

УДК 574.4:595.765.4

ЖУКИ-ЩЕЛКУНЫ (COLEOPTERA, ELATERIDAE) В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ЛАНДШАФТОВ

© 2020 г. О. Г. Гусева^{а, *}, А. М. Шпанев^{а, б}, А. Г. Коваль^а

^аВсероссийский НИИ защиты растений, Россия 196608 Пушкин, шоссе Подбельского, 3

^бАгрофизический НИИ, Россия 195220 Санкт-Петербург, Гражданский просп., 14

*e-mail: olgaguseva-2011@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.09.2019 г.

После доработки 15.11.2019 г.

Принята к публикации 19.11.2019 г.

Население жуков-щелкунов на участках ландшафтов, трансформированных в результате хозяйственной деятельности человека, обособлено от сообщества этих жесткокрылых в окружающих биотопах и обладает меньшим биоразнообразием, что подтверждается подсчетом индексов Маргаллефа и построением кривых разрежения. Участки природно-антропогенного происхождения (обочины полей и опушки лесов) могут способствовать увеличению биоразнообразия данных жуков в агроценозах многолетних трав. Это происходит главным образом за счет относительно влаголюбивых видов шелкунов, для которых в данных агроценозах складываются благоприятные условия для обитания и размножения. Личинки таких видов, начавшие свое развитие в агроценозах многолетних трав, способны выживать при дальнейшей антропогенной трансформации (смене культур).

Ключевые слова: имаго и личинки шелкунов, биотопическое распределение, кривые разрежения, агроландшафты, Северо-Запад России

DOI: 10.31857/S0367059720030099

Преобразование биосферы человеком приводит к изменению условий существования всех организмов, в том числе и жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae). Однако реакция биоты на такое изменение при антропогенной трансформации наземных экосистем изучена недостаточно [1]. Так, при изучении почвенной мезофауны городской агломерации Екатеринбурга наибольшее число видов личинок жуков-щелкунов (10) было зарегистрировано в слаботрансформированных лесопарках, а минимальное (4) – во фрагментах деградированных лесопарков на территории многоэтажной застройки, на которой преобладали представители рода *Agriotes* [2]. Минимальное число видов шелкунов при аналогичном доминировании представителей рода *Agriotes* отмечено и в агроландшафтах Новгородской и Ленинградской областей на полях чистого пара [3].

Природно-антропогенные объекты делятся на обладающие и не обладающие самоподдержанием [1]. По нашим наблюдениям, в агроландшафтах имеются как агроценозы, способные к относительно стабильному существованию без воздействия человека в течение ряда лет (например, посевы многолетних трав), так и посадки пропашных культур (например, картофеля), выра-

шивание которых предусматривает проведение многочисленных хозяйственных мероприятий.

Для детального сравнения населения жуков-щелкунов на участках агроландшафта, характеризующихся различной способностью к самоподдержанию, необходимо наличие развернутого во времени и пространстве экспериментального севооборота, окруженного естественными биоценозами. Такие условия были созданы на агроэкологическом стационаре Меньковского филиала Агрофизического научно-исследовательского института (МФ АФИ), территория которого прилегает к землям лесного фонда. Данный подход, когда в качестве модельного агроландшафта рассматривалась территория, включающая агроценозы и прилегающие к ним биотопы (обочины и опушки лесов), применялся нами и ранее при изучении экологических особенностей и закономерностей формирования населения различных насекомых [4–6].

Исследования, проведенные на агроэкологическом стационаре МФ АФИ, позволили ответить на многие вопросы, в том числе и как изменяется биоразнообразие и структура доминирования шелкунов на участках с разной степенью антропогенной трансформации и различной способностью к самоподдержанию. Это позволило также выяснить, являются ли примыкающие к аг-

роценозам естественные биоценозы источника-ми увеличения биоразнообразия шелкунов на преобразованных в результате хозяйственной деятельности человека участках агроландшафта.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основные исследования были проведены на Северо-Западе России, в дер. Меньково Гатчинского района Ленинградской области (59°24'56.6" с.ш., 30°02'03.9" в.д.) на территории МФ АФИ в период с 2003 г. по 2019 г. Почвы в данном районе дерново-подзолистые, супесчаные. Наблюдения вели на участках ландшафта, способных к самоподдержанию (опушки лесов и обочины полей) и частично обладающих этим свойством (агроценоз клевера и тимофеевки), а также в биотопах, требующих вмешательства человека (агроценозы зерновых культур и картофеля).

Учеты проводили с помощью почвенных и оконных ловушек, кошением энтомологическим сачком, а также при ручном сборе [7] с мая по сентябрь на различных полях севооборота и в примыкающих к ним биотопах – на обочинах и опушках лесов. Исследования проходили в рамках комплексного изучения распределения членистоногих в агроландшафте, типичном для лесных зон Европы. Более подробно методы сбора насекомых, а также характеристика места проведения работ были описаны нами ранее [4, 5]. Метод почвенных ловушек для изучения видового состава и обилия имаго жуков-шелкунов, перемещающихся по поверхности почвы, использовали и раньше [8]. Это особенно важно для учета представителей рода *Agriotes*, которых наиболее часто отмечают на поверхности почвы. В каждом изучаемом биотопе было установлено по 10 почвенных ловушек, выборку которых осуществляли через 7–10 дней. Для оценки видового состава и обилия шелкунов на растениях через 7–10 дней проводили кошение энтомологическим сачком (по 25–50 одинарных взмахов) на четырех участках каждого биотопа. Такой метод применяется для изучения шелкунов в открытых биотопах [9]. Для проведения дальнейшей статистической обработки по каждому учетному участку и каждой ловушке подсчитывали суммарные показатели встречаемости отдельных видов за весь сезон.

Характеристика типов питания личинок шелкунов (проволочников) приведена на основе обобщения информации из различных источников [10–20], а также по нашим наблюдениям. Видовую принадлежность имаго шелкунов устанавливали по определительным таблицам [13, 16]. Названия таксонов и система семейства даны в соответствии с разделом по жукам-шелкунам книги “Catalogue of Palaearctic Coleoptera” [21]. Всего было собрано и определено более 2700 экз. имаго и более 1000 экз. личинок.

В качестве показателя видового богатства был использован индекс Маргалёфа: $Dmg = (S - 1) / \ln N$, где S – число выявленных видов, а N – общее число особей всех видов [22]. Применение функции rareфакции из пакета *vegan* среды *R* позволило провести сравнительный анализ видового богатства жуков-шелкунов в различных биотопах и построить кривые разрежения, отражающие рост числа обнаруженных видов при увеличении объема выборки. Данный метод позволяет устранить зависимость от объема выборки и сравнивать видовое богатство при одном и том же количестве собранных особей. Сравнение сборов шелкунов из различных биотопов между собой проводили путем вычисления дистанционных матриц и их кластеризации в среде *R* (пакет *pvcust*).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

За весь период исследований в изучаемом агроландшафте МФ АФИ различными методами было отмечено 24 вида шелкунов, относящихся к 21 роду. Размещение разных видов шелкунов в агроландшафте зависит от их образа жизни и типа питания личинок. В настоящее время накоплены данные относительно особенностей питания личинок всех обитающих в агроландшафте МФ АФИ видов, за исключением редкого *Orithales serraticornis* (Pk.) (табл. 1). Личинки большинства видов (17) всеядны, они способны питаться как животной, так и растительной пищей. Личинки пяти видов известны как хищники, и только одного, редко встречающегося *Sericus brunneus* (L.), – как фитофаги и мицетофаги.

Наибольшее число видов отмечено на опушках лесов и обочинах полей (см. табл. 1), однако *Oedostethus quadripustulatus* F. и *Negastrius pulchellus* L. предпочитают открытые участки. Население жуков-шелкунов возделываемых земель и примыкающих к ним биотопов (обочины полей и опушки лесов) обособлено (рис. 1). При этом большим сходством характеризуется видовой состав данных жесткокрылых в указанных смежных с обрабатываемыми полями биотопах. Во всех исследованных биотопах были отмечены только два вида из рода *Agriotes* (*A. obscurus* L. и *A. lineatus* L.), а также *Hemicrepidius niger* (L.) и *Adrastus pallens* F. Эти всеядные виды составляют основу комплекса полевых видов шелкунов изучаемого агроландшафта (табл. 2, 3).

Для детальной оценки видового разнообразия жуков-шелкунов в различных биотопах на основе данных, приведенных в табл. 2 и 3, были построены кривые разрежения, отражающие зависимость числа зарегистрированных видов от количества собранных особей (рис. 2). В связи с большой общностью видового состава шелкунов опушек лесов и обочин полей, связанной также с территориальной близостью этих биотопов в изу-

Таблица 1. Видовой состав имаго щелкунов в различных биотопах и тип питания их личинок (Ленинградская обл., д. Меньково, 2003–2019 гг.)

Вид	Тип питания личинок	Биотопы					
		опушки леса	обочины полей	картофель	многолетние травы	яровые зерновые	озимые зерновые
<i>Agrypnus murinus</i> (L.)	В	+	+				+
<i>Hypnoides riparius</i> (F.)	В	+	+		+		
<i>Athous subfuscus</i> (O.F. Müll.)	Х, Н	+	+		+		
<i>Cidnopus aeruginosus</i> (Ol.)	В	+	+		+	+	+
<i>Denticollis linearis</i> (L.)	Х, Н	+	+				
<i>Hemicrepidius hirtus</i> (Hbst.)	В		+		+		
<i>H. niger</i> (L.)	В	+	+	+	+	+	+
<i>Aplotarsus incanus</i> (Gyll.)	В	+	+		+		+
<i>Ctenicera pectinicornis</i> (L.)	В	+	+		+	+	
<i>Orithales serraticornis</i> (Pk.)	(–)	+					
<i>Actenicerus sjaelandicus</i> (O.F. Müll.)	В	+					
<i>Anostirus castaneus</i> (L.)	Х	+	+				+
<i>Paraphotistus impressus</i> (F.)	В		+				
<i>Selatosomus aeneus</i> (L.)	В	+	+				+
<i>S. cruciatus</i> (L.)	В	+	+				
<i>Ampedus pomorum</i> (Hbst.)	Х, Н	+	+				
<i>Dalopius marginatus</i> (L.)	В	+	+		+	+	
<i>Agriotes lineatus</i> (L.)	В	+	+	+	+	+	+
<i>A. obscurus</i> (L.)	В	+	+	+	+	+	+
<i>Sericus brunneus</i> (L.)	Ф, М	+					
<i>Adrastus pallens</i> (F.)	В	+	+	+	+	+	+
<i>Melanotus castanipes</i> (Pk.)	Х, Н	+		+			
<i>Oedostethus quadripustulatus</i> (F.)	В			+	+	+	+
<i>Negastrius pulchellus</i> (L.)	В			+		+	+
Число видов		20	18	7	12	9	11

Примечание. В – всеядные, Х – хищные, Ф – фитофаги, М – мицетофаги, Н – некрофаги, (–) – тип питания личинок не известен.

чаемом агроландшафте, при проведении количественных оценок данные были объединены.

Расчеты показали, что наименьшее возрастание числа зарегистрированных видов при увеличении количества собранных особей можно наблюдать в агроценозе картофеля, характеризующемся наибольшей антропогенной трансформацией (кривые 4 на рис. 2–5). При этом изменение угла наклона данных кривых при больших количествах собранных особей свидетельствует о приближении к предельным значениям числа видов, которые могут быть обнаружены в данном биотопе.

На опушках лесов и обочинах полей при увеличении количества собранных особей щелкунов резко возрастает число зарегистрированных видов (см. рис. 2, 4). Например, предсказанное число видов в пробе, собранной методом кошени и

состоящей из 200 экз., на поле картофеля составляет 1, а на опушках и обочинах полей – 13 (см. рис. 4).

Более подробное сравнение сборов жуков-щелкунов из различных биотопов было проведено при анализе кривых разрежения (рарефакции), построенных с учетом доверительного интервала (см. рис. 3, 5). Наибольшее расхождение доверительных интервалов кривых рарефакции отмечено для сообществ жуков-щелкунов биотопов с наименьшей (опушки лесов и обочины полей) и наибольшей (агроценоз картофеля) степенью трансформации (см. рис. 3а, 5а).

В агроландшафте МФ АФИ агроценозы многолетних трав обладают наиболее высокими показателями биоразнообразия изучаемых жуков (см. табл. 2, 3, рис. 2–5), что связано с регистра-

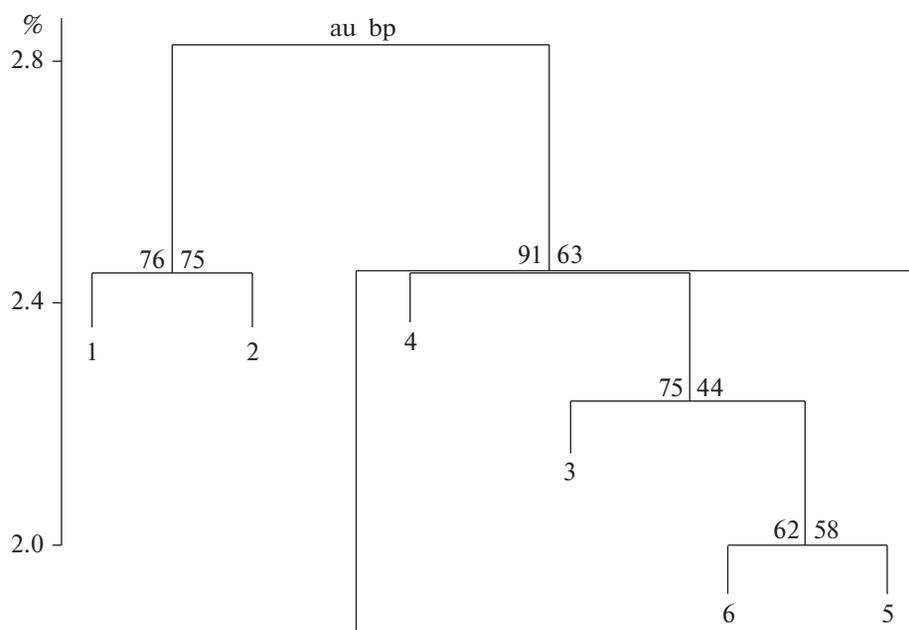


Рис. 1. Дендрограмма сходства населения жуков-шелкунов различных биотопов. Дистанционная матрица получена с помощью индекса Euclidean. Кластеризация проведена методом single. Number of bootstrap replications – 1000. Рамкой выделен кластер, вероятность формирования которого превышает 90%; 1 – опушки лесов, 2 – обочины полей, 3 – многолетние травы, 4 – озимые зерновые, 5 – яровые зерновые, 6 – картофель.

цией отдельных экземпляров лесных видов: *Athous subfuscus* (O.F. Müll.), *Dalopius marginatus* (L.) и более многочисленных луговых видов: *Aplotarsus incanus* (Gyll.), *Ctenicera pectinicornis* L. и *Cidnopus aeruginosus* (Ol.). Эти виды часто встречались на

участках природно-антропогенного происхождения. Благоприятные для жуков-шелкунов условия на полях многолетних трав способствовали откладке яиц многими видами, в том числе и не характерными для агроценозов. Так, личинок

Таблица 2. Обилие имаго шелкоунов в различных биотопах (по результатам учетов почвенными ловушками, особей на 100 ловушко-суток, $X \pm SE$, 2004–2016 гг.)

Вид	Биотопы			
	опушки лесов и обочины полей	многолетние травы	яровые зерновые	картофель
<i>Agrypnus murinus</i> (L.)	0.06			
<i>Hypnoides riparius</i> (F.)	0.06	0.05	0.07	
<i>Athous subfuscus</i> (O.F. Müll.)	0.20 ± 0.09	0.05		
<i>Cidnopus aeruginosus</i> (Ol.)	0.06	0.11 ± 0.06	0.88 ± 0.81	
<i>Hemicrepidius niger</i> (L.)	0.10	0.09	0.14	0.05
<i>Aplotarsus incanus</i> (Gyll.)	0.06	0.05		
<i>Ctenicera pectinicornis</i> (L.)	0.10	0.09	0.07	
<i>Dalopius marginatus</i> (L.)	0.25 ± 0.12	0.05		
<i>Agriotes lineatus</i> (L.)	0.14 ± 0.10	1.30 ± 0.21	1.57 ± 0.43	1.04 ± 0.22
<i>A. obscurus</i> (L.)	0.55 ± 0.21	3.20 ± 0.35	9.76 ± 2.62	3.18 ± 0.58
<i>Adrastus pallens</i> (F.)	0.20 ± 0.09	0.98 ± 0.18	6.06 ± 0.93	3.45 ± 0.57
<i>Oedostethus quadripustulatus</i> (F.)		0.69 ± 0.14	0.71 ± 0.24	2.90 ± 0.63
<i>Negastrius pulchellus</i> (L.)			0.07	0.05
Коэффициент Dmg	2.83	1.56	1.42	0.68

Таблица 3. Обилие имаго шелкунов в растительном ярусе (по результатам учетов методом кошениа, особей на 100 взмахов сачка, $X \pm SE$, 2005–2019 гг.)

Вид	Биотопы			
	опушки лесов и обочины полей	многолетние травы	яровые зерновые	картофель
<i>Agrypnus murinus</i> (L.)	0.01			
<i>Athous subfuscus</i> (O.F. Müll.)	0.17 ± 0.10			
<i>Cidnopus aeruginosus</i> (Ol.)	0.13 ± 0.04	0.20 ± 0.08	0.01	
<i>Denticollis linearis</i> (L.)	0.03			
<i>Hemicrepidius niger</i> (L.)	0.27 ± 0.09	0.05	0.07 ± 0.04	
<i>Aplotarsus incanus</i> (Gyll.)	0.12 ± 0.05	0.05		
<i>Ctenicera pectinicornis</i> (L.)	0.07 ± 0.04	0.01		
<i>Orithales serraticornis</i> (Pk.)	0.02			
<i>Actenicerus sjaelandicus</i> (O.F. Müll.)	0.01			
<i>Anostirus castaneus</i> (L.)	0.01			
<i>Dalopius marginatus</i> (L.)	0.28 ± 0.13	0.01	0.01	
<i>Agriotes lineatus</i> (L.)	0.13 ± 0.08	0.16 ± 0.07	0.22 ± 0.10	
<i>A. obscurus</i> (L.)	0.12 ± 0.05	0.20 ± 0.06	0.17 ± 0.07	
<i>Sericus brunneus</i> (L.)	0.02			
<i>Adrastus pallens</i> (F.)	2.30 ± 1.56	2.33 ± 0.91	0.34 ± 0.13	7.89 ± 1.25
<i>Melanotus castanipes</i> (Pk.)				0.02
<i>Oedostethus quadripustulatus</i> (F.)		0.01	0.01	0.02
Коэффициент Dmg	2.47	1.43	1.38	0.36

A. subfuscus, *C. pectinicornis* и *C. aeruginosus* мы неоднократно отмечали в почве на полях картофеля, высаженного после многолетних трав. Имаго указанных видов не были зарегистрированы в агроценозе картофеля при учетах почвенными ловушками (см. табл. 2) и кошением энтомологическим сачком (см. табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что из 24 видов жуков-шелкунов, обитающих в изучаемом агроландшафте МФ АФИ, 20 видов (83%) отмечены в биотопах, не подвергавшихся антропогенной трансформации, – на опушках лесов. Присутствие значительного количества лесных видов этих жесткокрылых характерно для лесных зон Восточно-Европейской равнины [23], в то время как в лесостепной зоне (на примере Среднедунайской равнины) наибольшее число видов шелкунов находили на лугах [24]. Это соответствует и нашим данным. Так, эколого-фаунистический обзор населения жуков-шелкунов агроландшафтов Северо-Запада России (Ленинградской, Новгородской и Псковской областей) показал [3], что на опушках лесов в данной зоне был отмечен 31 вид, а на лугах – только 20. При этом в агроландшафте МФ АФИ из 24 видов Elateridae только 2

(*O. quadripustulatus* и *N. pulchellus*) предпочитали открытые участки, а в более южных регионах, например в степной зоне Среднедунайской равнины [24], большинство представителей этого семейства предпочитали открытые биотопы.

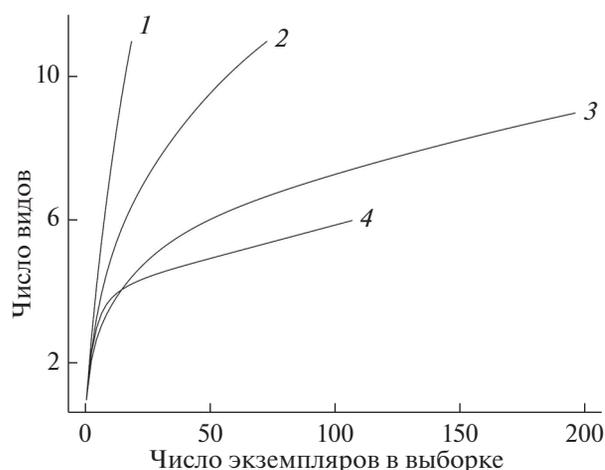


Рис. 2. Кривые разрежения для сборов имаго шелкунов в различных биотопах с помощью почвенных ловушек: 1 – опушки лесов и обочины полей; 2 – многолетние травы; 3 – яровые зерновые; 4 – картофель.

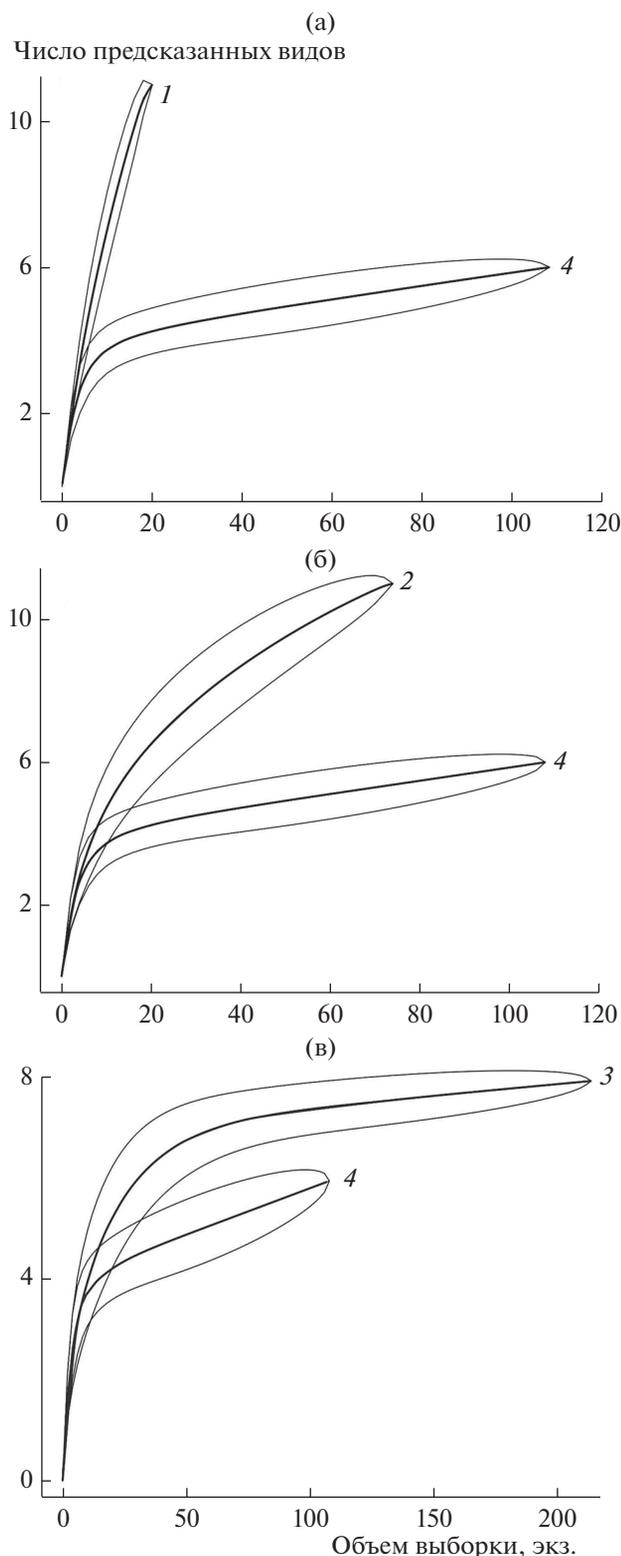


Рис. 3. Кривые разрежения для различных биотопов с учетом стандартной ошибки по результатам учетов методом почвенных ловушек: а – опушки лесов и обочины полей (1) и агроценоз картофеля (4); б – агроценозы многолетних трав (2) и картофеля (4); в – агроценозы яровых зерновых (3) и картофеля (4).

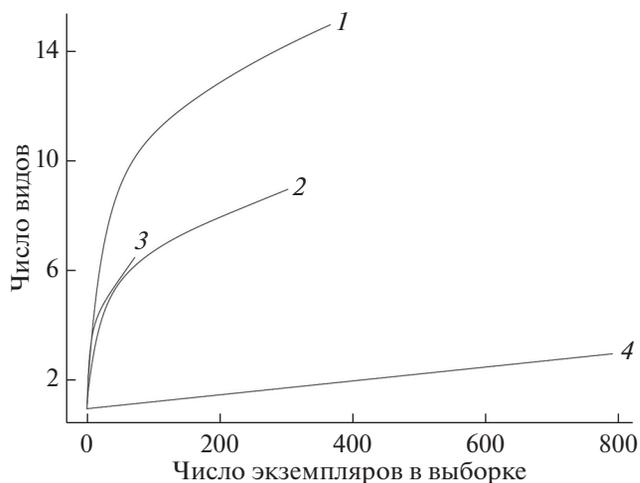


Рис. 4. Кривые разрежения для сборов имаго шелко-нов в различных биотопах методом кошения. Обозначения см. на рис. 2.

В связи с вышесказанным следует констатировать, что в лесной зоне антропогенная трансформация агроландшафта приводит к коренному изменению условий обитания изучаемых жесткокрылых. При этом наибольшая трансформация происходит в агроценозе картофеля, так как возделывание этой культуры связано с систематическими междурядными обработками, приводящими к уничтожению сорной растительности и иссушению почвы. Кроме того, у этой культуры значительно смещены к осени сроки вегетации по сравнению с естественными биотопами, а также с другими возделываемыми культурами. Нужно также учитывать, что период лёта имаго большинства видов шелконов в Ленинградской области заканчивается в первой половине лета [10]. Так, в изучаемом агроландшафте имаго *C. aeruginosus*, *C. pectinicornis* и *A. subfuscus* были встречены на полях не позже второй–третьей декад июня. В июле активны в основном *A. pallens*, *O. quadripustulatus*, *A. obscurus*, *A. lineatus* и *H. niger*. Эти виды и составляли основу комплекса жуков-шелконов агроценоза картофеля (см. табл. 1, 2).

Самые высокие показатели обилия наиболее массового шелкона – *Agriotes obscurus* – отмечены в агроценозах (см. табл. 2, 3). Это объясняется тем, что указанный вид, по данным Е.Л. Гурьевой [10], приурочен к открытым стациям, что характерно и для других агроландшафтов, в том числе значительно удаленных от мест наших исследований [25–32].

Для *A. obscurus* и *A. lineatus* характерны длительный период активности имаго и широкая экологическая пластичность [10]. Эти виды доминируют в агроландшафтах многих регионов Европы и Азии, где они отмечены как опасные вредители [14, 18, 24–32]. История проникнове-

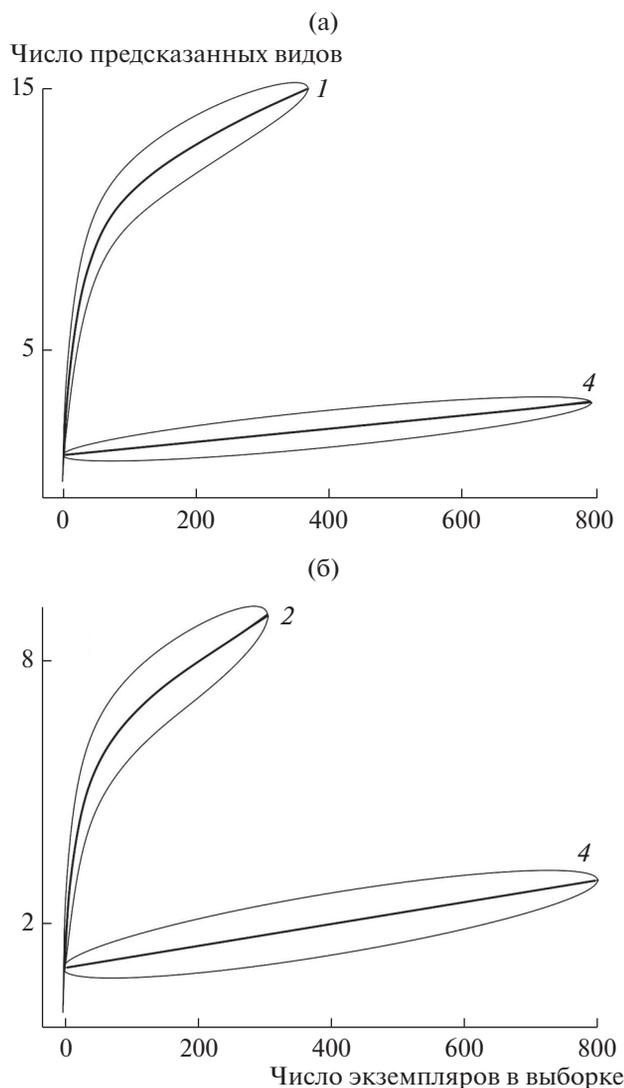


Рис. 5. Кривые разрежения для различных биотопов с учетом стандартной ошибки по результатам учетов методом кошения: а – опушки лесов и обочины полей (1) и агроценоз картофеля (4); б – агроценозы многолетних трав (2) и картофеля (4).

ния указанных видов в Северную Америку и успешного там расселения важна для понимания особенностей их экологии. Так, если в Канаде в 1956 г. подробно рассматривались случаи нахождения отдельных экземпляров имаго и личинок *A. obscurus* на полях и примыкающих к ним территориях [33], то за последние десятилетия в нескольких регионах этой страны *Agriotes obscurus* и *A. lineatus* стали опасными вредителями картофеля [31].

Также было показано [34], что определенная часть представителей семейства Elateridae становится вредителями именно в обедненных растительных сообществах. Отсутствие альтернативной растительной пищи увеличивает повреждение проволочниками сельскохозяйственных культур [35].

Это подтверждают и наши наблюдения в изученном агроландшафте, где наиболее обедненное растительное сообщество формируется в агроценозе картофеля, и личинки шелкунов (преимущественно *A. obscurus*) повреждали главным образом эту культуру [36]. Высокая вредоносность проволочников на картофеле была зарегистрирована в различных странах [27, 31, 37].

Среди искусственно преобразованных участков природной среды можно выделить агроценозы многолетних трав, для которых характерны высокие показатели биоразнообразия шелкунов. Из всех агроценозов для них отмечены самые высокие индексы Маргалефа Dmg (см. табл. 2, 3) и наибольшее возрастание числа зарегистрированных видов при увеличении количества собранных особей (см. рис. 2–5). Этому способствовали микроклиматические условия, благоприятные для обитания таких влаголюбивых видов, как *Ctenicera pectinicornis* и *Cidnopus aeruginosus*. По данным А.С. Просвирова [19], личинки *C. pectinicornis* развиваются в увлажненной почве, в том числе на лугах и заболоченных участках. По данным В.Г. Долина [38], *C. aeruginosus* – относительно влаголюбивый вид (мезогигрофил). Известно, что многолетние травы создают условия, благоприятные для выживаемости яиц и личинок шелкунов [26, 30]. Так как почва является более стабильной средой обитания, то это позволяет личинкам ряда видов шелкунов, начавшим свое развитие в агроценозах многолетних трав, выживать при дальнейшей антропогенной трансформации. Так, в агроландшафте МФ АФИ личинки *C. pectinicornis* и *C. aeruginosus* неоднократно были отмечены на полях картофеля, размещенных после многолетних трав [39]. Это свидетельствует о том, что предшествующая в севообороте культура может влиять на видовой состав личинок шелкунов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Комплексы жуков-шелкунов возделываемых земель и примыкающих к ним биотопов природно-антропогенного происхождения (обочин полей и опушек лесов) обособлены. При этом указанные биотопы могут способствовать увеличению биоразнообразия имаго шелкунов в агроценозах многолетних трав. Это происходит главным образом за счет относительно влаголюбивых видов шелкунов, для которых в данных агроценозах складываются благоприятные условия для обитания и размножения. Участки природно-антропогенного происхождения, подвергшиеся наименьшей антропогенной трансформации агроценозы многолетних трав, характеризуются высоким биоразнообразием имаго шелкунов, что подтверждается подсчетом индексов Маргалефа и построением кривых разрежения. Самые низкие показатели биоразнообразия шелкунов отме-

чены для агроценоза картофеля, подвергнутого наибольшей антропогенной трансформации. Это связано с поздними сроками посадки данной культуры, весенне-раннелетним периодом активности большинства видов этих жуков и неблагоприятными для них микроклиматическими условиями.

Авторы выражают глубокую благодарность за помощь в определении шелконов: имаго — О.Н. Кабакову (Санкт-Петербург) и А.С. Просвинову (Москва), личинок — В.Н. Орлову (Краснодар).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бузмаков С.А. Введение в антропогенную трансформацию природной среды // Проблемы антропогенной трансформации природной среды. 2018. № 4. С. 5–9.
2. Вершинина С.Д. Структура почвенной мезофауны в градиенте урбанизации // Вестн. Удмурт. ун-та. Сер. биол. Науки о земле. 2011. Вып. 2. С. 84–89.
3. Коваль А.Г., Гусева О.Г. Жуки-шелкуны (Coleoptera, Elateridae) в агроландшафтах Северо-Запада России // Энтومол. обзор. 2019. Т. 98. Вып. 3. С. 531–540. <https://doi.org/10.1134/S0367144519030055>
4. Гусева О.Г. Распределение жужелиц рода *Poecilus* Bonelli, 1810 (Coleoptera, Carabidae) в агроландшафте на Северо-Западе России // Acta Biologica Sibirica. 2018. V. 4. № 3. P. 102–107. <https://doi.org/10.14258/abs.v4i3.4414>
5. Гусева О.Г. Изучение биоразнообразия и распределения стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в агроландшафте на Северо-Западе России // Acta Biologica Sibirica. 2019. V. 5. № 1. P. 12–18. <https://doi.org/10.14258/abs.v5.i1.5185>
6. Коваль А.Г., Гусева О.Г., Шпанев А.М. Мухи-журчалки (Diptera, Syrphidae) агроландшафтов Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Энтومол. обзор. 2018. Т. 97. Вып. 3. С. 415–422. <https://doi.org/10.1134/S0367144518030061>
7. Голуб В.Б., Цуриков М.Н., Прокин А.А. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 339 с.
8. Mulerčikas P., Tamutis V., Kazlauskaitė S. Species composition and abundance of click beetles (Coleoptera, Elateridae) in agrobiocenosis in Southern Lithuania // Pol. J. Environ. Stud. 2012. V. 21. № 2. P. 423–431.
9. Pawlega K., Łętowski J., Wątróbka L. Elateridae (Coleoptera, Elateridae) fauna in the Nadwierański Landscape Park // Teka Kom. Ochr. Kszt. Środ. Przyg. O.L. PAN. 2014. V. 11. P. 115–127.
10. Гурьева Е.Л. Жуки-шелкуны (Coleoptera, Elateridae) Ленинградской области // Тр. Всесоюз. энто-мол. о-ва. 1961. Т. 48. С. 38–62.
11. Гурьева Е.Л. Жуки-шелкуны (Elateridae). Подсемейство Elaterinae. Трибы Megapenthini, Physorhini, Ampedini, Elaterini, Pomachiliini. Л.: Наука, 1979. 453 с.
12. Гурьева Е.Л. Жуки-шелкуны (Elateridae). Подсемейство Athoinae. Триба Stenicerini. Л.: Наука, 1989. 295 с.
13. Долин В.Г. Личинки жуков-шелкунов (проволочники) европейской части СССР. Киев: Урожай, 1964. 206 с.
14. Бобинская С.Г., Григорьева Т.Г., Персин С.А. Проволочники и меры борьбы с ними. Л.: Колос, 1965. 222 с.
15. Burakowski B. Laboratory methods for reading soil beetles (Coleoptera) // Memorabilia Zool. 1993. V. 46. P. 3–67.
16. Laibner S. Elateridae of the Czech and Slovak Republics. Zlín: Kabourek, 2000. 294 p.
17. Вершинина С.Д., Ухова Н.Л. Видовое разнообразие жуков-шелкунов (Coleoptera, Elateridae) коренных лесов и производных биотопов Висимского заповедника // Вестн. Удмурт. ун-та. Сер. биол. Науки о земле. 2012. Вып. 3. С. 71–77.
18. Traugott M., Benefér C., Blackshaw R. et al. Biology, ecology, and control of elaterid beetles in agricultural land // Annu. Rev. Entomol. 2015. V. 60. P. 313–334. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-021035>
19. Просвинов А.С. Атлас жуков средней полосы России. М.: Фитон XXI, 2018. 272 с.
20. Самойлова Е.С. Трофическая экология личинок жуков-шелкунов (Coleoptera, Elateridae) // Успехи современ. биол. 2018. Т. 138. № 1. С. 95–112.
21. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. V. 4. Elateroidea – Derodontoidea – Bostrichoidea – Lymexyloidea – Cleroidea – Cucujoidea / Eds. Löbl I., Smetana A. Stenstrup: Apollo Books, 2007. 935 p.
22. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. Пер. с англ. М.: Мир, 1992. 181 с.
23. Пенев Л. Фауна и зональное распределение жуков-шелкунов (Coleoptera, Elateridae) Русской равнины // Зоол. журн. 1989. Т. 68. Вып. 2. С. 193–205.
24. Toscano B., Štrbac P., Popović Z. et al. A faunistic study of the family Elateridae in Bačka, Serbia // Pestic. Phytomed., Belgrade. 2017. V. 32. № 3/4. P. 18–88. <https://doi.org/10.2298/PIF1704181T>
25. Катюха С.А. К фауне жуков-шелкунов (Coleoptera, Elateridae) Южного Сахалина // Вестн. зоол. 1977. № 1. С. 58–63.
26. Григорьева Т.Г. Динамика проволочников на фоне ротации культур в травопольном севообороте // Вестн. защиты растений. 1940. № 4. С. 57–64.
27. Новожилев К.В., Волгарев С.А. Проволочники в агробиоценозе картофеля // Защита и карантин растений. 2007. № 4. С. 23–25.
28. Самойлова Е.С., Стриганова Б.Р. Особенности биотопического распределения личинок жуков-шелкунов (Coleoptera, Elateridae) в экосистемах речной долины // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 6. С. 720–727. <https://doi.org/10.7868/S0002332913060143>
29. Jedlička P., Frouz J. Population dynamics of wireworms (Coleoptera, Elateridae) in arable land after abandonment // Biologia, Bratislava. 2007. V. 62. Iss. 1. P. 103–111. <https://doi.org/10.2478/s11756-007-0017-4>

30. Barsics F., Haubruge E., Verheggen F.J. Wireworms management: an overview of the existing methods, with particular regards to *Agriotes* spp. (Coleoptera: Elateridae) // *Insects*. 2013. V. 4. P. 117–152. <https://doi.org/10.3390/insects4010117>
31. Vernon R., Herk W. Wireworm and flea beetle IPM in potatoes in Canada: implications for managing emergent problems in Europe // *Potato Research*. 2017. V. 60. № 3/4. P. 269–285. <https://doi.org/10.1007/s11540-018-9355-6>
32. Jakubowska M., Bocianowski J., Nowosad K. Seasonal fluctuation of *Agriotes lineatus*, *A. obscurus* and *A. sputator* click beetles caught using pheromone traps in Poland // *Plant Protect. Sci.* 2018. V. 54. № 2. P. 118–127. <https://doi.org/10.17221/39/2016-PPS>
33. Becker E. C. Revision of the Nearctic species of *Agriotes* (Coleoptera: Elateridae) // *Can. Entomol.* 1956. V. 88. Suppl. 1. P. 1–101.
34. Середюк С.Д. Элатеридофауна степных биоценозов Уральской горной страны // *Вестн. Оренбург. гос. ун-та*. 2011. № 6. С. 101–105.
35. Traugott M., Schallhart N., Kaufmann R., Juen A. The feeding ecology of elaterid larvae in central European arable land: new perspectives based on naturally occurring stable isotopes // *Soil Biology & Biochemistry*. 2008. V. 40. P. 342–349.
36. Шпанев А.М., Гусева О.Г., Нейморовец В.В. и др. Картирование полей на заселенность проволочниками // *Картофель и овощи*. 2014. № 9. С. 24–25.
37. Parker W.E., Howard J.J. The biology and management of wireworms (*Agriotes* spp.) on potato, with particular reference to the U.K. // *Agricultural and Forest Entomology*. 2001. V. 3. Iss. 2. P. 85–98. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2001.00094.x>
38. Долін В.Г. Жуки-ковалики. Агрипніни, негастріїни, диміны, атоїни, естодіни. Київ: Наукова думка, 1982. 288 с.
39. Шпанев А.М., Смуk В.В. Проволочники в севооборотах с многолетними травами // *Защита и карантин растений*. 2019. № 10. С. 16–19.