения в зонах антропогенного воздействия, что неизбежно сказывается на направленности и темпах микроэволюционных преобразований в популяциях насекомых. Прогнозирование результатов подобных нарушений возможно лишь на основе изучения популяционной структуры вида в естественных условиях.

## 8.2. Антропогенные изменения географического распространения насекомых

Деградация природных сообществ приводит к сокращению территорий, на которых могут обитать различные виды насекомых. Необходимо подчеркнуть, что в типичном случае связь числа видов с площадью местообитания описывается логарифмической функцией; при сокращении территории до определенного предела число видов уменьшается незначительно, а затем изменения приобретают катастрофический характер [480]. Результатом подобных антропогенных нарушений может стать вымирание вида на значительной части ареала, как это наблюдается в связи с практически полной распашкой степей [108, 305]. Наибольшее число исследований такого рода проведено на дневных бабочках [504, 529, 568, 592, 619 и др.]. С эволюционной точки зрения, при подобных изменениях сокращается генетическое разнообразие природных популяций.

Гораздо больший интерес представляет отмеченное для многих видов расширение ареалов, поскольку оно естественным образом сопровождается процессами адаптации к новым условиям обитания. Морфофизиологические изменения животных при их акклиматизации могут рассматриваться как результат своеобразных микроэволюционных процессов. К сожалению, подобные явления детально описаны лишь для нескольких видов позвоночных животных [317]. С другой стороны, расширение ареалов может сопровождаться разрушением пространственных барьеров между ранее изолированными видами подобная возможность обсуждается пока лишь теоретически. В связи с этим более подробно рассмотрены описанные случаи спонтанного расширения ареалов (интродукция хозяйственно важных видов рассмотрена в разделе 5.3). Основные типы динамики ареалов детально рассмотрены К.Б. Городковым [69].

При освоении целинных земель Голодной степи наблюдалось не только исчезновение, но и появление отдельных видов цикадовых [305]. Другим важным фактором в степ-



ных сообществах оказалось создание лесных популяционных полос, благодаря которым на юг проникли многие исходно сибирские виды сетчатокрылых, что привело к сглаживанию зональных различий между фаунами [108].

Значительное количество исследований выполнено на жуках. В частности, на территории Норвегии с 1949 г. отмечено 11 ранее не регистрировавшихся видов жужелиц. Все они относятся к числу синантропных либо предпочитающих культурные ландшафты, так что изменения их ареалов связаны с тем, или иным видом человеческой деятельности (антропохорное расселение, изменения местообитаний), а не с климатом [341]. Другой достаточно детально описанный пример — сокращение ареала жужелицы *Carabus cancellatus* и заселение освободившихся местообитаний весьма близким видом *C. ullrichii*. Предполагается, что причиной снижения численности *C. cancellatus* стало широкое использование средств защиты растений [491, 492]. Возможно, что в данном случае мы наблюдаем антропогенно обусловленное изменение конкурентных взаимоотношений близких видов, однако решение этого вопроса требует проведения дальнейших исследований.

Расширение в западном направлении ареала хищного жука *Philonthus spinipes*, ранее известного из Японии и Манчжурии, равно как и некоторых других, стафилинид, не удается непосредственно связать с деятельностью человека. В качестве одной из возможных гипотез рассматривается изменение микроклимата, способствующее выживанию теплолюбивых форм [32, 203]. Темпы распространения видов-колонизаторов часто бывают очень высокими: за 10 лет (с 1976 по 1986 г.) долгоносик *Lissorhoptus oryzophilus*, родиной которого, вероятно, является Калифорния, расселился по всей территории Японии [536].

Освоение фитофагами новых территорий часто следует за расширением ареала кормового растения [364, 468]. Более интересны случаи разрушения иных, "невидимых", границ: в конце 1980-х гг. в нескольких пунктах европейской части СССР практически одновременно были обнаружены популяции дальневосточной моли-пестрянки *Lithocolletis issikii*, гусеницы которой минируют листья различных видов липы [157]. Подобные специализированные виды могут быть завезены с посадочным материалом [462].

Проблема биологической инвазии, то есть вселения новых видов в различные природные экосистемы, имеет не

только теоретическое, но и прикладное значение. Основные вопросы, решаемые в рамках международной программы, — какие факторы определяют возможность инвазии и устойчивость экосистем к внедрению чуждых видов [659]. Возможность колонизации, в соответствии с различными теоретическими представлениями, может определяться стабильностью климата, наличием либо отсутствием пищевой базы, естественных врагов, конкурентов и т.п. [453]. Тем не менее, предсказать инвазию крайне трудно [659]. На Британских островах больше всего иммигрантов среди равнокрылых (137 видов) и жесткокрылых (100 видов) [659]. Интересно отметить, что вероятность внедрения иммигрантов в природные сообщества связана с размерами тела; связь с типом экологической стратегии (специалисты либо генералисты), напротив, не прослеживается [507]. Значительный интерес представляет эволюционный аспект рассматриваемой проблемы: наиболее часто наблюдается расширение ареала эволюционно молодых видов — представителей многочисленных и разнообразных таксонов [468]. При этом многие иммигранты, в первую очередь, закрепляются в антропогенно нарушенных местообитаниях, что для насекомых отчасти может быть связано с максимальным "флористическим загрязнением" деградирующих сообществ [318].

### 8.3. Адаптация насекомых к антропогенно измененным местообитаниям

Любое антропогенное воздействие, влияющее на процессы жизнедеятельности живых организмов, можно рассматривать как фактор отбора, ничем принципиально не отличающийся от традиционно обсуждаемых в рамках эволюционного учения [281]. Изменение темпов и направленности отбора в результате антропогенного воздействия можно обозначить как его антропогенную модификацию [141].

Согласно одной из гипотез, дополнительный фактор смертности, появившийся в результате вмешательства человека, не изменяет общую смертность — ее величина по-прежнему остается в рамках эволюционно закреплённой нормы реакции. При этом общий физиологический стресс приводит к более резкому проявлению существующих генотипических различий между организмами, особенно по ин-

генсивности размножения. Возрастает диапазон изменчивости, что способствует быстрой адаптации популяций к действию нового фактора [204]. Подобные реакции носят общий характер и проявляются при самых разных воздействиях, в частности, при освоении фитофагами новых кормовых растений [237].

Различия в реакциях организмов на антропогенные воздействия дают основания считать, что устойчивость одних видов можно объяснить наличием преадаптаций, а выживание других — физиологическими адаптациями к воздействию. В качестве преадаптаций к атмосферному загрязнению у растительноядных насекомых часто рассматриваются питание в начале вегетативного сезона, защита от непосредственного воздействия выбросов (минеры, листовёрты, галлообразователи), а также наличие вкусового преферендума — у фитофагов [245]. Физиологические адаптации насекомых к питанию загрязненным кормом изучены крайне слабо [26, 242, 245].

Изменение генетической структуры популяции при действии антропогенных факторов рассмотрено в разделе 3.3. Укажем лишь, что устойчивость к воздействию различных пестицидов контролируется обычно 1–2 локусами или одним главным локусом с модификаторами; частота аллелей устойчивости, как правило, в природных популяциях колеблется от  $10^{-2}$  до  $10^{-13}$ . Однако в отдельных случаях частота аллелей варьирует от 0,03 до 0,72, что предполагает повышенную селективную ценность по другим, нежели действие инсектицида, параметрам [575]. При этом действие одного препарата часто вызывает появление устойчивости к другим веществам — как сходным [370], так и существенно отличающимся по структуре и механизму токсического действия (то есть возможен отбор по уровню неспецифической устойчивости) [315]. При этом у некоторых видов обнаружены морфологические отличия между чувствительными и резистентными особями [439, 514].

Интересный аспект рассматриваемой проблемы — адаптации фитофагов к новым кормовым растениям. Литература, посвященная этому вопросу, весьма обширна, и ее обзор не входит в наши задачи. Вместе с тем не вызывает сомнений, что земледельческая культура и связанная с последней стихийная, а позднее — и целенаправленная селекция (то есть особый тип антропогенного воздействия на природную среду) создала основу для широкой адаптивной

радиации отдельных видов насекомых, связанных с культурными растениями. Практические аспекты изучения этого процесса, направленные на создание устойчивых сортов сельскохозяйственных культур, детально анализируются в монографии И.Д. Шапиро [322]. Морфофизиологические адаптации популяций отдельных видов фитофагов к питанию на различных сортах кормовых культур изучены менее подробно. В частности, установлено, что колорадские жуки разных фенотипов предпочитают питаться листьями различных сортов картофеля [293], что хорошо согласуется с установленными ранее различиями в частотах встречаемости жуков различных фенотипов на полях различного сортового состава [292]. Описаны также межпопуляционные различия в физиологических адаптациях колорадского жука к развитию на разных видах рода *Solanum* [457]. Другой пример микрореволюционных процессов, связанных с адаптацией к кормовым растениям, — стеблевые мотыльки рода *Ostrinia*. Таксономическая структура этого комплекса не ясна, однако очевидно, что в его пределах наблюдается широкая дифференциация пищевых и географических форм, приобретающих различия как в морфологии, так и в репродуктивном поведении [300, 301]. В последнем случае влияние антропогенных факторов, очевидно, выразилось не только в создании разнородной кормовой базы, но и в нарушении ранее существовавшей территориальной изоляции между отдельными географически обособленными группами популяций.

Описанное выше антропогенно обусловленное расширение ареала отдельных видов насекомых сопровождается адаптацией интродуцентов к различным климатическим факторам, в том числе к длине дня — основному регулятору фотопериодической реакции. На примере колорадского жука, история расселения которого по Европе хорошо документирована, показано существенное изменение параметров фотопериодической реакции различных популяций из европейской части СССР по сравнению с "исходной" берлинской популяцией. Особенно интересен вывод о том, что установленные отличия не отражают адекватного приспособления к разнообразию фототермических условий обитания, а свидетельствуют скорее об отказе от фотопериодического контроля диапаузы и об усилении тенденции к моноциклизму, к облигатности диапаузы. Это может быть связано с тем, что вегетация картофеля контролируется человеком, и ранее отмирание ботвы обрекает поздних жуков на гибель в течение осени.

Для другого заносного вида – американской белой бабочки *Purphantia culea* – пищевой фактор не является лимитирующим, и развитие контролируется четкой фогопериодической реакцией длиннодневного типа [73].

Одна из особенностей описанных выше микрореволюционных преобразований у насекомых – гораздо более высокая, чем в ненарушенных сообществах, скорость приобретения адаптаций. Эта закономерность неоднократно отмечалась и для позвоночных животных [396, 294]. Она, по-видимому, носит общий характер и связана с необычайно быстрыми (по сравнению с естественными сукцессиями) кардинальными перестройками многих экосистем.

#### 8.4. Структурная организация экосистем и темпы эволюции насекомых

Тезис о регуляторном влиянии структуры сообщества на темпы эволюционных преобразований составляющих его видов выдвигали и разрабатывали многие исследователи, начиная с И.И. Шмальгаузена [221]. Считывается, что в норме эволюционный процесс существенно заторможен, причем основным тормозящим фактором служит недостаток свободных экологических ниш в стабильном биоценозе. Из-за этого возможны лишь медленные изменения, происходящие за счет конкурентного вытеснения видов и дробления существующих ниш с сохранением основной структуры сообщества [222]. Такой тип филогенеза В.А. Красилов [144] обозначил как когерентный.

При когерентном филогенезе развитие всех групп организмов направлено в сторону повышения устойчивости экосистем в целом, движение которой к климаксу сопровождается увеличением числа входящих в ее состав ценогических популяций и упорядочением внутренней структуры, усложнением взаимодействий между всеми ее элементами. Способность организмов сосуществовать в экосистеме, поддерживая определенные количественные соотношения, В.А. Красилов назвал социабельностью. Несоциабельные системы вынуждены эмигрировать в новую адаптивную зону, где они либо получают возможность некогерентного филогенеза, либо уничтожаются конкуренцией. Непременным условием повышения социабельности являются сокращение реализованных экологических ниш и углубление специализации

организмов, ведущие к более плотному заполнению ими экологического пространства. Благодаря устойчивости экосистем составляющие их ценогические популяции в известном смысле гарантированы от внезапных изменений.

Если внешнее воздействие превышает предел устойчивости экосистемы, происходит ее дезорганизация, причем часть популяций вымирает, а часть вступает в фазу некогерентного филогенеза. Не контролируемый структурой общества, филогенез при этом приобретает взрывной характер: увеличивается скорость эволюции и возрастает вероятность приобретения организмом качественно новых свойств.

Анализ палеонтологического материала позволяет заключить, что в эволюции насекомых был по крайней мере один период, когда нарушения когерентного хода эволюции приобрели массовый характер. Этот период обычно обозначается как меловой биоценогический кризис. Судя по анализу ископаемых форм, в этот период происходило массовое вымирание доминантных видов, повышение роли реликтовых элементов в экосистемах и лавинообразное формообразование [104]. Для количественного описания подобных процессов В.В. Жерихиным [104] предложен так называемый индекс когерентности, который впоследствии был модифицирован и дополнен другими показателями [222]. К сожалению, меловой кризис — единственный рассмотренный в литературе пример некогерентной эволюции насекомых.

Один из авторов концепции биоценогического кризиса В.В. Жерихин пытается анализировать с изложенных выше позиций современное состояние биосферы. При этом обнаруживаются некоторые общие тенденции, в том числе возрастание на наших глазах роли некоторых реликтовых групп животных. Это позволяет предположить, что воздействие человека на природу реально приближает планету к новому биоценогическому кризису, опасность которого заключается не в гибели окружающего нас мира, а в непредсказуемости некогерентной эволюции, которая должна последовать за нескомпенсированным вымиранием множества видов по вине человека. В результате этой эволюции могут возникать все новые и новые формы, которые непредсказуемостью своих свойств будут постоянно дестабилизировать наше хозяйство и отвлекать столь же непредсказуемую массу сил и средств на удержание этих вредных тенденций в допустимых границах [222].

Изложенная выше концепция позволяет по-новому оценить некоторые особенности функционирования агроценозов — искусственно упрощенных экосистем, несбалансированность которых побуждает человека к постоянному вмешательству в ход биоценогических процессов. Обеднение видового состава и распад ценогических связей характерны также для зон сильного аэротехногенного загрязнения, в которых тем самым создается обстановка, предшествующая (по мнению В.А. Красилова) вспышке некогерентного филогенеза. Очевидно, в районах интенсивного воздействия уже сейчас можно обнаружить случаи нарушения когерентного хода эволюции. Поиск таких примеров и их всестороннее изучение в настоящее время представляют собой чрезвычайно актуальную задачу, решение которой должно внести существенный вклад в развитие эволюционной теории.

Возможности возникновения некогерентных эволюционных процессов необходимо учитывать при экологическом и филогенетическом прогнозировании, поскольку в этом случае видообразование происходит лавинообразно, и направление процессов филогенеза непредсказуемо. При этом остановить некогерентную эволюцию внешним воздействием принципиально невозможно [104].

Филогенетический прогноз — прогноз исторического будущего организмов той или иной систематической группы, зависящего от состояния их самих и среды их обитания в момент прогнозирования, а также от вероятных преобразований экологических условий в последующие исторические сроки [263]. Проблема филогенетического прогнозирования, пути и методы ее решения детально рассмотрены на примере высших растений [260, 262]. По отношению к насекомым на современном этапе разработка филогенетического прогноза невозможна в связи с малым объемом фактического материала и недостаточным знанием путей и темпов микроэволюционных преобразований популяций насекомых в нарушенных экосистемах. Разработка этих вопросов — одна из важнейших экологических и собственно энтомологических проблем.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенный выше обзор литературы показывает, что ответные реакции насекомых на антропогенные воздействия могут быть зарегистрированы на всех уровнях организации жи-

вой материи. Наибольшее число публикаций посвящено изменению численности отдельных, преимущественно хозяйственно важных либо эстетически значимых видов при нарушении химизма их среды обитания. Как правило, работы носят описательный характер; лишь в редких случаях предпринимаются попытки разобраться в механизмах регистрируемых нарушений – выдвинуть гипотезы и выполнить их экспериментальную проверку.

Несмотря на разнообразие типов антропогенных воздействий, можно выделить некоторые общие тенденции преобразований комплексов насекомых, подвергающихся их влиянию. В нарушенных сообществах обедняется видовой состав, в первую очередь, за счет выпадения стенобионтов; преимущество получают широко распространенные эвритопные виды. Изменяется структура доминирования: число доминантов уменьшается, а их доля в составе анализируемого комплекса, напротив, возрастает. Среди насекомых-фитофагов увеличивается доля сосущих форм. Уменьшается численность зоофагов – хищников и паразитов. Эти процессы приводят к дестабилизации сообщества, создавая предпосылки для вспышек массового размножения отдельных видов.

Любое антропогенное воздействие на экосистемы выступает в качестве нового, как правило, весьма сильного, фактора отбора, модифицирующего естественный ход микроэволюционных процессов и резко увеличивающего их скорость. Эти нарушения изучены недостаточно: подробно описаны лишь случаи приобретения устойчивости к инсектицидам и группа явлений, обозначаемых как промышленный меланизм. Возможность антропогенного нарушения эволюционных процессов, с учетом постоянного ослабления регуляторной роли сообществ, следует учитывать при составлении различных экологических прогнозов.

Многообразие ответных реакции насекомых делает их удобными объектами для биоиндикации уровней антропогенного воздействия на экосистемы, в первую очередь, в связи с промышленным загрязнением воздуха. Малая трудоемкость подобных исследований позволяет при сохранении достаточной точности в короткий срок проводить санитарно-гигиеническое районирование значительных территорий. Для нашей страны развитие данного направления приобретает сейчас особую актуальность в связи с программой экологической паспортизации загрязняющих среду объектов.



## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ ИНФОРМАЦИИ

1. Абакумов В.А. Контроль изменения биологического разнообразия планетарной экологической системы // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 11. - Л., 1988. - С. 23-32.
2. Александрович О.Р., Скворцова И.Н. Воздействие пестицидных обработок на динамическую плодность и структуру популяции лесной жужелицы (*Carabus nemoralis* O.F.Müller) в агроценозах // Проблемы почвенной зоологии: Матер. докл. 9 Всес. совещ. - Тбилиси, 1987. - С. 11-12.
3. Аливердиев А.А., Гасанов Ш.О., Аливердиева М.М., Абдулкадырова М.М. и др. Влияние электромагнитных излучений на феногипические признаки медоносной пчелы // Генетика, селекция и репродукция пчел. - Бухарест, 1977. - С. 102-106.
4. Андреев А.В., Страган В.С. Экологические особенности пчелиных (*Hymenoptera, Apoidea*) - опылителей плодовых и условия их существования в антропогенном ландшафте // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. н. - 1989. № 1. - С. 43-47.
5. Андрушевская С.Л. Влияние промышленных выбросов на гемоциты мягкотелки темной *Cantharis obscura* L. // Весці АН БССР. Сер. биол. н. - 1989. - № 3. - С. 106-108.
6. Андрушевская С.Л., Чумаков А.С. Почвообитающие жесткокрылые-фитофаги полей многолетних трав в условиях воздействия промышленных выбросов // Проблемы почвенной экологии: Матер. докл. 9 Всес. совещ. - Тбилиси, 1987. - С. 15-17.
7. Анисимова С.А. Размножение стволовых вредителей на осне, ели и лиственнице, поврежденных при взрывных работах // Жесткокрылые Сибири. - Иркутск, 1984. - С. 82-86.
8. Анисимова О.А. Особенности формирования комплексов ксилофагов при различных типах антропогенного ослабления хвойных лесов // Насекомые зоны БАМ. - Новосибирск, 1987. - С. 148-152.
9. Анисимова О.А. Сукцессия энтомоценозов в хвойных древостоях, загрязненных фтористыми выбросами // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. к 3 Всес. науч. конф., Иркутск, 5-10 сентября 1988. - Ч. 4. - Иркутск, 1988. - С. 61.

10. Антошенков В.Ф. Влияние режима выпаса на почвенных беспозвоночных культурных пастбищ // Проблемы почвенной зоологии: Матер. докл. 8 всес. совещ. Т. 1, - Ашхабад, 1984. - С. 14-16.
11. Арзамасов И.Т., Долбик М.С., Хотько Э.И., Шевцова Т.М. Влияние мелиорации на живогный мир Белорусского Полесья. - Минск, 1980. - 176 с.
12. Афонина В.М., Чернышев В.Б. Электромагнитные факторы и поведение двукрылых насекомых // Двукрылые насекомые: систематика, морфология, экология. - Л., 1987. - С. 3-5.
13. Ахунев Р.Х., Винокуров Н.Б., Сазонова И.Н. Сравнительная токсичность инсектицидов для персиковой гни и коровки семиточечной // Бюл. ВНИИ защиты растений. - 1987. - № 67. - С. 34-37.
14. Бабрикова Т., Лечева И. Действие на синтетични пиретроиди самостоятелно и в комбинации с дипел върху седемтокова калинка (*Coccinella septempunctata* L., Coleoptera: Coccinellidae) // Почвозн., агрохим. и раст. защита. - 1986. - 21, № 4. - С. 107-110.
15. Базилевич Н.И., Зюгин Р.И., Титлянова А.А. Трансформация травяных биоценозов умеренного пояса под влиянием антропогенных факторов // Вопросы динамики биогеоценозов: Докл. на 4 Ежегодн. чтении пасяти акад. В.Н. Сукачева, 18 ноября 1985. - М., 1987. - С. 28-58.
16. Баранник А.П. Насекомые зеленых насаждений промышленных городов Кемеровской области. - Кемерово, 1981. - 190 с. (Рукопись деп. в ВИНТИ 1.06.1981 № 2612-81Деп.)
17. Барбашова Л.Г. Фауна почвенных беспозвоночных разнотравно-элакового березняка и ее изменение под влиянием выпаса // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. - М., 1986. - С. 186-199.
18. Барбашова Л.Г., Гусева В.П. Побочное действие мегафоса на население почвенных беспозвоночных песчано-лос // Изменение природной среды в процессе сельскохозяйственного производства. - М., 1981. - С. 29-34.
19. Белова Н.А. Высшие разноусые чешуекрытые (*Heteroptera, Macrolepidoptera*) Байкальского западведника //

- Фауна и экология беспозвоночных животных в заповедниках РСФСР - М., 1986. - С. 83-98.
20. Белявская В.И., Анфиногорова В.Г. Чешуекрылые и пилильщики мелиорированных и немелиорированных биотопов реки Ясельды // Животный мир Белорусского Полесья, охрана и рациональное использование: Тез. докл. 4 обл. итоговой науч. конф., Гомель, 1985. - Гомель, 1985. - С. 17.
  21. Беляков В.Б., Гусева Н.А., Гусев А.А. Международная школа-семинар "Биоиндикация и биомониторинг" // Изв. АН СССР. Сер. географ. - 1989. - № 2. - С. 127.
  22. Биоиндикация загрязнений наземных экосистем: Пер. с нем. / Под ред. Р. Шуберга. - М.: Мир 1988. - 350 с.
  23. (Бирг В.С.) Бирг У.С. Рытміка кроваварогу як паказчык фізіялагічнага стану вусеняў сосновага пядзеніка // Весці. АН БССР. Сер. біол. н. - 1987. - № 6. - С. 76-78.
  24. Бирг В.С. Влияние промышленных выбросов на восприимчивость сосновой пяденицы к бактериальной инфекции // Ред. ж. "Изв. АН БССР. - Сер. биол. н. - " - Минск, 1988. - 10 с. (Рукопись деп. в ВИНТИ 18.07.1988, № 5748-В88).
  25. Бирг В.С. Особенности развития гусениц сосновой пяденицы в условиях воздействия промышленных выбросов // Там же. - 11 с. (Рукопись деп. в ВИНТИ 18.07.1988, № 5747-В88).
  26. Бирг В.С. Эколого-физиологические особенности сос-  
тояния популяций хвоегрызающих чешуекрылых в зоне  
промышленного загрязнения // Автореф. дисс., канд.  
биол. н.- Л., 1989. - 17 с.
  27. Блинников В.И., Куликов Н.И. Влияние интенсивности  
движения колесного транспорта по полю на крупных поч-  
венных беспозвоночных // Проблемы почвенной зооло-  
гии: Матер. докл. 9 Всес. совещ. - Тбилиси, 1987. -  
С. 38-39.
  28. Блинов В.В. Влияние выбросов химического предприя-  
тия на муравьев // Там же. - С. 39-40.
  29. Блинов В.В. Влияние промышленных выбросов на струк-  
туру мирмекокомплексов // Муравьи и защита леса:  
Тез. докл. 8 Всес. мирмекол. симп., Новосибирск,  
4-6 августа 1987. - Новосибирск, 1987. - С. 56-58.

30. Блинцов А.И. Изменение структуры популяций майских хрущей под влиянием инсектицидов // Динамика зооценозов, проблемы охраны и рационального использования животного мира Белоруссии: Тез. докл. 6 зоол. конф., Витебск, 19-21 сентября 1989. - Минск, 1989. - С. 76-77.
31. Богатырев Н.Р. Влияние антропогенной нагрузки на численность и видовой состав шмелей в парках Новосибирска // Антропогенные воздействия на сообщества насекомых. - Новосибирск, 1985. - С. 128-134.
32. Богач Я. Антропогенное расширение ареала некоторых жуков-стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) // Тез докл. VIII Всес. зоогеограф. конф., Ленинград, 6-8 февраля 1985 г. - М., 1984. - С. 13-15.
33. Богач Я., Ружичка В. Анализ экологических групп видов сообществ надпочвенных беспозвоночных как показатель качества окружающей среды // Экология. - 1988. - № 6. - С. 59-61.
34. Богач Я., Седлачек Ф., Швецова З., Кривошукский Д.А. Животные - биоиндикаторы индустриальных загрязнений // Ж. общ. биол. - 1988. - 49, № 5. - С. 630-635.
35. Богачева И.Н. Численность насекомых - филофагов как показатель состояния древостоев в условиях промышленных загрязнений // Система мониторинга в защите леса: Тез. Всес. совещ., Красноярск, 11-15 сентября 1985 г., Красноярск, 1985. - С. 151-155.
36. Богданова Д.А. Стволовые вредители сосны в зоне промышленного загрязнения // Экология. - 1987. - № 1. - С. 87-90.
37. Богородицкая С.В., Прибавкина Р.А. Трубочники и дрозофилы - индикаторы загрязнения окружающей среды // Проблемы региональной экологии животных в цикле зоологических дисциплин педвуза: Тез. докл. 3 Всес. конф. зоологов пед. ин-тов, Витебск, 3-5 октября 1984. Ч. 1. - Витебск, 1984. - С. 6-7.
38. Бондаренко Г.В., Еремина И.В. Изменения структуры популяций копорядского картофельного жука под действием климатических и антропогенных факторов // Антропогенные воздействия на популяции животных. - Волгоград, 1986. - С. 21-25.
39. Бортник А.М., Гороховников А.В. Токсические остатки и биоиндикация в лесозащите // Изв. высш. учебн. заведений. Лесн. ж. - 1980. - № 5. - С. 117-119.

40. Брагин Н.И. Морфогенез пчел в электрических полях промышленной частоты // Электрон. обраб. матер. - 1988. - № 3. - С. 67-69.
41. Бубнова Т.В. К вопросу об охране насекомых на Алтае // Животный мир Сибири и его охрана: Межвуз. сб. науч. тр. - Новосибирск, 1980. - С. 28-34.
42. Буга С.В. Интродукция растений и фауна дендрофильных гней Белоруссии // Миграция патогенных организмов при интродукции растений: Докл. 2 совещ. руководителей служб защиты растений регион. ботан. садов Советского Союза, Кировск, 8-11 июля 1986 г. - Апатиты, 1987. - С. 87-89.
43. Бугрова Н.М. Многовидовые ассоциации муравьев в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка // Муравьи и защита леса: Тез. докл. 8 Всес. мирмекол. симп., Новосибирск, 4-6 августа 1987. - Новосибирск, 1987. - С. 62-64
44. Бугрова Н.М. Влияние рекреации на рыжих лесных муравьев в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка // Там же. - С. 65-68.
45. Булыгинская М.А., Калинин В.М. Влияние химических обработок против яблонной плодовой гнили *Laspeyresia pomonella* L. (Lepidoptera, Tortricidae) на сопутствующие виды чешуекрылых и их естественных врагов // Энтомол. обозрение - 1985. - 64, № 3. - С. 441-449.
46. Буров В.Н., Сазонов А.П. Биологически активные вещества в защите растений. - М.: Колос, 1987. - 200 с.
47. Буговский Р.О. Особенности распределения тяжелых металлов в насекомых придорожных агроценозов // Агрехимия. - 1989. - № 2. - С. 84-90.
48. Буговский Р.О. Автотранспортное загрязнение и энтомофауна // Там же. - 1990. - № 4. - С. 139-150.
49. Буговский Р.О. Влияние автотранспортного загрязнения на распределение паразитических перепончатокрылых насекомых в агроценозах // Там же. - № 5. - С. 103-109.
50. Буговский Р.О., Рославцева С.А. Влияние выбросов автотранспорта на распределение энтомофауны в агроценозах кормовых культур // Там же. - 1986. - № 5. - С. 96-101.
51. Буговский Р.О., Рославцева С.А. Антифициантность и токсичность солей тяжелых металлов для насекомых // Там же. - 1989. - № 1. - С. 109-114.

52. Вайчис М.В., Армолайтис К.Э., Онюнас В.М., Рагуотис А.Д. и др. Контроль за повреждениями лесных биогеоценозов токсическими эмиссиями // Лесоведение. - 1988. - № 4. - С. 3-10.
53. Веремеев В.Н., Савицкий Б.П. Биологическая активность почв, подвергающихся подтоплению и затоплению в районе гидротехнических сооружений (на примере почвенной мезофауны) // Животный мир Белорусского Полесья, охрана и рациональное использование: Тез. докл. 4 обл., итоговой науч. конф., Гомель, 1985. - Гомель, 1985. - С. 38.
54. Верещагина Т.Н., Куперман Р.Г., Степанов А.М. Почвенные жесткокрылые (мезофауна) как возможные индикаторы промышленного загрязнения окружающей среды // Пограничные проблемы экологии. - Свердловск, 1986. - С. 128-140.
55. Вилкамаа П. Влияние осушения на численность и биомассу почвенных беспозвоночных в сосновых болотах // Почвенная фауна Северной Европы. - М., 1987. - С. 103-109.
56. Владимиров В.В., Алексашина В.В. Экологические проблемы антропогенного воздействия на городскую среду. Охрана и улучшение городской среды // Итоги науки и техн. ВИНТИ. Сер. охрана природы и воспроизводство природных ресурсов. - 1988. - 22. - С. 43-106.
57. Войцеховская Е.Р., Фролова М.В. Изменение питательных качеств луговых растений под влиянием выпаса // Сиб. Вестн. с.-х. науки. - 1988. - № 6. - С. 117-120.
58. Ворошилов Ю.И., Мальцин Т.С. Охрана окружающей среды на животноводческих предприятиях Московской области // Состояние, перспективы изучения и проблемы охраны природных территорий Московской области. - М., 1988. - С. 87-90.
59. Вшизкова Т.А. Влияние промышленных выбросов на освоение насекомыми хвои сосны обыкновенной // Экологическая экология и охрана природы. - Рига, 1988. - С. 44-45.
60. Гарнага Н.Г., Градский В.А., Петрунек В.Л., Чайка В.Н. Поведенческие реакции популяций насекомых-фитофагов на химические обработки растений // Матер. Всес. науч. конф. по практич. использованию поведен-

- ческих реакций насекомых, Кишинев, 20-22 сентября 1988 г. - Кишинев, 1989. - С. 27-31. (Рукопись деп. в МолдНИИТИ 24.03.1989, № 1100-М89).
61. Геодакян В.А., Геодакян С.В. Существует ли обратная связь в определении пола? // Ж. общ. биол. - 1985. - 46, - № 2. - С. 201-216.
  62. Голосова М.А., Панфилова Е.Н. Влияние антропогенного фактора на рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса: Тез. докл. 8 Всес. мирмекол. симп., Новосибирск, 4-6 августа 1987. - Новосибирск, 1987. - С. 69-72.
  63. Голосова М.А., Юдина Е.Н. Поведение рыжих лесных муравьев в районах интенсивного антропогенного воздействия // Науч. тр. Моск. лесотехн. ин-га. - 1986. - № 184. - с. 43-48.
  64. Голугвин Г.И. О влиянии промышленных выбросов на некоторых дендрофильных насекомых // Изв. высш. учебн. заведений. Лес. ж. - 1983. - № 4. - С. 127-128.
  65. Голугвин Г.И., Кондрагов В.И., Поповичев Б.Г. Стволовые вредители в сосновых древостоях, подвергающихся воздействию промышленных выбросов // Новейшие достижения лесной энтомологии. - Вильнюс, 1981. - С. 38-44.
  66. Горностаев Г.Н. Введение в этологию насекомых-фотоксенов (лет насекомых на искусственные источники света) // Этология, насекомых: Тр. Всес. энтомол. о-ва. Т. 66. Л., 1984. - С. 101-167.
  67. Горностаев Г.Н. Проблемы охраны исчезающих насекомых // Итоги науки и техники, ВИНТИ. // Сер.энтомология, - 1986. - 6, - С. 116-204.
  68. Городков К.Б. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. II // Энтомол. обзор. - 1986. - 65, № 1 - С. 81-95.
  69. Городков К.Б. Динамика ареала: общий подход. 1 // Энтомол. обзор. - 1990. - 59, № 2. - С. 287-306.
  70. Гороховников А.В. Насекомые под линиями электропередач большой мощности // Экология и защита леса. - Л., 1981. - С. 68-70.
  71. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. - М.: Наука, 1986. - 209 с.
  72. Горшков В.Г. Пределы устойчивости биосферы и окружающей среды // Ленингр. ин-т ядерной физики: Препринт. - 1987. - № 1336. - С. 1-61.

73. Горьшин Н.И. Изменчивость экологических реакций и пути адаптации вида к зональности климата при внеаренальном расселении (на примере копорядского жука) // *Общая энтомология: Труды Всес. энтомоп. о-ва* Т. 68 - Л., 1986. - С. 95-99.
74. Грамм В.Н. Влияние некоторых режимов заповедности на фауну насекомых // *Тез. докл. 9-го съезда Всес. энтомоп. о-ва, Киев, октябрь 1984 г. Ч. 1.* - Киев, 1984. - С. 124.
75. Грюнвальд С.П. Влияние рекреационного лесопользования на почвенное население сосняков // *Природные аспекты рекреационного использования леса.* - М., 1987. - С. 137-141.
76. Гусева В.С., Лигвинова Н.Ф. Влияние выпаса на саранчовое население летних горных пастбищ Заилийского Алатау // *Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование экосистем.* - Калинин, 1983. - С. 21-25.
77. Данилова А.П. Распространение гополовой моли в зеленых насаждениях Свердловска // *Фауна Урала и Европейского Севера.* - Свердловск, 1981. - № 9. - С. 122-128.
78. Действие ионизирующей радиации на биогеоценоз / Под ред. Гилярова М.С., Алексакина Р.М. - М.: Наука 1988. 240 с.
79. Дидоренко С.И. Реакция сообщества хортобионтов черничного березняка на аврорыбросы промышленного предприятия // *Охрана живой природы: Тез. докл. Всес. конф. молодых ученых. Ноябрь. 1983 г., Москва* - М., 1983. - С. 52-53.
80. Додин В.Г., Стовбчатый В.Н. Орошение на юге Украины как фактор мезофилизации почвенной фауны // *Почвенная фауна и почвенное плодородие; Тр. 9 межд. коллокви. по почв. вопр., Москва, август 1985 г.* - М., 1987. - С. 173-176
81. Дончева А.В. Ландшафт в зоне воздействия промышленности. - М.: Лесная промышленность, 1978. - 93 с.
82. Дубинин Н.П. Действие малых доз и загрязнение биосферы мутагенными факторами // *Успехи совр. биол.* - 1990. - 109, - № 3. - С. 323-338.
83. Евдокимова Г.А. Фитотоксичность загрязненных металлами почв и некоторые способы ее снижения // *Почвоведение и агрохимия в Мурманской области.* - Апатиты, 1983. - С. 45-52.



84. Емец В.М. Динамика фенотипического состава и уровня асимметрии числа ямок на подкрыльях имаго в популяции *Pterostichus oblongopunctatus* (Coleoptera, Carabidae) на рекреационной территории // Зоол. ж. - 1984. - 63, № 2. - С. 218-221.
85. Емец В.М. Изменение показателей расселения ямчаго-точечной жужелицы (*Pterostichus oblongopunctatus*) под влиянием рекреации // Там же. - № 12. - С. 1808-1813.
86. Емец В.М. Особенности многолетней динамики численности и структуры популяции двугочечной коровки (Coleoptera, Coccinellidae) на гари // Ж. общ. биол. - 1984. - 45, № 3. - С. 391-395.
87. Емец В.М. Изменение численности и структуры популяций двугочечной коровки под влиянием рекреации // Изв. АН СССР. Сер. биол. - 1986. - № 4. - С. 625-628.
88. Емец В.М. Изменение некоторых показателей популяции ямчаготочечной жужелицы (Coleoptera, Carabidae) на гари // Ж. общ. биол. - 1987. - 48, № 2, - С. 254-258.
89. Емец В.М. Изменение фенотипической структуры и уровня зимней смертности имаго в популяции ямчаготочечной жужелицы под влиянием рекреационной нагрузки // Изв. АН СССР. - Сер. биол. - 1987. - № 4. - С. 612-615.
90. Емец В.М. Популяционные структуры почвенных живогных как биоиндикатор антропогенного воздействия // Проблемы почвенной зоологии: Матер. докл. 9 Всес. совещ. - Тбилиси, 1987. - С. 367-368.
91. Емец В.М. Динамика популяционных показателей ямчаго-точечной жужелицы в условиях развивающейся рекреационной нагрузки // Экология популяций: Тез. докл. Всес. совещ. Новосибирск, 4-6 октября 1988. - Ч. 2. - М., 1988. - С. 16-17.
92. Емец В.М. Изменение плотности и структуры популяций изменчивой и семиточечной коровок (Coleoptera, Coccinellidae) в ходе рекреационной и пирогенной трансформаций лесных экосистем // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. - 1988. - 93, № 5. - С. 78-89.
93. Емец В.М., Кулмагов Р.А. Индивидуальная изменчивость содержания цинка в теле имаго разного возраста в популяциях жужелицы *Pterostichus oblongopunctatus* F.

- (Coleoptera, Carabidae) на фоновой и загрязненной территории // Докл. АН СССР. - 1983. - 271, № 5. - С. 1274-1276.
94. Еремеева Н.И. Изменение морфометрических показателей чешуекрылых при воздействии смеси окислов железа, алюминия, кремния и магния // Экоотоксикология и охрана природы. - Рига, 1988. - С. 64-65.
95. Еремеева Н.И. Показатели питания и роста гусениц боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera, Pieridae) и черемуховой горностаевои моли *Yponomeuta evonymellus* L. (Lepidoptera, Yponomeutidae) при воздействии смеси окислов металлов, входящих в состав промышленных выбросов // Энгомол. обзор. - 1989. - 68, № 4. - С. 715-720.
96. Еськов Е.К. Некоторые перспективные направления использования акустических сигналов и электрических полей для управления поведением насекомых // Ориентация насекомых и клещей. - Томск, 1984. - С. 7-12.
97. Еськов Е.К., Брагин Н.И. Действие электрических полей высоковольтных линий электропередач на пчел // Докл. ВАСХНИЛ. - 1984. - № 11. - С. 39-40.
98. Еськов Е.К., Брагин Н.И. Пчелы под ЛЭП // Пчеловодство. - 1986. - № 2. - С. 9-10.
99. Еськов Е.К., Брагин Н.И. Эколого-физиологические аномалии у пчел, порождаемые действием электрических полей высоковольтных линий электропередач // Ж. общ. биол. - 1986. - 47, № 6. - С. 823-833.
100. Еськов Е.К., Золотов Г.В. Влияние низкочастотного электрического поля на поведение и микроклимат в гнездах рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса: Тез. докл. 8 Всес. мирмекол. симп., Новосибирск, 4-6 августа 1987. - Новосибирск, 1987. - С. 119-122.
101. Еськов Е.К., Миронов Г.А. Механизмы восприятия медоносной пчелой низкочастотных электрических полей // Зоол. ж. - 1990. - 69, № 5. - С. 53-59.
102. Еськов Е.К., Сергеечкин В.В. Динамика плотности населения серых кузнециков под высоковольтными линиями электропередачи // Экология. - 1985. - № 5. - С. 87-89.
103. Жангиев Р.Д., Чуканов В.С. Акустические аттрактанты и репелленты // Ориентация насекомых и клещей. - Томск, 1984. - С. 13-15.

104. Жерихин В.В. Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании // Экологическое прогнозирование. - М., 1979. - С. 113-132.
105. Жулидов А.В. Выведение тяжелых металлов из организма беспозвоночных животных // Экогтоксикология и охрана природы. - М., 1988. - С. 170-176.
106. Жулидов А.В., Богач Я., Покаржевский А.Д., Гусев А.А. Биомониторинг исторического прошлого тяжелых металлов в природных экосистемах // Радиоэкология почвенных животных. - М., 1985. - С. 186-198.
107. Загрязнение воздуха и жизнь растений: Пер. с англ. / Под ред. М. Трешоу. - Л.: Гидрометеонадат, 1988. - 535 с.
108. Захаренко А.В. Особенности и причины изменения географического распространения сетчатокрытых (Insecta, Neuroptera) европейской части СССР // Тез. докл. VIII Всес. зоогеограф. конф. Ленинград, 6-8 февраля - М., 1984. - С. 58.
109. Захаров И.А., Сергиевский С.О. Изучение генетического полиморфизма популяций двугочечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L.) в Ленинградской области. Сообщ. III. Состав популяций пригородов и области // Генетика. - 1983. - 19. № 7. - С. 1144-1151.
110. Захаров И.А., Сергиевский С.О. Популяционный меланизм двугочечной божьей коровки как пример геоногенной эволюции // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду: Тез. докл. Всес. школы, 4-8 декабря 1984 г., Звенигород. - Пушкино, 1984. - С. 74-76.
111. Захарян В.А., Ханбекян Ю.Р. Биоиндикация окружающей среды в районе действия Армянской АЭС // Биол. ж. Армении. - 1989. - 42, № 5. - С. 441-445.
112. Земцова Р.И., Анпилогова В.А. Пути формирования и дальнейшего развития вредной фауны и патогенной микрофлоры в городоких насаждениях // Защита растений-интродуцентов от вредных организмов. - Киев, 1987. - С. 22-25.
113. Зискин Л.А., Ижевский С.С., Кравченко М.А., Орлинский А.Д. Некоторые итоги интродукции энтомофагов в СССР // Докл. Моск. о-ва испыт. природы. Зоол. и бот. 1983. - М., 1984. - С. 8-10.

114. Злобин В.Н., Степанов А.М., Фролов В.А., Шипунов Ф.Я. Методика биоиндикационных измерений содержания тяжелых металлов в компонентах природных экосистем // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья. - М., 1982. - С. 103-105.
115. Злотин Р.И., Френч Н.Р., Титлянова А.А. Антропогенная трансформация травяных экосистем умеренной зоны. Сообщение 3. Комплексы гетеротрофов // Изв. Сиб. отд. АН СССР, Сер. биол. н. - 1985. - № 6 (1). - С. 24-36.
116. Зубков А.Ф. Биоценогическая оценка комплексной вредоносности организмов на полевых культурах // С.-х. биол. - 1989. - № 3. - С. 114-123.
117. Иванчик Т.С., Иванчик С.Г. Влияние антропогенных факторов на видовой состав карабидофауны лесов Советской Буковины // Рациональное использование, охрана, воспроизводство биол. ресурсов и экологическое воспитание: Тех. респ. конф., Запорожье, 27-29 октября 1987, - Запорожье, 1988. - С. 216-217.
118. Игнатъева М.Е. Основные принципы направленного формирования городской флоры и растительности (на примере г. Пущино Московской области) // Состояние, перспективы изучения и проблемы охраны природных территорий Московской области. - М., 1988. - С. 67-69.
119. Ижевский С.С. Интродукция и применение энтомофагов. - М.: Агропромиздат, 1990. - 233 с.
120. Израэль Ю.А. Экология и контроль состояний природной среды. - М., 1984. - 560 с.
121. Израэль Ю.А., Филиппова Л.М., Инсаров Г.Э., Семёновский Ф.Н. и др. К проблеме экологических последствий загрязнения среды инсектицидами // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 8. - Л., 1985. - С. 7-21.
122. Израэль Ю.А., Филиппова Л.М., Инсаров Г.Э., Семёновский Ф.Н. и др. Нарушение устойчивости экосистемы суши вследствие антропогенных воздействий глобального масштаба // Комплексный глобальный мониторинг состояния биосферы: Тр. 3. Межд. симп., Ташкент, 14-19 октября, 1985. Т. 2. - Л., 1986. - С. 9-19.

123. Ильин В.Б., Гармаш Л.А. Загрязнение тяжелыми металлами // Основы использования и охраны почв Западной Сибири. - Новосибирск, 1989. - С. 168-186.
124. Казначеев В.П., Михайлова Л.П. Биоинформационная функция естественных электромагнитных полей. - Новосибирск, Наука, 1985. - 182 с.
125. Каллеейт Р. Биомониторинг и биоиндикация в области наблюдения окружающей среды // Достижения и перспективы. - М., 1987. - № 56. - С. 18-45.
126. Капген Ю.Л. О классификации внутрипопуляционных группировок насекомых-фитофагов // Бюл. ВНИИ защиты растений. - 1987. - № 63. - С. 23-27.
127. Карпо А.З., Мецелис В.П., Спуньгис В.В., Шарковскис П.А. Изучение воздействия выбросов автотранспорта на членистоногих травостоя // Воздействие выбросов автотранспорта на природную среду. - Рига, 1989. - С. 74-101.
128. Каспер П.Л. Влияние N-нитрозо- N-метилмочевины и мочевины как химических загрязнителей окружающей среды на интенсивность поедания листьев картофеля колорадским жуком // Бюл. ВНИИ защиты растений. - 1987. - № 63. - С. 71-76.
129. Кагаев О.А. Некоторые вопросы антропогенного воздействия на вредителей леса // Новейшие достижения лесной энтомологии. - Вильнюс, 1981. - С. 69-73.
130. Кагаев О.А. Особенности формирования энтомокомплексов в древостоях, подвергающихся воздействию промышленных эмиссий // Поведение насекомых как основа для разработки мер борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. - Минск, 1981. - С. 104-106.
131. Кашеваров Б.Н. Воздействие пешеходных троп на почвенную мезофауну // Проблемы почвенной зоологии. Т.1. - Ашхабад, 1984. - С. 129-131.
132. Кашеваров Б.Н. О влиянии вытаптывания на почвенную мезофауну сосняка чернично-мшистого // Почвенная фауна и почвенное плодородие: Тр. 9 межд. коллокви. по почв. зоол., Москва, август 1985 г. - М., 1987. - С. 349-350.
133. Кислотные дожди. -Л.; Гидрометеоиздат, 1989. - 270 с.
134. Клауснитцер Б. Экология городской фауны: Пер. с нем. М.: Мир, 1990. - 248 с.

135. Климец Е.П. Выявление чувствительности колорадского жука к действию инсектицидов с помощью фенов // Фенетика природных популяций. - М., 1988. - С. 111-117.
136. Ковалев О.В., Вечернин В.В. Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзиевого листоеда *Zygotomma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомол. обзор. - 1986. - 65, № 1. - С. 21-38.
137. Ковалев О.В., Вечернин В.В. Описание уединенной популяционной волны интродуцируемых насекомых // Докл. АН СССР. - 1986. - 291. - № 2. - С. 491-495.
138. Ковалев О.В., Резник С.Я., Виноградова Е.В. Методические указания по расселению и производственным испытаниям амброзиевых листоедов рода *Zygotomma* в биологической борьбе с амброзиями полыннолистной и многолетней. - Л.: Наука, 1986. - 20 с.
139. Козлов М.В. Роль насекомых в фитоценозах Кольского полуострова // Общие проблемы охраны растительности. Охрана растительного мира северных регионов: Матер. всес. совещ. Сыктывкар, 1982. - Сыктывкар, 1984. - С. 86-89.
140. Козлов М.В. Первичные моли (Lepidoptera, Micropterigidae) как потенциальные индикаторы состояния водного режима почв // Продуктивность гаевных биогеоценозов: Тез. докл. краевой науч. конф. 15-17 апреля 1986, Красноярск, - Красноярск, 1986. - С. 80.
141. Козлов М.В. Ответные реакции популяций насекомых на антропогенные воздействия: Препринт/или Д СО АН СССР. Красноярск, 1987. - 60 с.
142. Козлов М.В. Распространение первичных беззубых молей (Lepidoptera, Eriocraniidae) в городе Ленинграде // Ж. общ. биол. - 1988. - 49, № 5. - С. 670-678.
143. (Козлов М.В.) Kozlov M.V. The ecology of Lepidoptera in forests suffering from air pollution // Proc. XIX IUFRO World Congr., Montreal 5-11.8.1990. Div.2. - Montreal, 1990. - P. 151.
144. Красилов В.А. Филогения и истемагика // Проблемы филогении и систематики. - Владивосток, 1969. - С. 12-30.
145. Краснигский А.М., Гусев А.А., Елисеева В.И. и др. Принципы охраны и современное состояние травяных

экосистем европейской лесостепи // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках степных и пустынных зон: Тез. докл. Всес. совещ., 21-25 мая 1984 г., Аскания-Нова, - М., 1984. - С. 131-135.

146. Кривоуцкий Д.А. Почвенная фауна - биоиндикатор радиоактивных загрязнений // Радиоэкология почвенных животных. - М., 1985. - С. 5-52.
147. Кривоуцкий Д.А., Тихомиров Ф.А., Федоров Е.А. Биоиндикация и экологическое нормирование // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. - М., 1987. - С. 18-26.
148. Кривоуцкий Д.А., Усачев В.Л., Кожевникова Т.Л., Бакуров А.С. Влияние загрязнения почвы  $^{241}\text{Am}$  на мезофауну лугового биоценоза // Докл. АН СССР. - 1989. - 305, № 1. - С. 241-244.
149. Кривошеина М.Г. К биологии мух-береговушек (Diptera, Ephydridae) в антропогенных ландшафтах пустынной зоны // Науч. докл. высш. школы. Биол. н. - 1986. - № 5. - С. 40-43.
150. Кривошеина М.Г. Индикационное значение личинок мух-береговушек (Diptera, Ephydridae) // Двукрылые насекомые: систематика, морфология, экология. - Л., 1987. - С. 56-58.
151. Кривошеина Н.П. Влияние избыточного увлажнения на формирование комплексов ксилофильных насекомых // Сообщества ксилофильных насекомых в условиях избыточного увлажнения. - М., 1987. - С. 76-85.
152. Кривошеина Н.П. О формировании комплекса насекомых ксилофагов на осваиваемых землях по траве Каракумского канала // Успехи совр. биол. - 1987. - 104, № 1. - С. 121-131.
153. Крицкая И.Г. Изменения в группировках саранчовых в рекреационной зоне Подмосквья // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосквья. - М., 1982. - С. 57-60.
154. Кряжева Л.П., Дормидонтова Г.Н., Бькова Е.П., Овсянникова Е.И. и др. Влияние полосного возделывания культур на распределение насекомых // Экология. - 1985. - № 4. - С. 82-85.
155. Кузина З.Р. Мезофауна полос отвода автомобильных дорог: Автореф. дисс... канд. биол. н. - М., 1985. - 16 с.

156. Кузина З.Р., Миноранский В.А. Отношение почвенно-подстилочных беспозвоночных к автотранспортному загрязнению // Проблемы почвенной зоологии. Т. 1. - Ашхабад, 1984. - С. 160-161.
157. Кузнецов В.И., Козлов М.В., Сексяева С.В. К систематике и филогении минирующих молей сем. *Gracillariidae*, *Bucculatricidae* и *Lyopetiidae* (Lepidoptera) с учетом функциональной и сравнительной морфологии гениталий самцов // Чешуекрылые фауны Северного Вьетнама: Тр. Зоол. ин-та АН СССР, Т. 176, - Л., 1988. - С. 52-71.
158. Кузнецов В.Н. Итоги интродукции Дальневосточных кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) в Закавказье // Тез. докл. 1 Закавк. конф. по энтомол., 17-19 ноября 1986 г., Ереван. - Ереван, 1986. - С. 113-116.
159. Кузнецов В.Н., Пантюхов Г.А. Экология сахалинского хилокоруса *Chilocorus kuwanae* Silv. (Coleoptera, Coccinellidae) и акклиматизация в условиях Аджарской АССР // Роль насекомых в биоценозах Дальнего Востока, - Владивосток, 1988. - С. 48-54.
160. Куликова Б.Г. Особенности распространения кокцид в городских насаждениях // Экология и защита леса, - Л., 1986. - С. 36-40.
161. Кунина И.М. Влияние озона на растения // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 9. - Л., 1986. - С. 44-86.
162. Ландсберг Г.Е. Климат города. - Л., 1983. - 248 с.
163. Лапиня И.М., Мелецис В.П., Спуньгис В.В., Штернбергс М.Т. Интерпретация изменения видового разнообразия сообщества почвенных беспозвоночных при загрязнении почвы индустриальными кальцийсодержащими выбросами // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду: Тез. докл. Всес. школы. 4-8 декабря 1984, Звенигород. - Пушкино, 1984. - С. 114-116.
164. Лаук Ю. Влияние удобрений на интенсивность лета гороховой плодожорки // Защита растений и охрана природы: Тез. докл. науч.-произв. конф. по защите раст. в респ. Прибалтики и Белоруссии, Догнува-Академия, 5-6 июля 1989 г. Ч. 1. - Вильнюс, 1989. - С. 47-48.



165. Легогай М.В. Из опыта применения трихограммы обыкновенной в защите капусты от капустной совки // Вопросы охраны и рационального использования растительного и животного мира Украинских Карпат. - Ужгород, 1988. - С. 109-112.
166. Литвинова А.Н., Бирг В.С. Изменение соотношения массы и длины тела у гусениц сосновой пяденицы под действием атмосферных выбросов нефтеперерабатывающего завода // Вестн. АН БССР. Сер. биол. н. - 1987. - № 3. - С. 111-113.
167. Лобанов А.М. Эволюция двукрылых в период антропогенеза // Двукрылые насекомые и их значение в сельском хозяйстве. - Л., 1987. - С. 67-70.
168. Луйк А. Влияние минеральных удобрений на численность популяций насекомых // Проблемы современной экологии. Экологические аспекты охраны окружающей среды в Эстонии: Тез. 2 респ. экол. конф. Тарту, 8-10 апреля 1982. - Тарту, 1982. - С. 87.
169. Лукашев К.И., Бвгухович И.Л., Лукашев В.К. Флор в природной среде Белоруссии // Докл. АН БССР. - 1989. - 33, № 3. - С. 249-252.
170. Лысенко Н.Н. Трофические реакции гусениц лугового мотылька (*Pyrausta sticticalis*) при воздействии инсектицидами и биопрепаратами // Зоол. ж. - 1986. - 66, № 10. - С. 1499-1508.
171. Мазинг В. Проблемы экологии города // Город и экология: Междунар. совещ. по экол. подходу к планированию городов. Суздаль, СССР, 24-30 сентября 1984. Т. 1. - М., 1987. - С. 145-150.
172. Макаркин В.Н. Влияние условий большого города на видовой состав сетчатокрылых (*Neuroptera*) // Экология. - 1985. - № 4. - С. 90-91.
173. Максимова С.Л., Бирг В.С. Изменение гемограммы сосновой пяденицы *Vupalus pinarius* L. в районе действия нефтеперерабатывающего завода // Вестн. АН БССР. Сер. биол. н. - 1990. - № 2. - С. 109-110.
174. Мариковская Т.П., Шербакова Т.П. Осы в искусственных гнездовьях // Защита раст. - 1989. - № 6. - С. 29-31.
175. Муаринь А.М., Раман К.К. Зеленые насаждения в городе // Окружающая среда крупного города. - Л., 1988. - С. 45-69.

176. Метлицы В.П. Биоиндикационное значение коллембол (*Collembola*) при загрязнении почвы березняка-кисличника кальцийсодержащей пылью // Загрязнение природной среды кальцийсодержащей пылью. - Рига, 1985. - С. 149-209.
177. Мимонов Е.В. Дневные бабочки Пушкина и его окрестностей и их распределение по биотопам // Экология малого города: Программа "Экополис". - Пушкино, 1981. - С. 86-100.
178. Миноранский В.А. Орошение и фауна. - Ростов н/Д., изд-во Ростовского ун-та, 1987. - 221 с.
179. Миноранский В.А. Формирование и морфологические адаптации популяции песчаного медляка в пойме Нижнего Дона после строительства Цимлянского водохранилища // Проблемы почвенной зоологии: Матер. докл. 9 Всес. совещ. - Тбилиси, 1987. - С. 185-186.
180. Миноранский В.А. Защита орошаемых полевых культур от вредителей. - М.: Агропромиздат, 1989. - 206 с.
181. Миноранский В.А., Кузина З.Р. Влияние загрязнения среды автотранспортом на размножение и развитие песчаного медляка (*Opatrum sabulosum* L.) // Науч. докл. высш. школы. Биол. н.- 1984. - № 11. - С. 43-51.
182. Миноранский В.А., Кузина З.Р. Морфометрические изменения песчаного медляка (*Opatrum sabulosum* L.) под влиянием выбросов автотранспорта // Антропогенные воздействия на популяции животных. - Волгоград, 1986 - С. 10-21.
183. Молодова Л.П. Формирование сообщества крупных почвенных беспозвоночных в дубраве под влиянием прогона скога // Тез. докл. VIII Всес. зоогеограф. конф., Ленинград, 6-8 февраля 1985. - М., 1984. - С. 111-113.
184. Молодова Л.П. Жуки-герпегобии небольших городов Гомельской области в Белоруссии // Проблемы почвенной зоологии: Матер. докл. 9 Всес. совещ. - Тбилиси, 1987. - С. 190-191.
185. Мухитдинов М. Влияние дефолиантов на численность полезных компонентов в хлопковом агробиоценозе // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. н. - 1986. - № 1. - С. 50-54.

186. Мэннинг У. Дж. Федер У.А. Биомониторинг загрязнения атмосферы с помощью растений: Пер. с англ. - Л.: Гидрометеоиздат, 1985. - 114 с.
187. Надворный В.Г. Фауна почвенных насекомых пойменных биотопов среднего Днепра и ее изменение в связи с созданием искусственных водохранилищ // Матер. VII Междунар. симп. по энтомофауне Средней Европы, - Ленинград, 19-24 сент. 1977 Л., 1979. - С.104-107.
188. Надворный В.Г. Фауна некоторых групп беспозвоночных пойменных островов Днепра и влияние на нее антропогенных и абиотических факторов // Вестн. зоол. - 1982. - № 4. - С. 30-35.
189. Надворный В.Г. Изменение мезофауны пойменных биотопов Днепра в связи с созданием каскада искусственных водохранилищ // Тез. докл. VIII Всес. зоогеограф. конф., Ленинград, 6-8 февраля 1985. - М., 1984. - С. 113-115.
190. Надворный В.Г. Изменение состава почвенной мезофауны при дренажном осушении // Животный мир Белорусского Полесья, охрана и рациональное использование: Тез. докл. 4 обл., итог. науч. конф., Гомель, 1985. - Гомель, 1985. - С. 109-110.
191. Надворный В.Г. Жужелицы пастбищ долины Нижнего Днепра // Рациональное использование, охрана, воспроизводство биологических ресурсов и экологическое воспитание: Тез. респ. конф., Запорожье, 27-29 сентября 1988. - Запорожье, 1988. - С. 221-222.
192. Насырова С.Р. Влияние выпаса на фауну прямокрылых насекомых пастбищ степного Прииртышья // Борьба с насекомыми-вредителями кормовых культур и пастбищных растений. - Алма-Ата, 1987. - С. 72-86.
193. Насырова С.Р., Дубатовов В.В., Сергеев М.Г. Основные направления антропогенной трансформации фаун и сообществ прямокрылых и булавовусых чешуекрылых насекомых в степях и лесостепях Западной Сибири // Тез. докл. VIII Всес. зоогеограф. конф., Ленинград, 6-8 февраля 1985. - М., 1984. - С. 115-116.
194. Никаноров А.М., Пантюхин Я.В., Коханая С.И., Заволженский М.В. Об одном аксиоматическом подходе к нормированию воздействия на экологические системы // Докл. АН СССР. - 1990. - 310, № 1. - С. 250-252.

195. Окружающая среда / Рябчиков А.М., Альтшулер И.И., Горшков С.П. и др. - М., 1983. - 175 с.
196. Орлов В.Н. Возможность использования электрических полей для управления поведением насекомых // Матер. Всес. науч. конф. по практ. использованию поведенческих реакций насекомых, Кишинев, 20-22 сентября 1988 г. - Кишинев, 1989. - С. 89-93. (Рукопись деп. в МолдНИИТИ 24.03.1989, № 1100-М89).
197. Орлов В.М., Бабенко А.С. Влияние электрического поля высоковольтных ЛЭП на наземных беспозвоночных // Экология. - 1987. - № 6. - С. 3-10.
198. Орлов В.М., Брагин Н.И., Тучак С.Г. Особенности индивидуального развития насекомых в электрическом поле промышленной частоты // Науч. докл. высш. школы. Биол. н. - 1985. - № 7. - С. 29-31.
199. Орлов В.М., Тучак С.Г., Чемерис В.А. Влияние линий электропередач на поведение насекомых // Тез. докл. IX съезда Всес. энтомоп. о-ва, Киев, 2-5 октября 1984 г. Ч. 2. - Киев, 1984. - С. 82.
200. Орлов В.М., Тучак С.Г., Чемерис В.А. Влияние линий электропередач на полет насекомых // Науч. докл. высш. школы. Биол. н. - 1986. - № 1. - С. 60-62.
201. Орлов В.М., Чемерис В.А. Влияние электрического поля промышленной частоты на локомоторную активность кровососущих комаров // Там же. - 1988. - № 7. - С. 35-41.
202. Орлов В.М., Чемерис В.А. Влияние электрического поля промышленной частоты на поведение кровососущих комаров // Зоол. ж. - 1988. - 67, № 9. - С. 1333-1339.
203. Остафийчук В.Г., Некулисяну З.З. *Philonthus spinipes* Sharp. (Coleoptera, Staphylinidae) - вид с расширяющимся ареалом // Почвенная фауна и почвенные плодородие: Тр. 9. Междунар. колл. по почв. зоол., Москва, август 1985. - М., 1987. - С. 415-416.
204. Павлов Б.К. Механизмы популяционных адаптаций животных к действию антропогенных факторов // Пробл. охр. природы.: Тез. докл. к конф. - Байкальск, 1984. - С. 27-28.
205. Павлюк Р.С., Сгражник Л.В. Основные вредители древесных насаждений г. Львова // Ред. ж. "Вестн. зоол."

- Киев, 1985. - 5 с. - (Рукопись деп. в ВИНТИ 10.04.1985, № 2407-85Деп).
206. Песенко Ю.А. Люцерновая пчела-листорез *Megachile rotundata* и ее разведение для опыления люцерны. - Л.: Наука, 1982. - 136 с.
207. Петрожицкая Л.В., Смирнова Г.А., Тибагина И.А., Харитонов А.Ю. Экологическая оценка влияния аэрозольных инсектицидов на насекомых травяного яруса агроценозов Северного Казахстана // Антропогенные воздействия на сообщества насекомых. - Новосибирск, 1985. - С. 75-96.
208. Пидипенко А.Ф., Смирнов Ю.Б., Шимкина М.А., Надева Н.В. О влиянии стоков промышленных предприятий на размещение почвообитающих беспозвоночных в прибрежных экосистемах степного Приднепровья // Животный мир Белорусского Полесья, охрана и рациональное использование: Тез. докл. 4 обл., итог. науч. конф., Гомель, 1985. - Гомель, 1985. - С. 124-125.
209. Плющ И.Г. Фауна булавоусых чешуекрылых Украинского Полесья и тенденции ее изменения под влиянием мелиорации // Там же. - С. 126-127.
210. Повороженко В.В., Резер С.М., Казаров Ю.К. Транспорт и охрана окружающей среды // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. охрана природы и воспроизводство природных ресурсов. - 1980. - 7. - 120 с.
211. Покаржевский А.Д., Жулидов А.В., Михальцова З.А. Уровень концентрации микроэлементов в почвенных животных с заповедных территорий СССР // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. - М., 1987. - С. 210-214.
212. Пономарева И.А., Бегляров Г.А., Дубовский В.П. Действие  $\beta$ -излучения на свекловичную тлю *Aphis fabae* Scop. (Aphididae, Homoptera) // Радиобиология. - 1987. - 27, № 3. - С. 423-426.
213. Попов В.А. Антропогенные факторы эволюции млекопитающих // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. - 1971. - № 2. - С. 16-21.
214. Попова З.А., Попов К.И. Автотранспорт - источник загрязнения среды // Региональный экологический мониторинг. - М., 1983. - С. 29-33.
215. Поповичев Б.Г. Популяции кормобионтов в техногенных экосистемах // Экология и защита леса. - Л., 1987. - С. 10-14.

216. Последствия ядерной войны: воздействие на экологию и сельское хозяйство (Пер. с англ.) / Харуэлл М., Харчинсон Т., Кроппер У. и др. - М.: Мир, 1988. - 551 с.
217. Почвенные беспозвоночные рекреационных ельников Подмосковья / Ред. Стриганова Б.Р.-М., 1989. - 224 с.
218. Пригоавко В.П. Жизненные формы насекомых как критерий при отборе видов-индикаторов для экологического мониторинга (на примере жужелиц - Coleoptera, Carabidae) // Энтомол. обзор. - 1984. - 63, № 1. - С.52-56.
219. Проект концепции Программы биосферных и экологических исследований АН СССР на период до 2015г. // Вестн. АН СССР. - 1988. - № 11. - С. 5-16.
220. Рагялис А.К. Дендрофаги в загазованных хвойных насаждениях // Пути ускорения научно-технического прогресса в лесном хозяйстве: Тез. докл. науч.-практ. совещ. Прибалт. республик и Белоруссии, Каунас, 26-27 июня 1986 г. Секц. 1. - Каунас, 1986. - С. 102-104.
221. Развитие эволюционной теории в СССР (1917-1970-е годы) / Под ред. Микулинского С.Р., Полянского Ю.И. - Л.: Наука 1983. - 613 с.
222. Расницын А.П. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // Меловой биоценогический кризис и эволюция насекомых. - М., 1988. - С. 191-207.
223. Раганова М.П., Битюкова В.Р., Остапенко Л.С. Медико-географические проблемы загрязнения воздушно-го бассейна городских агломераций // Вестн. МГУ, Сер. 5. География. - 1989. - № 2. - С. 65-72.
224. Рафес П.М., Гниненко Ю.И. Эволюция березовой пяденицы // Природа. - 1989. - № 2. - С. 74-80.
225. Рекк Н.Г. Изменение карабидофауны (Coleoptera, Carabidae) под антропогенным влиянием (на примере г. Тбилиси и его окрестностей) // Изв. АН ГССР. - Сер. биол. - 1987. - 13, № 3. - С. 193-199.
226. Ровинский Ф.Я., Бгоров В.И. Озон, окислы азота и серы в нижней атмосфере. - Л., 1986. - 183 с.
227. Рожков А.С., Михайлова Т.А. Действие фторсодержащих эмиссий на хвойные деревья. - Новосибирск: Наука, 1989. - 159 с.

228. Рудкова А.А. Пути воздействия загрязнения атмосферы соединениями серы на наземные растения // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 4. - Л., 1981. - С. 94-121.
229. Рудкова А.А., Семенов С.М. Модельная оценка влияния алюминия на продуктивность высших растений в связи с закислением почв // Там же. - Т. 8. - Л., 1985. - С. 220-239.
230. Рябинин Н.А., Ганин Г.Н. Трансформация сообществ почвенных беспозвоночных под влиянием сернокислотного производства // Проблемы почвенной зоологии: Матер. докл. 9 всес. совещ. - Тбилиси, 1987. - С. 247-248.
231. Рябинин Н.А., Ганин Г.Н., Паньков А.Н. Об устойчивости почвенной биоты к загрязнению сернистым ангидридом // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. - М., 1987. - С. 279-284.
232. Рябинин Н.А., Ганин Г.Н., Паньков А.Н. Влияние отходов сернокислотного производства на комплексы почвенных беспозвоночных // Экология. - 1988. - № 6. - С. 29-37.
233. Садекова Л.Х., Шафигуллина С.М. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) на островах Куйбышевского водохранилища // Почвенная фауна и почвенное плодородие: Тр. 9 Междунар. колл. по почв. зоол., Москва, август 1985. - М., 1987. - С. 454-455.
234. Садыков О.Ф. Популяционные аспекты экогексикологии // Экогексикология и охрана природы. - М., 1988. - С. 108-126.
235. Садыков О.Ф., Любашевский Н.М., Богачева И.А., Троценко Г.В. и др. Некоторые экологические последствия техногенных выбросов фтора // Проблемы антропогенного воздействия на окружающую среду. - М., 1985. - С. 43-53.
236. Самосова С.М., Артемьева Т.И. Реакция почвенных животных и микроорганизмов на загрязнение нефтью и засоление пластовыми водами // Проблемы почвенной зоологии. - Минск, 1978. - С. 207-208.
237. Сапунов В.Б. Адаптация к перемене экологических условий и фенотипическая изменчивость // Ж. общ. биол. - 1983. - 44, № 4. - С. 557-567.
238. Сатеев А.Ф. Формирование фауны насекомых и клещей интродуцированных растений Карагандинского промыш-

- ленного района // Бюл. Пл. ботан. сада АН СССР. - 1986. - № 143. - с. 73-75.
239. Седов А.М. Влияние рекреации и загазованности воздушного бассейна на пораженность лесов вредителями // Растительность и животное население Москвы и Подмосковья. - М., 1978. - С. 51-52.
240. Селиховкин А.В. Воздействие некоторых атмосферных поллютантов на развитие непарного шелкопряда // Экология и защита леса. Вып. 6. - Л., 1981. - С. 60-64.
241. Селиховкин А.В. Влияние промышленного загрязнения воздуха на хвоелистогрызущих насекомых: Автореф. дисс... канд. биол. н. - Л., 1985. - 15 с.
242. Селиховкин А.В. Факторы, регулирующие плотность популяций чешуекрылых в зоне промышленного загрязнения // Экология и защита леса. - Л., 1985. - С. 123-127.
243. Селиховкин А.В. Березовый семяед в условиях сильного промышленного загрязнения воздуха // Там же. - Л., 1986. - С. 48-51.
244. Селиховкин А.В. Формирование специфических энтомокомплексов филофагов в условиях интенсивного промышленного загрязнения // Там же. - Л., 1987. - С. 5-10.
245. Селиховкин А.В. Влияние промышленного загрязнения воздуха на насекомых-филофагов // Докл. на 39-м ежегодн. чтении памяти Н.А. Холодковского, 4 апреля 1986. - Л., 1988. - С. 3-42.
246. Селиховкин А.В. Стволовые насекомые в загазованных сосняках // Экология и защита леса. - Л., 1988. - С. 64-67.
247. Селиховкин А.В. Загрязнение воздуха и состояние популяций некоторых минирующих чешуекрылых насекомых // Там же. - Л., 1989. - С. 70-73.
248. Семяшкина Т.М. Влияние повышенного фона радиации на почвенное население (мезофауна) // Проблемы почвенной биологии: Матер. докл. 8 всес. совещ. Т. 2. - Ашхабад, 1984. - С. 88-89.
249. Семяшкина Т.М. Влияние повышенного содержания в почве горючих и урана на почвенную фауну // Радиэкология почвенных животных. - М., 1985. - С. 144-147.



250. Семяшкина Т.М. Влияние повышенного содержания в почвах урана на почвенных беспозвоночных // Экогосихология и охрана природы. - Рига, 1988. - С. 157-158.
251. Сергеев М.Г. Особенности сообществ и популяционных структур прямокрылых насекомых (Insecta, Orthoptera) в условиях города диффузного типа // Изв. СО АН СССР. - 1984. - № 131 - С. 122-125.
252. Сергеев М.Г. Формирование сообществ прямокрылых насекомых на газонах города диффузного типа (на примере Новосибирского Академгородка) // Антропогенные воздействия на сообщества насекомых. - Новосибирск, 1985. - С. 105-112.
253. Сергеев М.Г. Закономерности формирования сообществ прямокрылых насекомых в урбоценозах // Ж. общ. биол. - 1987. - 48, № 2. - С. 230-237.
254. Сергеев М.Г. Дневная активность булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) в условиях диффузного города // Экология. - 1989. - № 2. - С. 82-85.
255. Сергеев М.Г., Дубатов В.В. Особенности сообществ булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) в условиях города диффузного типа (на примере Новосибирского Академгородка) // Ландшафтная экология насекомых. - Новосибирск, 1988. - С. 75-80.
256. Сергиевский С.О. Полифункциональность и пластичность генетического полиморфизма (на примере популяционно-меланизма двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L.)) // Ж. общ. биол. - 1985. - 46, № 4. - С. 491-502.
257. Сергиевский С.О., Захаров И.А. Изучение генетического полиморфизма популяций двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L.) Ленинградской области. Сообщ. 2. Состав популяций г. Ленинграда // Генетика. - 1983. - 19, № 4. - С. 243-263.
258. Сигал И.Я. Показатели оценки газовых выбросов промышленных предприятий // Проблемы контроля и защиты атмосферы от загрязнения. Вып. 5. - Киев, 1979. - С. 23-27.
259. Сигида С.И. Влияние орошения на фауну жужелиц агроценозов Ставрополя // Проблемы почвенной зоологии: Матер. докл. 9 всеос. совещ. - Тбилиси, 1987. - С. 262-263.

260. Слепян Э.И. Фитогигиена – раздел общей и сравнительной гигиены, ее обоснование и значение для сохранения биосферы, сельского и лесного хозяйства и здравоохранения // Проблемы фитогигиены и охрана окружающей среды. – Л., 1981. – С. 5–75.
261. Слепян Э.И. Химические средства в сельском, лесном и рыбном хозяйстве и в зеленном строительстве и проблема нарушения и восстановления экологических систем /Охрана природы и применение химических средств в сельском и лесном хозяйстве.– Л., 1981.– С. 5–34.
262. Слепян Э.И. Система патогенных агентов, факторов риска и патогенных ситуаций в аспекте естественно-научной картины Мира // Биологическая индикация в антропоэкологии: Матер. 2. Всес. совещ. по космической антропоэкологии, Ленинград, 2–6 июня 1984. – Л., 1984. – С. 6–62.
263. Слепян Э.И. Стратегии озеленения, категории растений-озеленителей и проблемы сохранения и оздоровления городской природной среды // Озеленение, проблемы фитогигиены и охрана городской природной среды. Л., 1984. – С. 138–230.
264. Смирнова Т.П. Изменение фауны саранчевых суходольных лугов под влиянием хозяйственной деятельности // Тез. докл. IX съезда Всес. энтомоп. о-ва, Киев, 2–5 октября 1984 г. Ч. 2. – Киев, 1984. – С. 163–164.
265. Соколов В.Е., Кривошукский Д.А., Усачев В.Л. Дикие животные в глобальном радиологическом мониторинге. – М., 1989. – 150 с.
266. Спуньгис В.В. Галлицы – биоиндикаторы загрязнения лесных биогеоценозов соединениями кальция // Загрязнение природной среды кальцийсодержащей пылью. – Рига, 1985. – С. 127–141.
267. Стадницкий Г.В. Растительноядные наземные насекомые и загрязнение среды // Биологические методы оценки природной среды. – М., 1978. – С. 58–77.
268. Стадницкий Г.В., Гребенщикова В.П. Растениеядные насекомые в городской среде // Озеленение, проблемы фитогигиены и охрана городской природной среды. – Л., 1984. – С. 60–69.
269. Старобогатов И.Я. Проблема видообразования // Итоги науки и техн. ВИНТИ, Сер. Общая геология. – 1985. – 20. – 96 с.

270. Стебаева С.К., Шестопалова Л.В. Влияние аэрозольных химических обработок метафосом на сообщества коллембол (Insecta, Collembola) зерновых полей Северного Казахстана // Антропогенные воздействия на сообщества насекомых. - Новосибирск, 1985. - С. 5-37
271. Степанов А.М. Методология биоиндикации и фонового мониторинга экосистем суши // Экогтоксикология и охрана природы. - М., 1988; - С. 28-108.
272. Степанов А.М., Черненкова Т.В., Коробов Е.Д., Усачев В.Л. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) как биоиндикаторы // Почвенная фауна и почвенная плодородие: Тр. 9 Междунар. конф. по почв. зоол., Москва, август 1985. - М., 1987. - С. 493-494.
273. Стовбчатый В.Н. Влияние орошения на почвенную энтомофауну в зоне Краснознаменной оросительной системы (УССР) // Вестн. зоол. - 1987. - № 6, С. 52-55.
274. Стовбчатый В.Н., Гринкевич Г.Н. Формирование комплексов почвенной энтомофауны в условиях орошаемого земледелия юга Украины // Проблемы почвенной зоологии: Матер. докл. 9 Всес. совещ. - Тбилиси, 1987. - С. 284-285.
275. Суворов А.А. Муравьи в условиях рекреационной нагрузки // Почвенная фауна и почвенное плодородие: Тр. 9-Междунар. конф. по почв. зоол., Москва, август 1985. - М., 1987. - С. 499-501.
276. Сухорученко Г.И., Недиров Д. Влияние современных инсектицидов на вредную и полезную энтомофауну хлопчатника // Бюл. ВНИИ защиты раст. - 1985. - № 60. - С. 7-12.
277. Танский В.И. Взаимосвязи насекомых и растений в биогео- и агроценозах /// Общая энтомология: Тр. Всес. энтомол. о-ва. Т. 68. - Л., 1986. - С. 134-137.
278. Танский В.И. Биологические основы вредности насекомых, - М.: Колос, 1988. - 182 с.
279. Тарасов А.И. Рекреационное лесопользование. - М., М.: Колос, 1986. - 176 с.
280. Теоретические основы биологической борьбы с амброзией: Тр. зоол. ин-та АН СССР. - Т. 189, / Под ред. Ковалева О.В., Белокобыльского С.А. - Л., 1989. - 240 с.

281. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воройцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. - М.: Наука, 1977. - 297 с.
282. Ткаченко А.К. Антропоические изменения состава ка-  
рабидофауны пойменных биотопов р. Южного Буга // Рациональное использование, охрана, воспроизводство биологических ресурсов и экологическое воспитание: Тез. респ. конф., Запорожье, 27-29 сентября 1988. - Запорожье, 1988. - С. 231-232.
283. Толстова Ю.С. Инсектоакарициды в агроценозе пло-  
дового сада // Агроценогические аспекты защиты рас-  
тений. - М., 1984. - С. 42-49.
284. Толстова Ю.С. Пестициды как фактор воздействия на  
фауну членистоногих многолетних плодовых насажде-  
ний // Докл. на 40 ежегодн. чтении памяти Н.А. Хо-  
лодковского, Ленинград, 2 апреля 1987 г. - Л.,  
1988. - С. 41-62.
285. Толстова Ю.С., Аганов Н.М. Действие химических  
средств защиты растений на фауну членистоногих пло-  
дового сада. 1. Долговременное воздействие пести-  
цидов на агроценоз // Энтомол. обзор. - 1982. -  
61, № 3. - С. 441-453.
286. Толстова Ю.С., Аганов Н.М. Действие химических  
средств защиты растений на фауну членистоногих  
плодового сада. 2. Непосредственное воздействие ин-  
сектоакарицидов на агроценоз // Там же. - 1985.  
- 64, № 2. - С. 243-253.
287. Трофимов В.Н. Стволовые насекомые как биоиндика-  
торы состояния лесной среды // Охрана лесных эко-  
систем и рациональное использование лесных ресур-  
сов. 1. Защита леса и охрана живой природы: Тез.  
докл. - М., 1984. - С. 36.
288. Углекислый газ в атмосфере: Пер. с англ. / Под  
ред. Баха В., Крейна А., Берже А., Лонгеро А.-М.:  
Мир, 1987. - 534 с.
289. Уждавини Э.Р. Токсикология органических соедине-  
ний серы. - Рига, 1986. - 196 с.
290. Успенская И.М. Влияние отдыха городского населе-  
ния на окружающую среду (на примере пригородных  
лесов СССР) // Охрана и улучшение городской среды.  
М., 1988. - С. 148-171.
291. Углянская С.В. Спектры жизненных форм жуужелиц  
(Coleoptera, Carabidae) в различных агроландшафтах  
попустыни // Экология жизненных форм почвенных  
и наземных членистоногих. - М., 1986. - С. 68-74.

292. Фасулаги С.Р. Полиморфизм и популяционная структура колорадского жука в европейской части СССР // Экология. - 1985. - № 6. - С. 50-55.
293. Фасулаги С.Р. Взаимосвязь внешнего и экологического полиморфизма колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say. (Coleoptera, Chrysomelidae): Тр. Всес. энтомол. о-ва, Т. 68 // Общая энтомология. - Л., 1986. - С. 122-125.
294. Федоренко А.П. Пестициды как фактор естественного отбора // Вестн. зоол. - 1982. - № 5. - С. 3-9.
295. Филагова Л.Д. Пространственное изменение структуры стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в зоне техногенной эмиссии / Проблемы почвенной зоологии: Матер. докл. 8 Всес. совещ. Т. 2. - Ашхабад, 1984. - С. 137.
296. Фитотоксичность органических и неорганических загрязнителей: Проблемы промышленной ботаники / Тарабрин В.П., Кондратьев Е.Н., Башкагов В.Г. и др. - Киев: Наукова думка, 1986. - 216 с.
297. Фомичев А.И. Направления изменения экологических групп жесткокрылых Катмькии под действием антропогенных факторов // Животный мир Белорусского Полесья, охрана и рациональное использование: Тез. докл. 4 обл. итог конф., Гомель, 1985. - Гомель, 1985. - С. 163-164.
298. Фомичев А.И. Смена питания у жесткокрылых как фактор микроэволюции // Проблемы почвенной зоологии: Матер. докл. 9 Всес. совещ. - Тбилиси, 1987. - С. 314.
299. Францевич Л.И. Пространственная ориентация животных. - Киев: Наукова думка, 1986. - 198 с.
300. Фролов А.Н. Биогаксономический анализ вредных видов рода *Ostrinia* Нвн. // Этология насекомых: Тр. Всес. энтомол. о-ва, Т. 66. - Л., 1984. - С. 4-100.
301. Фролов А.Н. Изменчивость насекомых-фитофагов по растениям-хозяевам на примере видов рода *Ostrinia* в связи с вопросами иммунитета сельскохозяйственных культур к вредителям // Устойчивость сельскохозяйственных культур к вредителям и проблемы защиты растений. - Л., 1985. - С. 22-27.
302. Халилов Б.Б. Формирование вредной энтомофауны на виноградниках // Защита раст. - 1987. - № 10. - С. 30.

303. Ханбеков Р.И., Дарховский Л.Ш. Изучение устойчивости лесных биоценозов вдоль автомобильных дорог // Эксперимент и тематическое моделирование в изучении биогеоценозов лесов и болот: Тез. докл. Всес. совещ., Западная Двина, 4-6 августа 1987. - М., 1987. - С. 197-199.
304. Хачагрян А.Г. Действие электрического раздражения при изучении физиологического механизма фотопериодической реакции насекомых // Ред. "Биол. журн. Армении". - Ереван, 1987. - 11 с. - (Рукопись деп. в ВИНТИ 07.08.1987, № 5754-В87).
305. Холмунинов А. Изменение фауны цикадовых Голодной степи в связи с ее освоением // Узб. биол. ж. - 1987. - № 4. - С. 47-49.
306. Хогько Э.И. Влияние выбросов нефтеперерабатывающих заводов на структуру сообществ жуков лесных биоценозов // Ред. ж. "Изв. АН БССР. Сер. биол. н." - Минск, 1986. - 31 с. (Рукопись деп. в ВИНТИ 08.04.01986, № 2501-В86).
307. Хогько Э.И. Индикаторная роль стафилинид при загрязнении лесных биоценозов промышленными выбросами // Там же. - Минск, 1988. - 15 с.: (Рукопись деп. в ВИНТИ 23.03.1988, № 2225-В88).
308. Хогько Э.И., Литвинова А.Н., Панкевич Т.П., Молчанова Р.В. и др. Изменения, вызываемые мелкоразмерной энтомокомплексами дубрав Белорусского Полесья // Матер. VII Междунар. симп. по энтомофауне Средней Европы. - Л., 1979. - С. 90-93.
309. Хогько Э.И., Вегрова С.Н., Магвеевко А.А., Чумаков Л.С. Почвенные беспозвоночные и промышленные загрязнения. - Минск, Наука и техника, 1982. - 264 с.
310. Хогько Э.И., Зайко С.М., Вегрова С.Н., Пахолкина Н.В. Индикаторная оценка почвенных беспозвоночных при осушении болот Белорусского Полесья // Почвенная фауна Северной Европы. - М., 1987. - С. 124-133.
311. Хрынова Т.Р. Вредная энтомофауна древесно-кустарниковых интродуцентов в Горьковской области. Вредители растений семейств, отсутствующих в местной флоре // Наземные и водные экосистемы. Вып. 9. - Горький, 1985. - С. 82-87.
312. Хрынова Т.Р. Вредная энтомофауна древесно-кустарниковых интродуцентов в Горьковской области. Вреди-

- тели растений семейств кленовых, березовых, жимолостных, бобовых, крыжовниковых, горгониевых, розовых, ивовых // Там же. - Вып. 11. - Горький, 1988. - С. 48-62.
313. Чайка В.Н. Исследование влияния инсектицидов, ионизирующих излучений и иммобилизующих агентов на обоняние яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* L.: Автореф. дисс., канд. биол. н. - Харьков, 1978-22 с.
314. Чернова О.Ф., Черненко Т.В. Биоиндикация и итоги осуществления всесоюзной и международной программ // Успехи совр. биол. - 1989. - 107, № 3. - С. 472-474.
315. Черныш С.И., Лухтанов В.А. Неспецифическая устойчивость и отбор на резистентность к инсектицидам у комнатной мухи (*Musca domestica*) // Зоол. ж. - 1985. - 64, № 1. - С. 53-60.
316. Чернышенко А.В. К вопросу о распределении комплекса почвенных ногохвосток лесных массивов Западного Донбасса, нарушенных подтоплением. // Охрана и рациональное использование защитных лесов степной зоны. - Днепропетровск, 1987. - С. 103-106.
317. Чесноков Н.И. Аклиматизация диких животных и эволюция. - М., 1987. - 7 с. - (Рукопись деп. в ВИНТИ 26.02.1987, № 1398-В87).
318. Чичев А.В. "Флористическое загрязнение" Подмоскovie // Состояние, перспективы изучения и проблемы охраны природных территорий Московской области. - М., 1988. - С. 69-70.
319. Чуканов В.С., Жангиев Р.Д. Акустические методы борьбы с медведками // Матер. Всес. науч. конф. по практ. использованию поведенческих реакций насекомых, Кишинев, 20-22 сентября 1988 г. - Кишинев, 1989. - С. 107-111. (Рукопись деп. в МолдНИИТИ 24.03.1989, № 1100-М89).
320. Чумаков Л.С. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) лесных биоценозов в условиях воздействия промышленных выбросов // Ред. ж. "Изв. АН БССР. - Сер. биол. н." - Минск, 1988. - 33 с. (Рукопись деп. в ВИНТИ 23.03.1988, № 2228-В88).
321. Чумаков Л.С. Сообщества жужелиц подлесья многолетних трав в условиях воздействия промышленных выбросов химкомбината // Там же. - Минск, 1989. -

45 с. (Рукопись деп. в ВИНТИ 30.16.1989,  
№ 4349-В89).

322. Шапиро И.Д. Иммунитет полевых культур к насекомым и клещам. - Л.: Наука, 1986. - 321 с.
323. Шварц С.С. Экологические основы охраны биосферы // Вестн. АН СССР. - 1973. - № 9. - С. 35-45.
324. Швецов А.Н. К фауне г. Москвы // Состояние, перспективы изучения и проблемы охраны природных территорий Московской области. - М., 1988. - С. 65-67.
325. Шилов И.И., Пузаченко Ю.Г., Уткин А.И., Чернов Ю.И. и др. Современные проблемы антропогенной динамики биологических систем и задачи экологии // - Экология. - 1987. - № 5. - С. 3-8.
326. Штюбинг Л. Методология мониторинга на основе биоиндикаторов имиссионной нагрузки // Охрана природы, наука и общество: Матер. 1 Междунар. конгр. по биосферн. запов., Москва, 26 сентября - 2 октября 1983. - Т. 2. - М., 1987. - С. 125-133.
327. Шербакова Л.Н. Особенности формирования энтомокомплексов ели в условиях промышленного загрязнения // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов. 1. Защита леса и охрана живой природы: Тез. докл. - М., 1984. - С. 28-29.
328. Экологическая оптимизация агроландшафта. - М.: Наука, 1987. - 240 с.
329. Экология урбанизированных территорий. - Казань, 1987. - 102 с.
330. Экотоксикология и охрана природы: Революция республиканского семинара, Юрмала, 16-18 февраля 1988. - Рига, 1988. - 6 с.
331. Юрьева Н.Д., Магвеева В.Г., Трапидо И.Л. Рекреационное воздействие на комплексы почвенных беспозвоночных в березняках Подмосквья // Лесоведение. - 1976. - № 2. - С. 27-34.
332. Яблоков А.В. Популяционная биология. - М., 1987. - 303 с.
333. Яновский В.М. Активность насекомых фитофагов в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. - 1988. - № 5. - С. 56-58.
334. Яновский В.М., Вшивкова Т.А. О ранней диагностике повреждения лесов выбросами тепловых электростан-



- ций // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов. 1. Защита леса и охрана живой природы: Тез. докл. - М., 1984. - С. 25.
335. Яншин А.Л. Глобальные последствия антропогенного воздействия на окружающую среду // Вестн. АН СССР. - 1989. - № 6. - С. 71-82.
336. Ahmad T.R. Response of irradiated adult males of carob moth *Ephestia calidella* (Guen.) to virgin female traps and effect of gamma radiation on the ability of the adult female moth to attract males//J. Appl. Entomol. - 1989. - 107, № 4. - P. 321-324.
337. Alderweireldt M. De fauna van een intensief begraasd weiland met aangrenzende weiderand en berm te Sint-Denijs-Westrem (Gent, België). 1. De loopkeverfauna (Coleoptera: Carabidae)//Phegea. - 1987. - 15, № 2. - P. 65-75.
338. Al-Hakkak Z.S., Hussain A.F. Physiological and genetical effects of lead and chromium on *Ephestia cautella*//J. Biol. Sci. Res. - 1988. - 19, № 3. - P. 429-440.
339. Alstad D.N., Edmunds G.F., Weinstein L.H. Effects of air pollutants on insect populations//Ann. Rev. Entomol. - 1982. - 27. - P. 369-384.
340. Altenkirch W., Heynen C., Huang P., Niemeyer H. Versuche zur Einbeziehung hügelbauender Roter Waldameisen (*Formica polytecta* F.) in die Prüfung unerwünschter Nebenwirkungen von Pflanzenbehandlungsmitteln//Z. Pflanzenkrankh. und Pflanzenschutz. - 1983. - 90, № 4. - S. 366-381.
341. Andersen J. Qualitative changes in the Norwegian carabid beetle fauna during the present century//Acta phytopathol. et entomol. hung. - 1987. - 22, № 1/4. - P. 35-44.
342. Arndt U., Bartholmess H., Schlutiger Chr. Bioindikatoren und ihr Einsatz in Waldschadensgebieten//Allg. Forst. Z. - 1986. - 41, № 1/2. - S. 3-5.
343. Arndt U., Nobel W., Schweizer B. Bioindikatoren. Möglichkeiten, Grenzen und neue Erkenntnisse. - Stuttgart, 1987. - 388 S.
344. Bährmann R. Untersuchungen zur Diversität und Stabilität der Dipterenfauna einer naturnähen und einer anthropogen beeinflussten Rasenkatena bei Jena/Thüringen//Zool. Jahrb. Syst. - 1985. - 112, № 2. - S. 235-248.
345. Baltenweiler W. "Waldsterben": forest pests and air pollution//Z. angew. Entomol. - 1985. - 99, № 1. - S. 77-85.
346. Banerjee T.C., Nazimuddin S., Sarkar P.K. Toxicity of quick lime to two grain beetles infesting raw rice//Bull. Grain

Technol. - 1985. - 23, № 1. - P. 22-27.

347. Bankowska R. Fly communities of the family Syrphidae in natural and anthropogenic habitats of Poland//Mem. zool. - 1980. - 33. - P. 1-94.
348. Baraniak E. Wpływ skażeń przemysłowych na liczebność *Argyresthia goeartella* L. (Lepidoptera, Argyresthiidae)//Parki narodowe i rezerваты przyrody. - 1985. - 6, № 1. - P. 95-100.
349. Baraniak E., Stachowiak P. Effect of industrial pollutions on the abundance of *Ocnerosoma piniariellum* Zell. (Lepidoptera, Yponomeutidae)//Badania fizjogr. Pol. zach. Ser. C. Zool. - 1988. - 37. - P. 57-60.
350. Bartlett B.R. The action of certain "inert" dust materials on parasitic Hymenoptera//J. Econ. Entomol. - 1951. - 44, № 6. - P. 891-896.
351. Basedow Th. Feldrand, Feldrain und Hecke aus der Sicht der Schädlingsregulation//Mitt. Biol. Bundesanst. Land- und Forstwirt. Berlin-Dahlem. - 1988. - № 247. - S. 129-137.
352. Becker J. Die Carabiden des Flughafens Köln/Bonn als Bioindikatoren für die Belastung eines entropogenen Ökosystems//Decheniana. - 1977. - Beiheft 20. - S. 1-9.
353. Belton P., Kempster R.H. A field test on the use of sound to repel the European corn borer//Entomol. exp. et appl. - 1962. - 5, № 4. - P. 281-288.
354. Bengtsson G., Rundgren S. Ground-living invertebrates in metall-polluted forest soils//AMBIO: J. of the Human Environ. - 1984. - 13, № 1. - P. 29-33.
355. Bičík V. Metals and phosphorus in some species of imaginal syrphid population (Dipt., Syrphidae)//Acta Univ. palack. olomuc. Fac. rerum Natur. - 1986. - 87, Biol. № 26. - P. 81-96.
356. Bick H. Bioindikatoren und Umweltschutz//Decheniana. - 1982. - Beihefte 26. - S. 2-5.
357. Bindokas V.P., Gauger J.R., Greenberg B. Exposure scheme separates effects of electric shock and electric field for honey bees, *Apis mellifera* L.//Bioelectromagnetics. - 1988. - 9, № 3. - P. 275-284.
358. Bioindication in terrestrischen Ökosystemen/Hrg. R. Schubert. - Jena, 1985. - S. 117-124.
359. Bishop J.A., Cook L.M. Moth melanism and clean air//Sci. Amer. - 1975. - 232, № 1. - P. 90-99.
360. Bishop J.A., Cook L.M. Industrial melanism and the urban environment//Adv. Ecol. Res. - 1980. - 11. - P. 373-404.

361. Blaulock B.G. Effects of ionizing radiation on interspecific competition//Proc. 2 Nat. Symp. on radioecology, Ann Arbor, Michigan, May 15-17, 1967. - Oak Ridge, Tennessee, 1969. - P. 61-67.
362. Bockwinkel G. Der Einfluß der Mähd auf die Besiedlung von mäßig intensiv bewirtschaften Wiessen durch Graswanzen (Stenodertmini, Heteroptera)//Natur und Heimat. - 1988, - 48, № 4. - S. 119-128.
363. Boldt P.E. Host specificity and laboratory rearing studies of *Megacyllene mellyi* (Coleoptera: Cerambycidae), a potential biological control agent of *Baccharis neglecta* Britt. (Asteraceae)//Proc. Entomol. Soc. Wash. - 1987. - 89, № 4. - P. 665-672.
364. Borkowski A. Arealausweiterung bei einigen minierenden Lepidopteren durch anthropogene Pflanzenverbreitung//Bull. Entomol. Pologne. - 1973. - 43, G S. 461-467.
365. Böttiger A., Ehhalt E., Gravenhorst G. Atmosphärische Kreisläufe von Stick-oxiden und Ammonia. - Jülich, 1978. - 200 S.
366. Brakefield P.M., Lees D.R. Melanism in *Adalia ladybirds* and declining air pollution in Birmingham//Heredity. - 1987. 59, № 2. - P. 273-277.
367. Braun S., Flückiger W. Increased population of the aphid *Aphis pomi* at a motorway: Part 3 - The effect of exhaust gases//Environ. Pollut. - 1985. - A 39, № 2. G. 183-192.
368. Braun S., Flückiger W. Effect of ambient ozone and acid rain on aphid development//Ibid. - 1989. - A 56, № 3. - P. 177-1987.
369. Bromonshenk J.J., Gordon C.C. Terrestrial insects sense air pollutants//4 Joint Conf. Sens. Environ. Pollutants. New Orleans, La, 1977. - Washington, 1978. - P. 66-70.
370. Burts E.C., Baan H.E., Croft B.A. Pyrethroid resistance in pear psylla, *Psylla pyricola* Foerster (Homoptera: Psyllidae), and synergism of pyrethroids with piperonyl butoxide//Can. Entomol. - 1989. - 121, № 3. - P. 219-223.
371. Buse A. Fluoride accumulation in invertebrates near an aluminium reduction plant in Wales//Environ. Pollut. - 1986. - A 41, № 3. - P. 199-217.
372. Carter J. Cadmium, copper and zinc in soil animals and their food in a red clover system//Can. J. Zool. - 1983. - 61, № 12. - P. 2751-2757.
373. Charles P.-J., Villemant C. Modification des niveaux de population d'Insectes dans les jeunes plantations de pins sylvesters de la foret de Roumare (Seine-Maritime) soumises à la

- pollution atmosferique//C.R. Acad. Agric. France. - 1977. - 63, № 8. - P. 502-510.
374. Chiverton P.A. Pitfall trap catches of the Carabid beetle *Pterostichus melanarius*, in relation to gut contents and prey densities, in insecticide treated and untreated spring barley// Entomol. Exp. Appl. - 1984. - 36, № 1. - P. 23-30.
375. Chlodny J. Liczebność mszyc (Aphididae) i fauny towarzyszącej w uprawach brzozy brodawkowatej (*Betula verrucosa* Ehrh.) na obszarze górnośląskiego okręgu przemysłowego// Entomologia a ochrona środowiska. - Warszawa, 1976. - P. 41-47.
376. Chlodny J. Wpływ skażeń przemysłowych na liczebność pochwika - *Coleophora fuscedinella* Z. (Coleophoridae, Lep.)// Pol. Pismo entomol. 1983. - 53, № 3. - P. 411-416.
377. Chlodny J., Matuszczyk J., Styfi-Bartkiewicz B., Syrek D. Catchability of the epigeal fauna of pine stands as a bioindicator of industrial pollution of forests//Ekol. Pol. - 1987. - 35, № 2. - S. 271-290.
378. Chlodny J., Styfi-Bartkiewicz B. Oddziaływanie skażeń przemysłowych na zageszczenie populacji owadów zasiedlających młodniki brzozy brodawkowatej (*Betula verrucosa* Ehrh.)// Sylvan. - 1982. - 126, № 4. - S. 31-39.
379. Chudzicka E. Structure of leafhopper (Homoptera, Auchenorrhyncha) communities in the urban green of Warsaw//Mem. zool. - 1987. - 42, - P. 67-99.
380. Clarke C.A., Mani G.S., Wynne G. Evolution in reverse: clean air and the peppered moth//Biol. J. Linn. Soc. - 1985. - 26, № 2. - P. 189-199.
381. Clerko R., Pietraszko R. On the influence of pesticides on Carabidae and Staphylinidae in winter wheat//Comport. et eff. second. pesticides sol. Colloq., Versailles, 4-8 Juin, 1984. - Paris, 1985. - P. 273-278.
382. Cleve K. Die Erforschung der Ursachen für das Auftreten melanistischen Schmetterlingsformen im Laufe der letzten hundert Jahre//Z. angew. Entomol. - 1970, - 65, № 4. - S. 371-387.
383. Cook L.M., Mani G.S., Varley M.E. Postindustrial melanism in the peppered moth//Science. - 1986. - 231, № 4738. - P. 611-613.
384. Croft B.A. Keeping ahead of the wolf: pest resistance to agricultural pesticides//Res. Tomorrow. Yearb. Agr. - 1986. - P. 168-173.

385. Croft B.A., Burts E.C., Baan H.E., Westigard P.H., Riedl H. Local and regional resistance to fenvalerate in *Psylla pyricola* Foerster (Homoptera, Psyllidae) in western North America//Can. Entomol. - 1989, - 121, № 2. - P. 121-129.
386. Culliney T.W., Pimentel D. Effects of chemically contaminated sewage sludge on an aphid population//Ecology. - 1986. - 67, № 6. - P. 1665-1669.
387. Culliney T.W., Pimentel D. Ecological effects of organic agricultural practices on insect populations//Agric. Syst. and Environ. - 1986. - 15, № 4. - P. 253-256.
388. Culliney T.W., Pimentel D., Lisk D.J. Impact of chemically contaminated sewage sludge on the collard arthropod community//Environ. Entomol. - 1986. - 15, № 4. - P. 826-833.
389. Czechowski W. *Trechus austriacus* Dej. (Coleoptera, Carabidae) in Warsaw//Przeglad zool. - 1979, - 23, № 2. - P. 151-153.
390. Dąbrowska-Prot E. Ecological analysis of Diptera communities in the agricultural region of the Masurian Lakeland and the industrial region of Silesia//Pol. Ecol. Stud. - 1980. - 6, № 4. - S. 685-716.
391. Dąbrowska-Prot E. Structural and funkcjonal characteristics of Chloropidae community in an industrial landscape//Ibid. - 1984. - 10, № 1. - S. 111-140.
392. Dąbrowska-Prot E. Muchówki (Diptera) jako bioindykatory stanu środowiska przyrodniczego//Wiad. Entomol. - 1987. - 7, № 1/2. - S. 1-9.
393. Darius F., Drepper J. Rasendacher in West Berlin//Das Gartenamt. - 1984. - 33. - S. 309-315.
394. Davis A.M., Glick T.F. Urban ecosystems and island biogeography//Environ. Conserv. - 1978. - 5, № 4. - P. 299-304.
395. Deakle J.P., Bradley J.R. Jr. Effects of early season applications of diflubenzuron and azinphosmethyl on population levels of certain arthropods in cottonfields//Ga Entomol. Soc. - 1982. 17, № 2. - P. 200-204.
396. Diamond J.M. Rapid evolution of urban birds//Nature. - 1986. - 324, № 6093. - P. 107-108.
397. Dijk Th.S., Ernsting G., Desender K. Concluding remarks//Acta phytopatol. et entomol. hung. - 1987. - 22, № 1/4. - P. 455-458.
398. Dmowski K., Karolewski M.A. Cumulation of zinc, cadmium and lead in invertebrates and in some vertebrates according to the degree of an area contamination//Ecol. Pol. - 1979. - 27, № 2. - P. 333-349.

399. Dodson G., *Xanthoteras* sp. (Hymenoptera: Cynipidae) gall abundance on shinnery oak (*Quercus havardii*) in new Mexico: an indicator of plant stress?//Southwest. Natur. - 1987. - 32, № 4. - P. 463-468.
400. Dohmen G.P. Secondary effects of air pollution: enhanced aphid growth//Environ. Pollut. - 1985. - A39, № 3. - P. 227-234.
401. Dohmen G.P. Indirect, effects of air pollutants: Changes in plant/parasite interactions//Ibid. - 1988. - A 53, № 1/4. - P. 197-207.
402. Dollfuß H. Faunistische Untersuchungen über die Brauchbarkeit von Grabwespen (Hymenoptera, Sphecidae), als Umweltindikatoren durch Vergleich neuer und älterer Aufnahmen von ausgewählten Lokalfaunen im Östlichen Österreich//Linz. biol. Beitr. - 1988. - 20, № 1. - S. 3-36.
403. Donath H. Der Straßentod als bestandsgefährdender Faktor für Hummeln (Insecta, Hymenoptera, Bombidae)//Naturschutzarb. Berlin, Brandenburg-Potsdam. - 1986. - 22, G. 39-43.
404. Donath H. Insektenverluste durch Straßenverkehr im Bereich eines Rotkleeefeldes im Sommer 1986//Entomol. Nachr. Ber. 1987. - 31, № 4. - S. 169-171.
405. Donath H. Straßenverkehr und Hummeln - eine erste Bilanz//Beitr. Entomol. - 1989. - 39, № 1. - S. 181-187.
406. Drescher W. Die Eignung der Bienen als Indikatoren für Umweltbelastung//Decheniana. - 1982. - Beihefte 26. - S. 171-177.
407. Dunger W. Die Tiere des Bodens als Leitformen für anthropogene Umweltveränderungen//Ibid. - S. 151-157.
408. Dymock J.J. Population changes of the seedfly, *Pegohylemyia jacobaeae* (Diptera, Anthomyiidae) introduced for biological control of ragwort//N.Z.J. Zool. - 1987. - 14, № 3. - P.337-342.
409. Edwards C.A. Effects of pesticides on the population dynamics and interactions between soil animals and other organisms//Comport. et eff. second. pesticides sol. Colloq., Versailles, 4-8 Juin, 1984. - Paris, 1985. - P. 27-43.
410. Edwards J.S., Schwarts L.M. Mount St. Helens ash: a natural insecticide//Can. J. Zool. - 1981. - 59, № 4. - P. 714-715.
411. Eichhorn J. Biotopkartierung bayerischer Städte, eine Zwischenbilanz//Z. angew. Zool. - 1988. - 75, № 2. - S. 251-254.
412. Eitminavičhūte I.S. Regularities in the formation of soil invertebrate complexes under human impact// Почвенная фауна и почвенное плодородие: Тр. 9. Междунар. колл. по почв. зоол., Москва, августа 1985. - М., 1987. - СБ 159-162.

413. Elzen G.W. Sublethal effects of pesticides on beneficial parasitoids//Proc. XVIII Int. Congr. Entomol., Vancouver, July 3-9, 1988. - Vancouver, 1988. - P. 464.
414. Elzen G.W., O'Brien P.J., Powell J.E. Toxic and behavioral effects of selected insecticides on the *Heliothis* parasitoid *Microplitis croceipes*//Entomophaga. - 1989. - 34, № 1. - P.87-94.
415. Endress A.G., Post S.L. Altered feeding preference of Mexican bean beetle *Epilachna varivestis* for ozonated soybean foliage//Environ. Pollut. - 1985. - A 39, № 1. - P. 9-16.
416. Ewans E.W. Fire as a natural disturbance to grasshopper assemblages of tallgrass prairie//Oikos. - 1984. - 43, № 1. - P. 9-16.
417. Evans E.W. Community dynamics of prairie grasshoppers subjected to periodic fire: predictable trajectories or random walks in time?//Ibid. - 1988. - 52, № 3. - P. 283-292.
418. Faeth S.H., Kane T.C. Urban biogeography: city parks as islands for Diptera and Coleoptera//Oecologia. - 1978. - 32, № 1. - P. 127-133.
419. Fajer E.D., Bowers M.D., Bazzar F.A. The effects of enriched carbon dioxide atmospheres on plant-insect herbivore interactions//Science. - 1989. - 243, № 4895. - P. 1198-1200.
420. Fifth international Conference on "Bioindicator deteriorationis regionis" //Ecologia. - 1988. - 7, № 4. - P. 445.
421. Follett P.A., Croft B.A., Westgard P.A. Regional resistance to pesticides in *Psylla pyricola* from Oregon pear orchards//Can. Entomol. - 1985. - 117, № 5. - P. 565-573.
422. Frankie G.W., Ehler L.E. Ecology of insect in urban environment//Ann. Rev. Entomol. - 1978. - 23. - P. 367-387.
423. Freitag R., Hastings L., Mercer W.R., Smith A. Ground beetle populations near a kraft mill//Can. Entomol. - 1973. - 105, № 2. - P. 299-310.
424. Friden A. Effects of water regulations on beetle fauna of open shores of mountain lakes in Scandinavia//Fauna Norv. - 1984. - B 31, № 1. - P. 16-19.
425. Führer E. Air pollution and the incidence of forest insect problems//Z. angew. Entomol. - 1985. - 99, № 4. - S. 371-377.
426. Galecka B. Układ rośliny żywicielskiej (*Frangula alna* Mill.) - mszyce (*Aphis frangulae* Kalt.) w rejonie uprzemysłowionym row//Zesz. probl. post. nauk rol. - 1986. - № 329. - S. 27-40.

427. Gange A.C., Llewellyn M. Factors affecting orchard colonisation by the blackkneed capsid *Blepharidopterus angulatus* (Hemiptera: Miridae) from alder windbreaks//Ann. Appl. Biol. - 1989. - 114, № 2. - P. 221-230.
428. Georghiou G.P., Taylor C.E. Pesticide resistance as an evolutionary phenomenon//Proc. XV Int. Congr. Ent. Washington, August 19-27, 1976. - Washington, 1977. - P. 759-785.
429. Ginevan M.E., Lane D.D. Effects of sulfur dioxide in air on the fruit fly *Drosophila melanogaster*//Environ. Sci. Technol. - 1978. - 12, № 7. - P. 828-831.
430. Ginevan M.E., Lane D.D., Greenberg L. Ambient air concentration of sulfur dioxide affected flight activity in bees//Proc. Nat. Acad. Sci. USA. - 1980. - 77, № 10. - P. 5631-5633.
431. Górny M. Einige pedo-ökologische Probleme der Wirkung von industriellen Emissionen auf Waldstandorte//Pedobiologia. - 1976. - 16, № 1. - S. 27-35.
432. Gräpel H. Untersuchungen zum Einfluß einiger Insektizide auf natürliche Blattläusefeinde//Z. Pflanzenkrankh. und Pflanzenschutz. - 1982. - 89, № 5. - S. 241-252.
433. Gromisz Z. Środki ochrony roślin i wynikiające z nich zagrożenie dla pszczół//Pszczelarstwo. - 1988. - 39, № 4. - P. 7-8.
434. Grosser N. Industrielle Emissionen und bioindikation durch Lepidopteren im Gebiet der Dübener Heide//Wiss. Beitr. Univ. Halle. - 1980. - № 28. - S. 63-67.
435. Grunertová H., Weismann L. Wplyw fluoridu sodného na aktivitu proteolytických enzymov húseníc *Scotia segetum* Den. et Schiff.//Biologia. Ser. B. Zool. - 1973. - 28, № 8. - P. 647-650.
436. Günther K.K. Staubläuse (Psocoptera) aus Lichtfängen im Stadtgebiet von Berlin (Insecta)//Entomol. Nachr. Ber. - 1988. - 32, № 6. - S. 257-261.
437. Hägvar S. Effects of liming and artificial acid rain on Collembola and Protura in coniferous forest//Pedobiologia. - 1984. - 27, № 5. - P. 341-354.
438. Hain F.R., Arthur F.H. The role of atmospheric deposition in the latitudinal variation of Fraser fir mortality caused by the balsam wooly Adelgid, *Adelgus piceae* (Ratz.) (Hemipt., Adelgidae)//Z. angew. Entomol. - 1985. - 99, № 2. - S. 145-152.
439. Hampson M.J., Madge D.S. Morphometric variation between clones of the damson-hop aphid, *Phorodon humuli* (Schrank)



- (Hemiptera: Aphididae)//Agricult., Ecosyst. and Environ. - 1986. - 16, № 3/4. - P. 255-264.
440. Hampson M.J., Madge D.S. Reproduction rates of insecticide-resistant and susceptible strains of the damson-hop aphid, *Phorodon humuli* (Schrank) (Hemiptera: Aphididae)//Acta entomol. bohemosl. - 1987. - 84, № 3. - P. 181-184.
441. Haslett J.R. Qualitätsbeurteilung alpiner Habitats: Schwebfliegen (Diptera: Syrphidae) als bioindikatoren für Auswirkungen des intensiven Skibetriebes auf alpinen Wiesen in Österreich//Zool. Anz. - 1988. - 220, № 3/4. - S. 179-184.
442. Hassan S.A. Nebenwirkungen von Pflanzenschutzmitteln auf Nutzlinge//Nachrichtenbl. Dtsch. Pflanzenschutzdienst. - 1984. - 36, № 1. - S. 6-8.
443. Hassan S.A., Biglieri F., Bogenschütz H. e.a. Results of the fourth joint pesticide testing programme carried out by the IOBC/WPRS-working group "Pesticides and beneficial organisms" //Z. angew. Entomol. - 1988. - 105, № 4. - P. 321-329.
444. Heagle A.S. Interaction between air pollutants and plant parasites//Ann. Rev. Phytopathol. - 1973. - 11. - P. 365-388.
445. Heinrich W. Über den Einfluß von Luftverunreinigungen auf Ökosysteme. I. Literaturübersicht. II. Literaturzusammenfassung//Wiss. Z. Univ. Jena. Math. -Naturwiss. R. - 1981. - 30, H. 5. - S. 621-644.
446. Heliövaara K. Occurrence of *Petrova resinella* (Lepidoptera, Tortricidae) in gradient of industrial air pollution//Silva fenn. - 1986. - 20, № 2. - P. 83-90.
447. Heliövaara R., Väisänen R. Industrial air pollution and the pine bark bud, *Aradus cinnamomeus* Panz. (Heteroptera, Aradidae)//J. Appl. Entomol. - 1986. - 101, № 5. - P. 469-478.
448. Heliövaara R., Väisänen R. Parasitization in *Petrova resinella* (Lepidoptera, Tortricidae) galls in relation to industrial air pollutants//Silva fenn. - 1986. - 20, № 3. - P. 233-236.
449. Heliövaara R., Väisänen R. Interactions among herbivores in three polluted pine stands//Ibid. - 1988. - 22, № 4. - P. 283-292.
450. Heliövaara R., Väisänen R. Between-species differences in heavy metal levels in four pine diprionids (Hymenoptera) along an air pollutant gradient//Environ. Pollut. - 1989. - A 62, № 2/3. - P. 253-261.

451. Heliövaara R., Väisänen R. Reduced cocoon size of diprioids (Hymenoptera) reared on pollutant affected pines//J. Appl. Entomol. - 1989. - 107, № 1. - P. 3-40.
452. Heliövaara R., Väisänen R., Braunschweiler H., Lodenius M. Heavy metal contents in two biennial pine insects with sap-sucking and gall-forming life-styles//Environ. Pollut. - 1987. - A 48, № 1. - P. 13-23.
453. Hengeveld R. Theories on biological invasions//Proc. Kon. ned. akad. wetensch. C, - 1987. - C 90, № 1. - P. 45-49.
454. Hickin N. Pest animals in buildings: A world review. - London, 1985. - 385 p.
455. Holopainen J.R. Effect of insecticide applications on carabid beetles in a forest nursery//Acta phytopathol. et entomol. hung. - 1987. - 22, № 1/4. - P. 369-374.
456. Horn D.J. Aphid parasitoid interactions: influence of weed management on the fauna of collards//Ecol. Aphidophaga. Vol. 2: Proc. Symp., Zvíkovské Podhradí, Sept. 2-8, 1984. - Praha, 1986. - P. 285-290.
457. Horton D.R., Capinera J.L., Chapman P.L. Local differences in host use by two populations of the Colorado potato beetle//Ecology. - 1988. - 69, № 3. - P. 823-831.
458. Hrubic P. Biologicko-ecologická analýza škodlivej entomofauny mestskej zelene//Vztahy najdôležit. škodl. činiteľov lesn. drev. a lesn. prostred. Zb. ref. semin. medzinar. účast., Zvolen, 17-18 sept., 1985. - Zvolen, 1985. - P. 152-161.
459. Hughes P.R., Weinstein L.H., Johnson L.M., Braun A.R. Fluoride transfer in the environment: accumulation and effects on cabbage looper *Trichoplusia ni* of fluoride from water soluble salts and HF fumigated leaves//Environ. Pollut. - 1985. - A 37, № 2. - P. 175-192.
460. Hu Nengshu, Zhu Zherui, Wu Xiushan. Радиобиология *Drosophila melanogaster* после облучения рубиновым лазером. 2. Влияние на стадии развития, скорость гибели и соотношение полов//Nat. Sci. J. Human Norm. Univ. - 1987. - 10, № 2. - P. 74-81.
461. Hüsing J.O., Struss F., Weide W. Reaktionen von *Vespa germanica* F. gegenüber starken elektrischen Feldern//Naturwissenschaften. - 1961. - 48, № 1. - S. 30.
462. Hutchison M.J. The invasion of S.W., Australia by the the orange palmdart *Cephrenes augiades* Sperthias (Felder) (Lepidoptera, Hesperiidae), and the subsequent increase in species associated with the fronds of the Canary Island date palm (*Phoenix canariensis*)//West. Austral. Natur. - 1988. - 17, № 4. - P. 73-86.

463. Jacob-Remacle A. Influence de l'urbanisation sur les populations d'Hyménoptères Aculéates Xylocoles: étude effectuée à Liège par la méthode des nichoirs-Pièges//Natura Mosana. - 1987. - 40, № 1. - P. 3-18.
464. Jaeschke G. Untersuchungen zur Artzusammensetzung und Dominanz verkehrstoter Insekten - erste Ergebnisse//Naturschutzarb. Berlin, Brandenburg. - 1987. - 23, № 2/3. - S. 70-83.
465. Jahn E., Holzschuh C. Beobachtungen zum Melanismus der Nonne, *Lymantria monacha* L., anlässlich der Gradation dieser Art im Waldviertel von Niederösterreich 1964-1967//Z. angew. Entomol. - 1970. - 65, № 4. - S. 396-403.
466. Jan W., Volney A. Fire history and outbreaks of the jack pine budworm *Choristoneura pinus* Freeman (Lepidoptera: Tortricidae) in canadian prairie provinces//Proc. XVIII Int. Congr. Entomol., Vancouver, July 3-9, 1988. - Vancouver, 1988. - P. 442.
467. Jia-xi Wang the Late, Yorg-mei B. Fluoride effects on the mulberry - silkworm system//Environ. Pollut. - 1988. - A 52, № 1. - P. 11-18.
468. Joenje W. The SCOPE programme on the ecology of biological invasions: an account of the Dutch contribution//Proc. Kon. ned. akad. wetensch. C. - 1987. - C 90, № 1. - P. 3-13.
469. Joger H.G. Untersuchungen über die Tierwelt einer Stadtmauer//Zool. Jahrb. Abt. Syst. Okol. Geogr., Tiere. - 1988. - 115, № 1. - S. 69-91.
470. Kabacik-Wasylik D. Communities of Carabidae in crop fields with liquid manure treatment//Pol. Ecol. Stud. - 1986 (1987). - 12, № 1/2. - P. 211-219.
471. Kaminska D. Indeks pfcłowy wybranych polnych gatunków chrząszczy z rodziny biegaczowatych (Carabidae, Coleoptera) //Stud. Soc. sci. torun. E. - 1987. E 10, № 5. - P. 21-27.
472. Kemp C.J., Barret G.W. Spatial patterning: Impact of uncultivated corridors in arthropod populations within soybean agroecosystems//Ecology. - 1989. - 70, № 1. - P. 114-128.
473. Kidd N.A.C., Thomas M.B. The effects of acid mist on conifer aphid and their implications for tree health//Air pollution and ecosystems. - 1988. - 3. - P. 780-783.
474. Kippel R. Ökologische Untersuchungen an Arthropoden in Kellern Hamburger Wohnhäuser//Entomol. Mitt. Zool. Staatsinst. und Zool. Mus. Hamburg. - 1957. - 1, № 9. - S. 239-287.
475. Klapperstück J. Beeinflussung der Mortalitätsraten von *Calliphora erythrocephala* Meig. durch Begasung definierten Larv-

- enstadien mit  $SO_2$  und  $Cl_2$ //Wiss. Beitr. Martin-Luther Univ., Halle-Wittenberg, Halle. - 1980. - 26, № 10. - S. 75-80.
476. Klausnitzer B. Großstädte als Lebensräume für das mediterrane Faunenelement//Entomol.Nachr. Ber. - 1982. - 26, № 2. - S. 49-57.
477. Klausnitzer B. Wirkung anthropogener Stressoren auf anatomisch-morphologische Strukturen bei Tieren//Bioindikation in terrestrischen Ökosystemen. - Jena, 1985. - S. 67-73.
478. Klausnitzer B. Veränderungen der Stadtfauna durch Adventivarten //Entomol. Nachr. Ber. - 1986. - 30, № 5. - S. 221-226.
479. Klausnitzer B. Zum Inselcharakter städtischer Grünräume//Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig. Math.-naturwiss. R. - 1986. - 35, № 6. - S. 593-606.
480. Klausnitzer B. Ökologie der Großstadtfauna. - Jena, 1987. - 246 S.
481. Klausnitzer B. Arthropodenfauna auf einem Kiesdach im Stadtzentrum von Leipzig//Entomol. Nachr. Ber. - 1988. - 32, № 5. - S. 211-215.
482. Klausnitzer B. Verstädterung von Tieren. - Wittenberg, 1988. - 315 S.
483. Klausnitzer B., Bley U., Joost W. Entomologische und arachnologische Untersuchungen in städtischen Kellern von Leipzig und Dresden//Entomol. Nachr. Ber. - 1984. - 28, № 3. - S. 115-117.
484. Klausnitzer B., Lehnert J. Zur Käferfauna von Kleinsthabitaten im Stadtzentrum von Leipzig//Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig. Math.-naturwiss. R. - 1980. - 29, № 6. - S. 627-628.
485. Klausnitzer B., Richter K. Zur Insekt-Pflanze-Beziehung unter Berücksichtigung urbaner Bedingungen//Ibid. - 1980. - 29, № 6. - S. 550-555.
486. Klausnitzer B., Richter K. Qualitative and quantitative Aspekte der Carabidenfauna der Stadt Leipzig//Ibid. - S.567-573.
487. Klausnitzer B., Richter K. Presence of urban gradient demonstrated for carabid associations//Oecologia. - 1983. - 59, № 1. - P. 79-82.
488. Klausnitzer B., Richter K., Lehnert J. Zur Insektenfauna der Parkanlage am Schwanenteich im Zentrum von Leipzig//Hercynia. - 1980. - 17, № 2. - S. 213-224.
489. Klausnitzer B., Richter K., Pfüller R. Ökofaunistische Untersuchungen auf einem Hausdach im Stadtzentrum von Leipzig//

- Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig. Math. -naturwiss. R. - 1980. - 29, № 6. - S. 629-638.
490. Klein B.C. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia//Ecology. - 1989. - 70, № 6. - P. 1715-1725.
491. Kleinert J. Trends in the distribution, occurrence and abundance of two carabids (Coleoptera: Carabidae) in Slovakia//Biologia. - 1986. - 41, № 6. - P. 549-555.
492. Kleinert J. Changes in distribution of *Carabus cancellatus* (Coleoptera: Carabidae) in Slovakia//Acta phytopathol. et entomol. hung. - 1987. - 22, № 1/4. - P. 161-163.
493. Kleinert J. Synusiae of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in the environs of Jelšava and Lubeník affected by alkaline emissions//Biologia. Ser. B. Zool. - 1988. 43, № 2. - P. 159-167.
494. Köhler G. Über den Einfluß von Luftverunreinigungen auf Ökosysteme. VI. Untersuchungen zur Einwirkung von Industrieabstaub auf Fedelheuschrecken (Orthoptera: Acrididae)//Wiss. Z. Univ. Jena. Naturwiss. R. - 1984. - 33, № 3. - S. 321-327.
495. Köhler M. Besiedelung von Kletterpflanzen durch Insekten und Spinnen in Berlin (West)//Z. angew. Zool. - 1988. - 75, № 2. - S. 195-202.
496. Konnorova E. Efectos colaterales de la aplicacion de DDT en los cafetales//Cienc. y tecn. agr. cafe y cacao. - 1987. - 9, № 1. - P. 25-33.
497. Koponen S. Effect of fire on soil and ground layer fauna on subarctic birch forest//Proc. XVIII Int. Congr. Entomol. Vancouver, July 3-9, 1988. - Vancouver, 1988. - P. 195.
498. Korall H. Der Einfluß statisch verstärkter Magnetfelder auf den Zeitsinn der Honigbiene//Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. und Physiol. Tiere. - 1987. - 91, № 3. - S. 377-389.
499. Kosior A. Impact of economic activity upon bumblebee *Bombus Latr.* populations in the West Bieszczady Mts//Ochrona przyrody. - 1987. - 45. - P. 239-262.
500. Krawczyk A. Wrażliwość mszyc na dwutlenek siarki, Cz. I. Wpływ  $SO_2$  na płodność mszyc *Macrosiphoniella oblonga* (Mordv.) i *Macrosiphoniella artemisiae* (B. de F.) (Homoptera: Aphididae) //Pr. nauk UŚL. Katowicach: Acta biol. - 1985. - 17. - S. 103-113.
501. Krawczyk A. Wrażliwość mszyc na dwutlenek siarki, Cz. II. Wpływ  $SO_2$  na aktywność wybranych enzymów mszyc *Macrosiphoniella artemisiae* (B. de F.) i *Macrosiphoniella oblonga*

- (Mordv.) (Homoptera: Aphididae)//*Ibid.* - S. 114-129.
502. Krieger J. Insect resistance to pesticides is growing problem//*Chem. and Eng. News.* - 1987. - 65, № 9. - P. 32-33.
503. Krzysztofiak L. Contents of copper, zinc, and lead in ants *Lasius niger* (L.) occurring on roadside lawns//*Bull. Pol. Acad. Sci. Biol. Sci.* - 1986. - 34, № 10/12. - P. 247-254.
504. Kudrna O. Aspects of conservation of butterflies of Europe.-*Wiesbaden*, 1986. - 323 p.
505. Kühner C. Verhaltensänderungen bei der Blattlaus-Schlupfwespe *Diaeretiella rapae* während der Wirtssuche als eine Nebenwirkung von Pflanzenschutzmitteln//*Mitt. Biol. Bundesanst. Land- und Forstwirt. Berlin-Dahlem.* - 1986. - № 232. - S. 292.
506. Kühner C. Untersuchungen in Hessen über Auswirkung und Bedeutung von Ackerschonstreifen. 2. Populationsentwicklung der Getreideblattlaus und ihrer spezifischen Gegenspieler//*Ibid.* - 1988. - № 247. - S. 43-54.
507. Lawton J.H., Brown K.C. The population and community ecology of invading insects//*Phil. Trans. Roy. Soc. London. B.* 1986. - B 314, № 1167. - P. 607-616.
508. Lawton J.N., Rashbrook V.K., Compton S.G. Biocontrol of British bracken: the potential of two moths from Southern Africa//*Ann. Appl. Biol.* - 1988. - 112, № 3. - P. 479-490.
509. Lazri B., Barrows E.M. Flower visiting and pollen transport by the imported cabbage butterfly (Lepidoptera: Pieridae) in a highly disturbed urban habitat//*Environ. Entomol.* - 1984. - 13, № 2. - P. 574-578.
510. Lees D.R., Stewart A.J.A. Localized industrial melanism in the spittlebug *Philaenus spumarius* (L.) (Homoptera: Aphrophoridae) in Cardiff docks, south Wales//*Biol. J. Linn. Soc.* - 1987. - 31, № 4. - P. 333-345.
511. Lhoste J., Normand M.L. La lutte contre les insectes nuisibles à l'agriculture et son influence sur l'environnement//*Can. Liaison. Opic.* - 1987. - 21, № 66. - P. 39-41.
512. Liebert T.G., Brakefield P.M. Behavioural studies on the peppered moth *Biston betularia* and a discussion of the role of pollution and lichens in industrial melanism//*Biol. J. Linn. Soc.* - 1987. - 31, № 2. - P. 129-150.
513. Lockwood T.A., Sparks T.C., Story R.N. Evolution of insect resistance to insecticides: a reevaluation of the roles of physiology and behaviour//*Bull. Entomol. Soc. Amer.* - 1984. - 30, № 4. - P. 41-51.

514. Lorrinan F., Llewellyn M. The growth and reproduction of hop aphid (*Phorodon humuli*) biotypes resistant and susceptible to insecticides//*Acta Entomol. Bohemosl.* - 1983. - 80, № 2. - P. 87-95.
515. MacNary T.J., Milchunas D.G., Leetham J.W., Lauenroth W.K. et al. Effect of controlled low levels of SO<sub>2</sub> on grasshopper densities on a northern mixed-grass prairie//*J. Econ. Entomol.* - 1981. - 74, № 1. - P. 91-93.
516. Mankovská B. Vplyw imisii fluóru z hlinkárne na jeho obsah v rôznych vývojových štádiách obalovaca mládnikoveho *Rhyacionia buoliana* Den. et Schiff. (*Lepidoptera*)//*Biológia.* - 1975. - 30, № 5. - S. 355-360.
517. Mankovská B. Obsah fluoru vo vývojových štádiách niektorých lesných škodcov v imisnej oblasti hlinkárne//*Ibid.* - 1976. - 32, № 8. - S. 609-613.
518. Manley Th.R. Temporal trends in frequencies of melanic morphs in cryptic moths of Rural Pennsylvania//*J. Lepidopter. Soc.* - 1988. - 42, № 3. - P. 213-217.
519. Martin H., Korall H., Forster B. Magnetic field effects on activity and ageing in honeybees//*J. Comp. Physiol.* - 1989. - A 164, № 4. - P. 423-431.
520. Martis M. Carabid beetles as bioindicators of landscape ecological balance//*Wiss. Beitr. Univ. Halle.* - 1980. - № 28. - S. 44-49.
521. Mathova A. Effects of heavy metals on *Galleria melanella* haemocytes in vitro//*Microbios Lett.* - 1987. - 35, № 139/140 - P. 125-128.
522. Mayer D.F., Lunden J.D., Weinstein L.H. Evaluation of fluoride levels and effects on honey bees (*Aphis mellifera* L.)//*Fluoride.* - 1988. - 21, № 3. - P. 113-120.
523. Mayer H. Walderkrankung durch die Luftpest hat sich zum Waldsterben gemauert//*Wald- und Holzwirtschaft.* - 1985. - 33, № 385. - S. 179.
524. Merchant E.R., Walton B.T. Lethal and sublethal effects of petroleum and two coal-derived oils on the large milkweed bug *Oncopeltus fasciatus* (Dallas) (Hemipt., Lygaeidae)//*Z. angew. Entomol.* - 1985. - 99, № 3. - P. 253-260.
525. Mey W. Laboruntersuchungen zum Einfluß von Insektiziden und Akariziden auf Parasitoide von Miniermotten//*Arch. Phytopathol. and Pflanzenschutz.* - 1988. - 24, № 3. - S. 237-243.
526. Mey W., Tietze F. Zur Indication von Luftverunreinigungen mittels Psocoptera//*Hercynia.* - 1978. - 16, № 4. - S. 417-419.

527. Migula P. Combined and separate effects of cadmium, lead and zinc on respiratory metabolism during the last larval stage of the house cricket, *Acheta domesticus*//*Biologia*. - 1989. - 44, № 6. - P. 513-521.
528. Migula P., Karpinska B. The effect of atmospheric pollution on  $\alpha$ -glycerophosphate dehydrogenase activity in the satin moth (*Leucoma salicis* (L.))//*Environ. Monit. and Assessment*. - 1988. - 11, № 1. - P. 69-78.
529. Mikkola K. Förändringar av fjärilsfaunan i Finland i relation till biotopförändringar efter år 1950//*Entomol. medd.* - 1987. - 55, № 2/3. - P. 107-113.
530. Mikkola K., Albrecht A. Radioactivity in Finni shnightflying moths (Lepidoptera) after the Chernobyl accident//*Notulae entomol.* - 1986. - 66, № 4. - P. 153-157.
531. Mikkola K., Albrecht A. The melanism of *Adalia bipunctata* around the Gulf of Finland as an industrial phenomenon (Coleoptera, Coccinellidae)//*Ann. Zool. Fenn.* - 1988. - 25. - P. 177-185.
532. Mikkola K., Kauhala K., Valkari P. Industrial melanism as an indicator of air pollution in the Helsinki area//*Pääkaupunkiseudun Iulkaisusarja B.* - 1982. - 9. - P. 1-36.
533. Miller F.D., Hart E.R. Overwintering survivorship of pupae of the mimosa webworm, *Homadula anisocentra* (Lepidoptera: Plutellidae), in an urban landscape//*Ecol. Entomol.* - 1987. - 12, № 1. - P. 41-50.
534. Moosbeckhafer R. Laboruntersuchung über den Einfluß von Diazolin, Carbofuran and Chlorfenvinphos auf die Laufaktivität von *Poecilus cupreus* L. (Col.; Carabidae)//*Z. angew. Entomol.* - 1983. - 95, № 1. - S. 15-21.
535. Moray A. Insect sensory systems as tools for monitoring insecticidal action//*Pestic. Sci.* - 1985. - 16, № 5. - P. 542-545.
536. Morimoto N. Spatial expansion of a newly colonized insect, rice water weevil (*Lissorhoptrus oryzophilus*), in Japan//*Proc. XVIII Int. Congr. Entomol., Vancouver, July 3-9, 1988.* - P. 358.
537. Morris M.G., Weeb N.R. The importance of field margins for the conservation of insects//*Field margins: Proc. Workshop, London, 11 March, 1986.* - 1987. - P. 53-65.
538. Muskett C.J., Jones M.P. The dispersal of lead, cadmium and nickel from motor vehicles and effects on roadside invertebrate macrofauna//*Environ. Pollut.* - 1980. - A 23, № 3. - P. 231-242.



539. Naumann J., Schälller G. Über den Einfluß von Luftverunreinigungen auf Ökosysteme. 9. Abundanzdynamik und Biomasse-Umsatz des *Puccinella distans* - Aphiden - Coccinelliden - Komplexes//Zool. Jahrb. Abt. 3. - 1986. - 113, № 1. - S. 111-113.
540. Nel J. Sur le repeuplement naturel en Lépidoptères Rhopalocères du massif du Cap Canaille (Bouches-du-Rhône), après incendie (Lepidoptera)// Alexonor. - 1986. - 14, № 6. - P. 251-262.
541. Noppun V., Miyata T., Saito T. Selection for resistance of the diamond-back moth, *Plutella xylostella* with fenvalerate//J. Pestic. Sci. - 1987. - 12, № 2. - P. 265-268.
542. Novák I., Spitzer K. Industrial melanism in *Biston betularia* (Lepidoptera, Geometridae) in Czechoslovakia//Acta entomol. bohemosl. - 1986. - 83, № 3. - P. 185-191.
543. Nowakowski E. Influence of urbanization on the structure of wireworm communities (Coleoptera, Elateridae)// Animals in urban environment. - Wrocław, 1982. - P. 79-90.
544. Nowakowski E. Influence of urban pressure on communities of Diptera - Acalyptrata//Ibid. - P. 79-90.
545. Nowakowski J.T. Diptera Acalyptrata (excluding Chloropidae) of moist meadows of the Mazovian Lowland//Memor. zool. - 1989. - 43. - P. 371-413.
546. Nuorteva P., Nuorteva S.-L. The fate of mercury in sarcosaprophagous flies and in insects eating them//AMBIO: J. of Human Environ. - 1982. - 11, № 1. - P. 34-37.
547. Ohshima Ch., Chao Jong-Kil. Effect of urbanization on the ecological habitat and of noise and light environments on the development of *Drosophila*//Ann. Rep. Nat. Inst. Genet. Jap. - 1973. - № 23/24. - P. 120-121.
548. Olechowicz E. Changes in the composition and numbers of Diptera under the influence of mineral fertilization of meadows//Ecol. Pol. - 1977. - 25, № 3. - P. 467-490.
549. Olthoff Th. Untersuchungen zur Insektenfauna Hamburger Straßenbaume//Entomol. Mitt. Zool. Mus. Hamburg. - 1986. - 8, № 127. - P. 213-229.
550. Pantaleoni R.A., Sproccati M. Neurotteri delle colture agrarie: studi preliminari circa l'influenza di siepi ed altre aree non coltivate sulle popolazioni di Crisopidi//Boll. Ist. entomol. Univ. studi Bologna. - 1988. - 42. - P. 193-203.
551. Paoletti M.G., Iovane E., Cortese M. Pedofauna bioindicatori and heavy metals in five agroecosystems in north-east Italy//Rev. ecol. et biol. sol. - 1988. - 25, № 1. - P. 33-58.

552. Paplińska E. Preliminary analysis of communities of soil Diptera-larvae in forest ecosystems from variously utilized areas//Pol. Ecol. Stud. - 1980. - 6, № 4. - P. 625-643.
553. Pappa B. Zierpflanzenschädlinge in und um Hamburg//Entomol. Mitt. Zool. Mus. Hamburg. - 1976. - 5, № 92. - S. 25-47.
554. Peleg B.A. Effect of a new insect growth regulator, RO 13-5223, on hymenopterous parasites of scale insects//Entomophaga. - 1983. - 28, № 4. - P. 367-372.
555. Petal J.M. The effect of industrial pollution of Silesia on populations of ants//Pol. Ecol. Stud. - 1980. - 6, № 4. - P. 665-672.
556. Peter H.-U. Über den Einfluß von Luftferunreinigungen auf Ökosystems. IV. Isopoda, Diplopoda, Chilopoda, Collembola und Auchenorrhyncha aus Bodenfallen in der Umgebung eines Düngemittelwerkes//Wiss. Z. Univ. Jena. Naturwiss. R. - 1984. - 33, № 3. - P. 291-308.
557. Picard K. Mehrjährige Untersuchungen zur Wirkung des Pyrethroids Fenvalerate auf Blattläuse im Getreide unter Berücksichtigung der Nebenwirkung auf Nützlinge//Mitt. Biol. Bundesanst. Land- und Forstwirt. Berlin-Dahlem. - 1986. - № 232. - S. 294-295.
558. Pisarski B. La faune de Varsovie - sa composition et son origine//Animals in urban environment. - Wrocław, 1982. - P. 103-113.
559. Plewka T. Numbers and distribution of entomofauna on rye and wheat fields//Ecol. Pol. - 1986. - 33, № 4. - P. 729-743.
560. Polek B. Životné prejavý druhu *Agrotis segetum* (Den. et Schiff), (Lepidoptera, Nootuidae) po preruseni tomiokeno ouinku kadmia//Biologia. - 1987. - 42, № 10. - P. 959-964.
561. Pospischil R. Käfer als Indikatoren für den Wasserhaushalt des Waldes//Decheniana. - 1982. - Beihefte 26. - S.158-170.
562. Puech J. Quelques causes de destruction de lépidoptères (Rhopalocera)//Alexanor. - 1977. - 10, № 1. - P. 30-33.
563. Puszkas N. Epigeal fauna as a bioindicator of changes in environment in areas of high industrial pressure//Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. sci. biol. - 1979. - 27, № 11. - P. 925-931.
564. Puszkas T. The effect of sulphur industry on epigeic and soil fauna//Mem. zool. - 1979. - 32. - P. 101-118.
565. Raes H., Bohyn W., Jacobs F. Etude de la détoxication du plomb par l'abeille//Actes collog. insectes soc., Paimpont, 17-19 sept., 1987. V. 4. - Paris, 1988. - P. 95-101.

566. Ramos-Elorduy C.J., Calcáneo G.M. Acción de un estímulo luminoso proveniente de un laser de helio-neón a diferentes potencias en *Prostephanus truncatus* (Horn)(Coleoptera: Bostrichidae)//*Folia entomol. mex.* - 1981. - № 48. - P. 38-39.
567. Read H.J., Wheeler C.P., Martin M.H. Aspects of the ecology of Carabidae (Coleoptera) from woodlands polluted by heavy metals//*Environ. Pollut.* - 1987. - A 48, № 1. - P. 61-73.
568. Reinhard R., Thust R. Zur ökologische Klassifizierung und zum Gefährdungsgrad der Tagfalter der DDR//*Entomol. Nachr. Ber.* - 1988. - 32, № 5. - S. 199-206.
569. Reinwick J.A.A., Potter J. Effects of sulfur dioxide on volatile terpene emission from balsamfir//*J. Air Pollut. Contr. Assoc.* - 1981. - 31, № 1. - P. 65-66.
570. Richter K., Klausnitzer B. Zur Orthopterenfauna (Blattaria, Dermaptera, Ensifera, Caelifera) unterschiedlich urban beeinflusster Ruderalstellen in Leipzig//*Entomol. Nachr. Ber.* - 1987. - 31, № 4. - S. 163-167.
571. Richter K., Klausnitzer B., Möller Th. Zur Abhängigkeit einiger Körpermaße von *Aphis sambuci* L. von anthropogenen Immissionen//*Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig. Math. - naturw. R.* - 1980. - 29, № 6. - S. 607-610.
572. Riemer J., Whittaker J.B. Air pollution and insect herbivores: observed interactions and possible mechanisms//*Insect-plant interactions.* - 1989. - P. 73-105.
573. Roesler R.U., Küppers P.V. Auswirkungen der Landschaftsveränderungen auf die Tagfalterfauna Südostasiens (Lepidoptera: Diurna)//*Mitt. Pollichia Pfalz. Ver. Naturk. und Naturschutz.* - 1981. - 69. - S. 200-239.
574. Rosenheim J.A., Hoy M.A., Gorden J., Stewart J.R. Selecting for insecticide resistance in a California red scale parasitoid//*Calif. Agr.* - 1989. - 43, № 1. - P. 17-18.
575. Roush R.T. Ecological genetics of insecticide and acaricide resistance//*Ann. Rev. Entomol.* - 1987. - 32. - P. 361-380.
576. Ruddle D.L., Jengoyan L.S., Miquel J., Marcuson R., Fleming J.E. Propyl gallate delays senescence in *Drosophila melanogaster*//*Age.* - 1988. - 11, № 2. - P. 54-58.
577. Ruszczyk A. Organização das comunidades de borboletas (Lepidoptera) nas principais avenidas de Porto Alegre, Rio Grande do Sul//*Rev. bras. entomol.* - 1986. - 30, № 2. - P. 265-269.
578. Ruszczyk A. Hábitos alimentares de borboletas adultas e sua adaptabilidade ao ambiente urbano//*Rev. bras. biol.* - 1986. - 46, № 2. - P. 419-427.

579. Ruszczuk A. Mortality of *Papilio scamander scamander* (Lep., Papilionidae) pupae in four districts of Porto Alegre (S. Brazil) and the causes of superabundance of some butterflies in urban areas//Ibid., № 3. — P. 567–579.
580. Ruszczuk A. Ecologia urbana de borboletas. 1. O gradiente de urbanizacao e a fauna de Porto Alegre, RS//Ibid., № 4. — P. 675–688.
581. Ruszczuk A. Ecologia urbana de borboletas. 2. Papilionidae, Pieridae e Nymphalidae, em Porto Alegre, RS//Ibid. — P. 689–706.
582. Rzehak H., Basedow Th. Die Auswirkungen verschiedener Insektizide auf die epigaischen Raubarthropoden in Winter-rapsfeldern//Anz. Schädlingsk., Pflanz.- und Umweltschutz.— 1982. — 55, № 5. — S. 1458–1461.
583. Sander F. Über den Einfluß von Luftverunreinigungen auf Ökosysteme. V. Untersuchungen über die Käferfauna (Coleoptera) durch Bodenfallenfang in einem Immissionsgebiet//Wiss. Z., Univ. Jena. Naturwiss. R. — 1984. — 33, № 3. — S. 309–320.
584. Sargent Th.D. Melanism of *Phigalia titea* (Cramer)(Lepidoptera, Geometridae) in Southern New England: a response to forest disturbance?//J.N.Y. Entomol. Soc. — 1985. — 93, № 3. — P. 1113–1120.
585. Sazena K.N., Kumar H. Interruption of acoustic communication and mating in a leafhopper and planthopper by aerial sound vibrations picked up by plants//Experientia. — 1980. — 36. — P. 933–936.
586. Schaber B.D., Entz T. Burning of alfalfa for *Lygus* control (Hemiptera, Miridae)//Proc. XVIII Int. Congr. Entomol., Vancouver, July 3–9, 1988. — Vancouver, 1988. — P. 336.
587. Schaefer M., Koch K. Zur Ökologie der Arthropodenfauna einer Stadlandschaft und ihrer Umgebung. 1. Laufkäfer (Carabidae) und Spinnen (Araneida)//Anz. Schädlingsk., Pflanz.- und Umweltschutz. — 1979. — 52, № 6. — S. 85–90.
589. Schmidt G.H. Acrididen (Insecta, Saltatoria) als Stickstoffanzeiger//Verh. Dtsch. Zool. Ges., Bonn. — 1983. — S.153–155.
599. Schmidt G.H. Einfluß von Quecksilber (II)chlorid im Boden auf die Entwicklung von Feldheuschrecken (Acrididae: Saltatoria)//Anz. Schädlingsk., Pflanz.- und Umweltschutz. — 1984. — 57, № 1. — S. 41–45.
590. Schmidt G.H. Use of grasshoppers as test animals for the ecotoxicological evaluation of chemicals in the soil//Agricult., Eco syst. and Environ. — 1986. — 16, № 3/4. — P. 175–188.

591. Schmidt G.H., Fielbrand B. Wirkung einer simulierten Dauerbelastung durch  $HgCl_2$  auf die Generationsfolge der Feldheuschrecke *Acrotylus patruelis* (H.-S.) (Orthoptera, Acrididae)//Anz. Schädlingsk., Pflanz.- und Umweltschutz. - 1987. - 60, № 5. - S. 84-90.
592. Schmidt P. Verschollene und selten gewordene Barenspinner-Arten auf dem Gebiet der DDR (Lep., Arctiidae)//Entomol. Nachr. Ber. - 1986. - 30, № 6. - S. 243-249.
593. Schönborn Ch. Zur Ökologie der Großschmetterlinge von Kahl-schlagflächen in Plothenez Teichgebiet (Bezirk Gera)(Lep.)//Ibid. - 1988. - 32, № 6. - S. 257-261.
594. Schreiber R.K., Newman J.R. Air quality and wilderness: a state-of-knowledge review//Proc. nat. wilderness research conf.: issues, state-of-knowledge, future directions; 1985 July 23-26; Fort Collins. - 1987. - P. 104-134.
595. Seraj A.A., Esmaeli M. Flaming, and effective method for controlling the alfalfa weevil *Hypera postica* (Gyllenhal)//Proc. XVIII Int. Congr. Entomol., Vancouver, July 3-9 1988. - Vancouver, 1988. - P. 358.
596. Seth R.K., Sehgal S.S. Efficacy of gamma-rays in modifying behaviour traits of *Spodoptera litura* (Fabr.) and their evaluation in F-1 generation//Ibid., - P. 401.
597. Shima T., Suzuki M., Arisawa J., Kobayashi T. Биологическое действие электромагнитного поля на *Drosophila virillis*, Экспозиция куколок в электрическом поле постоянного тока высокого напряжения//Mem. Hokkaido Inst. Technol. - 1986. - № 14. - P. 165-171.
598. Sienfeld J.H. Urban air pollution: State of the science//Science. - 1989. - 243, № 4892. - P. 745-752.
599. Sierpinski Z. Über den Einfluß von Luftverunreinigungen auf Schädinsekten in Polnischen Nadelbaumbeständen//Forstwiss. Cbl. - 1984. - 103, № 1. - S. 83-91.
600. Sierpinski Z. Luftverunreinigungen und Forstschadlinge//Z. angew. Entomol. - 1985. - 99, № 1. - P. 1-6.
601. Skibińska E. Structure of wasp (Hymenoptera, Vespoidea) communities in the urban green of Warsaw//Memor. zool. - 1987. - 42. - P. 37-54.
602. Skibińska E. Effect of antropogenic pressure on Vespoidea and Sphecidae communities//Ibid. - P. 55-66.
603. Skrobák J., Weismann L. Toxické působenie modi na moru oziminovú (*Scotia segetum* Den. et Schiff., Lepidoptera). 2. Vplyv anorganických zlúčenin medi na úmrtnosť húseníc a váhu kukiel//Biologia. - 1975. - 30, № 2. - P. 109-116.

604. Sláma K., Miller T.A. Insecticide poisoning: disruption of a possible autonomic function in pupae of *Tenebrio molitor*// Pestic. Biochem. and Physiol. - 1987. - 29, № 1. - P. 25-34.
605. Slosser J.E., Boring E.P., Price J.R., Puterka G.J. Influence of field margins on densities of cotton fruit and on boll weevils and their damage during late season//Southwest. Entomol. - 1987. - 12, № 3. - P. 253-258.
606. Soliński P., Kania Cz. Einfluß der mit fluor verunreinigten Industrieabgase auf die Insekten//Матер. VII Междунар. симп. по энтомофауне Средней Европы. - Л., 1979. - С. 121-123.
607. Sotherton N.W., Moreby S.J. The effects of foliar fungicides on beneficial arthropods in wheat fields//Entomophaga, - 1988. - 31, № 1. - P. 87-99.
608. Sotherton N. W. , Moreby S.J., Langley M.G. The effect of foliar fungicide purazophos on beneficial arthropods in barley fields//Ann. Appl. Biol. - 1987. - 111, № 1. - P.75-87.
609. Spence J.R., Spence D.H. Of ground-beetles and men: introduced species and the synanthropic fauna of western Canada//Mem. Entomol. Soc. Can. - 1988. - № 144. - P. 151-168.
610. Sprick P., Poehling H.M. Carabiden und Staphyliniden in Winterweizen und deren Beeinträchtigung durch die Bekämpfung der Getreideblattläuse//Mitt. Biol. Bundesanst. Land- und Forstw. Berlin-Dahlem. - 1986, - № 232. - S. 310.
611. Stary P. Aphid parasitoids in an urban environment (Hymenoptera, Aphidiidae)//Acta entomol. bohemosl. - 1987. - 84, № 2. - P. 91-101.
612. Stary P., Kubizňáková J. Content and transfer of heavy metal air pollutants in populations of *Formica* spp. wood ants (Hym., Formicidae)//Z. angew. Entomol. - 1987. - 104, № 1. - S. 1-10.
613. Stary P., Kubižňáková J., Kindlmann P. Heavy metal traffic pollutants in the small eggar, *Eriogaster lanestris* (L.) (Lepidoptera, Lasiocampidae)//Ekologia. - 1989. - 8, № 2. - P. 211-218.
614. Stäubli A., Hächler M., Antonin P., Mittaz C. Test de nocivité de divers pesticides envers les ennemis naturels des principaux ravageurs des vergers de poiriers en Suisse romande// Rev. Suisse Vitic. Arboric. Hortic. - 1984. - 16, № 5. - P. 279-286.

615. Stein K., Umland F. Mobile und immobile Probensammlung mit Hilfe von Bienen und Birken//Fresenius Z. analyt. Chem. – 1987. – 327, № 2. – S. 132–141.
616. Steinmetzger K., Tietze F. Verteilungsmuster und Phanologie von Staphylinidae (Coleoptera – Insecta) in einem Transekt unterschiedlich immissionsbelasteter Kiefernforste der Dubener Heide//Hercynia. – 1980. – 17, № 4. – S. 436–454.
617. Sterzyńska M. Structure of springtail (Collembola) communities in the urban green of Warsaw//Memor. zool. – 1987. – 42. – P. 3–18.
618. Stewart K.M., Archibald R.D. The effects of pasture management on population density and diseases of porina (Lepidoptera: Hepialidae)//N.Z.J. Exp. Agr. – 1987. – 15, № 3. – P. 375–379.
619. Stewart M.M., Ricci C. Dearth of the blues: Butterflies that have thrived since the ice age are now endangered by suburban sprawl//Natur. Hist. – 1988. – 97, № 5. – S. 64–71.
620. Stöcker G. Zu einigen theoretischen und methodischen Aspekten der Bioindikation //Arch. Naturschutz und Landschaftsforsch. – 1981. – 21, № 4. – S. 187–209.
621. Stöcker G. Zu einigen theoretischen und methodischen Aspekten der Bioindikation//Wiss. Beitr. Univ. Halle. – 1980. – № 24. – S. 10–21.
622. Straalen N.M., Wensem J. Heavy metal content of forest litter arthropods as related to body-size and trophic level//Environ. Pollut. – 1986. – A 42, № 3. – P. 209–221.
623. Szrzelozyk P., Staphylimidae (Col.) aus großstädtischen Habitaten//Entomol. Nachr. Ber. – 1988. – 32, № 5. – S. 227–231.
624. Stubbe A., Tietze F. Strukturänderungen der Carabidengesellschaften entlang einer Trasse immissionsbeeinflusster Kiefernbestände der Dubener Heide//Wiss. Beitr. Univ. Halle. – 1980. – № 28. – S. 27–33.
625. Sugden E.A. Grazing hazards for plants and pollinators//Colloq. INRA. – 1984. – № 21. – P. 251–255.
626. Sústek Zb. Některé souvislosti geografického rozšíření stěvlikovitých (Col., Carabidae) a jejich schopnosti pronikat do ekosystému urbanizované krajiny//Zprávy geogr. ústavu ČSAV. Brno. – 1981. – 18, № 1. – S. 30–34
627. Sústek Zb. Changes in body size structure of Carabid communities (Coleoptera, Carabidae) along an urbanization gradient//Biología. Ser. B. Zool. – 1987. – 42, № 2. – S. 145–156.

628. Szent-Király F., Kozár F. Insect species richness and similarity in apple orchards under different management practices in Hungary//Proc. XVIII Int. Congr. Entomol., Vancouver, July 3-9, 1988. - Vancouver, 1988. - P. 403.
629. Talbot S. Les insectes de la haie et de bocage//Insectes. - 1988. - № 71. - P. 18.
630. Taylor C.E. Genetics and evolution of resistance to insecticides//Biol. J. Linn. Soc. - 1986. - 27, № 2. - P. 103-112.
631. Thalenhorst E.W. Untersuchungen über den Einfluß fluorhaltiger Abgase auf die Disposition der Fichte für den Befall durch die Gallenlaus *Sacciphantes abietis* (L.)//Pflanzenschutz. - 1974. - 81, № 12. - S. 717-727.
632. Thome J.P., Debouge M.H., Louvet M. Carnivorous insects as bioindicators of environmental contamination: organochlorine insecticide residues related to insect distribution in terrestrial ecosystems//Int. J. Environ. Anal. Chem. - 1987. - 30, № 3. - P. 219-232.
633. Tietze F. Tierische Organismen als Bioindikatoren zur Erfassung ökologischer Veränderungen in immissionsbeeinflussten Ökosystemen//Wiss. Z. Univ. Halle-Wittenberg. Math.-naturw. R. - 1980. - 29, № 5. - S. 83-93.
634. Tietze F. Changes in the structure of carabid beetle taxocenoses in grasslands affected by intensified management and industrial air pollution//Acta phytopathol. et entomol. hung. - 1987. - 22, № 1/4. - P. 305-319.
635. Torp E. Aendringer i den danske svirrefluefauna i relation til biotopaendringer siden 1950 (Diptera: Syrphidae)//Entomol. medd. - 1987. - 55, № 2/3. - P. 91-95.
636. Trojan P. Association structure as indicator of the ecosystem homeostasis//Wiss. Beitr. M.-Luther. Univ. Halle. A. - 1980. - № 28. - P. 50-56.
637. Väisänen R. Human impact on the Finnish insect fauna//Memor. soc. fauna et flora Fennica. - 1988. - 64, № 1. - P. 1-10.
638. Van Hook R.T., Yates A.J. Transient behaviour of cadmium in a grassland arthropod food chain//Environ. Res. - 1975. - 9, № 1. - P. 76-83.
639. Villemant C. Influence de la pollution atmosphérique sur les microlépidoptères du pin en forêt de Roumare (Seine-Maritime)//Acta oecol. Oecol. applic. - 1980. - 1, № 4. - P. 291-306.
640. Villemant C. Modification du complexe entomophage de la tordeuse des pousses de pin *Rhyacionis buoliana* Schiff. (Lé-



- pidoptère Tortricidae) en liason avec la pollution atmosphérique en forêt de Roumare (Seine-Maritime)//Ibid. - № 2. - P. 139-160.
641. Villemant C. Influence de la pollution atmosphérique sur les populations d'aphides du pin sylvestre en forêt de Roumare (Seine-Maritime)// Environ. Pollut. - 1981. - A 24, № 4. - P. 245-262.
642. Vogel W.R. Zur Schwermetallbelastung der Borkenkäfer//Entomol. exp. appl. - 1986. - 42, № 3. - P. 259-269.
643. Vogel W.R. Zur Aufnahme und Auswirkung der Schwermetalle Zink und Cadmium beim Mehlkäfer Tenebrio molitor L. (Col. Tenebrionidae) unter Berücksichtigung möglicher Wechselwirkungen//Zool. Anz. - 1988. - 220, № 1/2. - S. 25-32.
644. Waldvogel M.G., Mastro V.C., Collison C.H., Cameron E.A. Evaluation of pheromone-mediated responsiveness of laboratory reared irradiated, laboratory reared nonirradiated, and feral male gypsy moths//Environ. Evtomol. - 1982. - 11, № 2. - P. 351-354.
645. Walther H., Klausnitzer B., Richter K. Beeinflussung der Natalität von *Aphis fabae* Scopoli (Insecta, Homoptera) durch anthropogene Noxen, insbesondere Schwemetalle //Zool. Anz. - 1984. - 212, № 1/2. - S. 26-34.
646. Warrington S. Relationship between SO<sub>2</sub> dose and growth of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*, on peas//Environ. Pollut. - 1987. - A 43, № 2. - P. 155-162.
647. Warrington S., Mansfield T.A., Whittaker J.B. Effect of SO<sub>2</sub> on the reproduction of pear aphids *Acyrtosiphon pisum*, and the impact of SO<sub>2</sub> and aphids on the growth and yield of peas//Environ. Pollut. - 1987. - A 48, № 4. - P. 285-294.
648. Wasner U. Wirkung der Saugmahd auf den Insektenbestand am Straßenrand//Löff-Mitt. - 1987. - № 2. - S. 34-39.
649. Wąsowska M. Structure of leaf beetle (Coleoptera, Chrysomelidae) communities in the urban green of Warsaw//Memor. Zool. - 1987. - 42. - P. 19-35.
650. Watson D.B. Effect of an electric field on insects// N.Z.J. Sci. - 1984. - 27, № 2. - P. 139-140.
651. Watson D.B. The life span of *Drosophila melanogaster* after exposure to an intense electric field//Ibid. - № 4. - P. 439-442.
652. Watson D.B., Jamieson R.D., Solloway D.F. Towards insect control by electric fields//N.Z.J. Technol. - 1986. - 2, № 3. - P. 167-170.

653. Weidemann H.J. Gedanken zum Artenschutz. 3. Über Biotop-schutz//Entomol. Z. - 1982. - 92, № 10. - S. 129-141.
654. Weidlich M. Lepidopterologische und coleopterologische Beobachtungen aus den mittleren und nördlichen Teilen des Bezirkes Halle/S. unter besonderer Berücksichtigung von Gefährdungsursachen (Insecta, Macrolepidoptera, Coleoptera: Buprestidae et Cerambycidae)//Faunist. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. - 1987. - 14, № 2. - S. 131-160.
655. Weidner H. Die Großstadt als Lebensraum der Insekten, ihre Biotope und ihre Besiedlung//Verh. VII Int. Kongr. Entomol. Berlin 1938. Bd 2. - Weimar, 1939. - S. 1347-1361.
656. Weurms M.K. Are chain-link fences barriers to butterflies?//J. Lepidopter. Soc. - 1984. - 38, № 1. - P. 67.
657. Wittaker J.B., Kristiansen L.W., Mikkelsen T.N., Moore R. Responses to ozone of insects feeding on a crop and a wild species//Environ. Pollut. - 1989. - A 62, № 2/3. - P.89-102.
658. Wiackowski S.K. Wpływ przemysłowych zanieczyszczeń powietrza na entomofagi skośnika tuzinka (*Exoteleia dodecela* L.) i mszyc oraz na inne owady występujące na sosnie w okolicy Tomaszowa Maz//Folia forest. Pol., Ser. A. - 1978. - 23. - S. 175-187.
659. Williamson M.H., Brown K.C. The analysis and modelling of British invasions//Phil. Trans. Roy. Soc. London. - B. - 1987, B 314, № 1167. - P. 505-521.
660. Williamson P., Evans P.R. Lead levels in roadside invertebrates and small mammals//Bull. Environ. Contamination and Toxicology. - 1972. - 8, № 5. - P. 280-288.
661. Williamson P., Evans P.R. A preliminary study of the effects high levels of inorganic lead on soil fauna//Pedobiologia. - 1973. - 13, № 1. - P. 16-21.
662. Wilson J.R., Mittler T.E. Chronic mercury vapor poisoning of aphids//Experientia. - 1987. - 43, № 3. - P. 334-336.
663. Winiarska G. Noctuid moth (Lepidoptera, Noctuidae) communities in urban parks of Warsaw//Memor. Zool. - 1987. - 42. - P. 125-148.
664. Wong M.H., Cheung Y.H. Heavy metal concentration in caterpillars fed with waste-grown vegetables//Agr. Wastes. - 1986. - 18, № 1. - P. 61-68.
665. Wood R.J., Bishop J.A. Insecticide resistance: populations and evolution//Genetic consequences of man made change. - London, 1981. - P. 97-127.

666. Yamamoto M., Higashi S., Hinomizu H. et al. Особенности распределения тлей *Periphyllus californiensis* и их посещение муравьями в экспериментальном лесу в Томакомае (Япония) со специальным рассмотрением влияния постройки шоссе// *Res. Bull. Coll. Exp. Forests Hokkaido Univ.* - 1987. - 44, № 2. - P. 797-807.
667. Yoon J.S., Bullion P., Noble R.D. Mutagenic effects of sulfur dioxide in animals and plants//*Abstr. 3 Int. Conf. Environ. Mutagens. Tokyo, Mishima, Kyoto, Sept. 21-27, 1981.* -1981. - 1. - P. 79.
668. Ziegler H. Die Tagfalterfauna des ehemaligen Waldbrandgebietes des Calanda (GR), heute gegenüber früher//*Mitt. Entomol. Ges., Basel.* - 1987. - 37, № 1. - S. 10-35.

# С О Д Е Р Ж А Н И Е

К о в л о в М.В. Влияние антропогенных факторов на популяции наземных насекомых	
Введение . . . . .	3
1. Общая характеристика антропогенного воздействия на экосистемы и ответных реакций насекомых . . . . .	5
2. Опосредование антропогенных воздействий на фитофагов их кормовыми растениями . . . . .	8
3. Нарушения химизма среды обитания . . . . .	13
3.1. Общая характеристика нарушений химизма . . . . .	14
3.1.1. Основные источники загрязнения . . . . .	17
3.1.2. Основные группы поллютангов и их трансформация в экосистемах . . . . .	21
3.1.3. Параметры источников дисхимии и распределение выбросов по окружающей территории . . . . .	23
3.1.4. Значение экспериментальных исследований и интерпретация их результатов . . . . .	25
3.2. Ответные реакции насекомых на организменном уровне . . . . .	27
3.3. Ответные реакции насекомых на популяционно-видовом уровне . . . . .	39
3.3.1. Изменение генетической структуры популяций . . . . .	39
3.3.2. Изменение пространственной структуры популяций . . . . .	42
3.3.3. Изменение возрастной структуры популяций . . . . .	43
3.3.4. Изменение соотношения полов в популяциях . . . . .	44
3.3.5. Изменение численности . . . . .	44
3.4. Ответные реакции насекомых на системном уровне . . . . .	60
4. Нарушения физических характеристик среды обитания . . . . .	62
4.1. Нарушение водного режима среды . . . . .	62
4.2. Изменение уровня ионизирующей радиации . . . . .	67
4.3. Изменение электромагнитных параметров среды . . . . .	70
4.4. Пылевидные выбросы . . . . .	75
4.5. Изменение параметров природной освещенности . . . . .	76

4.6. Изменение параметров звуковых колебаний во внешней среде . . . . .	77
5. Коренное целенаправленное преобразование экосистем . . . . .	78
5.1. Урбанизация . . . . .	78
5.2. Автомобильные дороги и автотранспорт . . . . .	89
5.3. Формирование агроценозов . . . . .	94
5.4. Вырубка леса . . . . .	100
6. Частичное нецеленаправленное преобразование экосистем . . . . .	102
6.1. Выпас скота . . . . .	102
6.2. Сенокосение . . . . .	103
6.3. Рекреационные нагрузки . . . . .	104
6.4. Пожары и огневая культивация . . . . .	108
7. Насекомые как индикаторы антропогенных нарушений экосистем . . . . .	110
8. Антропогенное воздействие на экосистемы и проблемы эволюции насекомых . . . . .	117
8.1. Антропогенные изменения популяционной структуры насекомых . . . . .	119
8.2. Антропогенные изменения географического распространения насекомых . . . . .	123
8.3. Адаптация насекомых к антропогенно измененным местообитаниям . . . . .	125
8.4. Структурная организация экосистем и темпы эволюции насекомых . . . . .	128
Заключение . . . . .	130
Список использованных источников информации . . . . .	132

Технический редактор Н.Ю. Сорокина Корректор арова

Сдано в набор 03.12.90 Подписано в печать 20.12.90  
 Формат 60 × 90 1/16 Печать офсетная  
 Усл.печ.л. 12,0 Усл.кр.-отг. 12,19 Уч.-изд.л. 11,30  
 Тир. 200 экз. Зак. 9344 Цена 2р.30к.

Адрес редакции: 125219, Москва, ул. Усиевича, д. 20а  
 Тел. 152-57-78

Производственно-издательский комбинат ВИНТИ  
 140010, Люберцы 10, Московской обл., Октябрьский просп., 403

## О П Е Ч А Т К И

к ИНТ Серия «Энтомология», том 13, 1990 г.

Страница	Строка	Напечатано	Следует читать
5	8	снизу	подобной
6	19	сверху	2.1.
9	6	снизу	поллютантами
16	21	сверху	вулканизма,
38	2	сверху	Ионовского
38	15	снизу	polucten
40	8	снизу	там
41	5	сверху	типичные
43	19	сверху	из еживании
46	16	сверху	Taeniothrips
55	7	сверху	что
57	17	сверху	/есткокрылых
67	12	сверху	обнигеоценоз»
70	4	сверху	стафилиноид
77	8	сверху	гусениц
81	9	сверху	quadrimaculatum
87	1	снизу	темных
90	7	сверху	листоедов, пластинчато-
			усых
92	3	сверху	финолов
97	17	сверху	залуженных
99	12	сверху	вида
104	17	сверху	Рекреационные
105	13	сверху	schoenheri
112	3	сверху	типов
115	10	сверху	bipunctata
118	7	снизу	антропогенных
118	18	снизу	так
125	8	снизу	антропогенную
127	17	сверху	кормовых
133	19	снизу	пасяги
143	15	сверху	антропогенных
151	11	снизу	Philonthus
155	5	снизу	почвенное
164	21	снизу	polytecta
168	14	сверху	Trechnus
170	4	снизу	alnua
174	22	сверху	ccount
176	1	снизу	artemisia (B. da
178	16	снизу	melanella
178	20	снизу	Aphis
179	17	сверху	Coccinellidae
181	14	снизу	Noctuidae
182	4	сверху	Bostrichidae
183	7	снизу	599.
183	10	снизу	599.
186	16	снизу	Staphylimidee
			Staphylinidae