

**ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ
ОСНОВЫ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ
БОРЬБЫ
С АМБРОЗИЕЙ**



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
ZOOLOGICAL INSTITUTE

THEORETICAL PRINCIPLES
OF BIOLOGICAL CONTROL
OF THE COMMON RAGWEED

Edited by

O. V. KOVALEV, S. A. BELOKOBYLSKIJ



LENINGRAD
«N A U K A» PUBLISHING HOUSE
LENINGRAD BRANCH

1989

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ БОРЬБЫ С АМБРОЗИЕЙ

Под редакцией

О. В. КОВАЛЕВА, С. А. БЕЛОКОБЫЛЬСКОГО

1998



2812035 V

ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1989

Библиотека им. Ломоносова
Университетская библиотека
Библиотечный отдел
Уч. А. БИРЮКОВА
(Дан кооп) (3)

Теоретические основы биологической борьбы с амброзией / Под ред. О. В. Ковалева, С. А. Белогобыльского. — Л.: Наука, 1989. — 235 с. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 189).

Сборник обобщает результаты многолетних исследований по разработке нового направления — биологической борьбы с заносными сорняками на примере подавления злостных карантинных растений — амброзий, вызывающих значительные потери урожая сельскохозяйственных культур и являющихся источниками массовых аллергических заболеваний населения. Фундаментальные исследования охватывают широкий круг вопросов: математическое моделирование системы «фитофаг—растение», микроэволюционный процесс и фенетический анализ популяций, сукцессионный процесс в фитоценозах, биологию и морфологию насекомого-фитофага. Объект изучения — амброзиевый полосатый листоед, акклиматизируемый Зоологическим институтом на юг страны от Украины до Дальнего Востока, — рассматривается в сравнении с колорадским жуком — видом из близкого рода. Общность естественных врагов этих листоедов в Северной Америке и Евразии обсуждается с целью поиска биологических средств борьбы с колорадским жуком. Описывается новый биологический феномен — уединенная популяционная волна. Книга предназначена для биологов и специалистов по защите растений.

Редакционная коллегия серии
«Труды Зоологического института АН СССР»

Я. И. Старобогатов (отв. редактор), С. Я. Цалолыхин (зам. отв. редактора),
Ю. С. Балашов, И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер,
М. Г. Петрушевская, В. А. Тряпицын, И. М. Фокин

Рецензенты: С. В. ВАСИЛЬЕВ, Е. С. СУГОНЯЕВ

This volume is devoted to the long term results of the multi-disciplinary research into the biological control of one of the most dangerous weeds — the ragweeds (*Ambrosia* L.) by introducing specific phytophages from North America to the USSR. Specialists in entomology, botany, mathematics from different research and other institutes participated in preparation of this volume. It consists of 25 articles of 22 authors. The papers are devoted to various problems from biocoenotic problems (succession processes in phytocoenoses, allelopathy and microevolutional processes in populations, mathematical modelling of the system «phytophage—plant») to special aspects of phytophage biology and behavior imago and immature stages of the ragweed beetle and the Colorado potato beetle. Etological mechanism of the density population regulation is given. For these originally very close American leaf beetle comparative evaluation of pathogens and entomophages in the Old and New worlds is described. During settling of the ragweed beetle biological phenomenon — solitary population waves following settling of the introduced species in different parts of the world was found. Solitary waves are known in various systems (physical, chemical and biological) as solitons and autowaves. For the first time this wave process is described in ecosystems; mathematic model is also given.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Расселение опасных карантинных сорняков американского происхождения — амброзий — приняло глобальный характер. Амброзии — не только злостные конкуренты культурных растений, но и источник массовых аллергических заболеваний населения. Несмотря на применение широкого арсенала средств борьбы, включая химические, агротехнические и карантинные мероприятия, амброзия полыннолистная продолжает захватывать все новые регионы на территории нашей страны, распространяясь прежде всего в густонаселенных районах.

В предлагаемой книге обсуждаются вопросы биологического подавления очагов амброзий. Интродукция естественных врагов с родины растений, как показывает опыт успешной борьбы с массовыми вспышками размножения заносных сорняков в различных районах мира, становится насущной задачей.

Основные материалы книги связаны с многолетними исследованиями Комплексной экспедиции Зоологического института АН СССР по разработке биологической борьбы с амброзией, проводимыми на территории Северного Кавказа. В работе экспедиции и обработке материалов принимали участие специалисты различного профиля (энтомологи, геоботаники, математики) из различных институтов и вузов страны. Вот почему представленные разработки охватывают несколько направлений экологических, этологических, морфологических и геоботанических исследований.

Особое внимание в книге уделяется изучению амброзиевого полосатого листоеда, интродуцированного Зоологическим институтом АН СССР в 16 краев и областей страны от Украины до Дальнего Востока. Акклиматизация листоеда — результат длительного отбора наиболее эффективных фитофагов амброзий. Такой отбор был бы невозможен без постоянной международной кооперации по обмену фитофагами сорняков.

Изучение системы «листоед—амброзия» производится с помощью разнообразных приемов и методов: математического моделирования при всестороннем анализе биологии фитофага, фитоценологических методик и фенетического анализа. Представляет интерес универсальная математическая модель ранее неизвестного феномена — уединенной популяционной волны. Этот класс волновых процессов может быть обнаружен при расселении различных организмов. Методами электронной микроскопии получены оригинальные материалы по распределению и ультраструктурным особенностям рецепторов, строению гениталий амброзиевого листоеда и колорадского жука.

Следует подчеркнуть важный прикладной аспект обсуждаемых материалов по амброзиевому листоеду — эти сведения даются в сравнении с данными по колорадскому жуку, очень близкому по происхождению и экологическим особенностям листоеду.

Во флористических работах история расселения амброзий в Старом Свете и вопросы ценологических взаимоотношений амброзии полыннолистной с рядом сорных и культурных видов рассматриваются в сравнении сукцессионных процессов на залежах в Северной Америке и Евразии.

Обсуждаемые в книге материалы представляют лишь часть полученных результатов по разработке проблемы биологической борьбы с амброзиями и посвящены прежде всего одному наиболее эффективному виду фитофага. Последующие работы будут связаны с изучением консорций фитофагов амброзий.

ОТБОР ФИТОФАГОВ АМБРОЗИЙ ДЛЯ ИНТРОДУКЦИИ И БИОЛОГИЯ АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА

РАССЕЛЕНИЕ АДВЕНТИВНЫХ РАСТЕНИЙ ТРИБЫ АМБРОЗИЕВЫХ В ЕВРАЗИИ И РАЗРАБОТКА БИОЛОГИЧЕСКОЙ БОРЬБЫ С СОРНЯКАМИ РОДА *AMBROSIA* L. (AMBROSIEAE, ASTERACEAE)

О. В. Ковалев

Расселение заносных растений — один из показателей резкого изменения экологических ситуаций в современную эпоху. Адвентивные виды составляют значительный процент в составе региональных флор, а потери от заносных сорняков определяют основную часть потерь от всех сорных растений. Многочисленные исследования связывают особую вредоносность адвентивных сорняков с отсутствием их специфических врагов в местах заноса. История биологической борьбы с сорняками свидетельствует, что интродукция естественных врагов растений с его родины — нередко единственный радикальный путь подавления массового размножения заносных сорняков (Julien, 1982).

В нашей стране все большее экономическое значение приобретают сорняки американского происхождения, и прежде всего виды трибы амброзиевых (Ambrosieae, Asteraceae). Распространение амброзиевых приобрело глобальный характер. Самый вредоносный вид *Ambrosia artemisiifolia* L. — не только злостный конкурент культурных растений, но и источник массовых аллергических заболеваний населения. Амброзии — одни из наиболее важных биологических засорителей атмосферы.

К началу нашей разработки биологической борьбы с амброзией в 1965 г. идея использования естественных врагов для контроля этих растений в литературе не обсуждалась.

1. ТРИБА AMBROSIEAE В НОВОМ И СТАРОМ СВЕТЕ

Амброзиевые образуют хорошо изолированную трибу сложноцветных (*Ambrosia*, *Dicorea*, *Euphrosyne*, *Hymenoclea*, *Iva* (*Cyclachaena*), *Xanthium*) между ближайшими трибами Anthemideae и Heliantheae (Payne, 1962, 1976). Происхождение амброзиевых, вероятно, связано с Сонорой (Payne, 1964), и Пэйн относит происхождение рода *Ambrosia* к аридным районам юго-запада Северной Америки, где произрастают самые архаичные кустарниковые и полукустарниковые амброзии. От примитивных видов рода *Ambrosia* произошли виды родов *Hymenoclea* и *Xanthium* (Payne, 1962). Однако в Старом Свете неоднократно описывались эндемичные виды в родах *Ambrosia* и *Xanthium*. Эти растения имеют существенное значение как сорняки и источники аллергических заболеваний, поэтому для разработки биологической борьбы необходимо определение центров происхождения вредоносных растений. Как могли оказаться в Евразии виды такого продвинутого рода, как *Xanthium*, в недавнее геологическое время?

Типовой вид *A. maritima* L. Амброзия приморская. Linnaei, 1753 : 988.
A. psilostachya DC. Prod. 5, 1836 : 536 — syn. n.

Описано более 40 видов амброзий. Все виды рода по своему происхождению связаны только с американским континентом. Однако выделение этого рода Линнеем началось с описания *A. maritima* L. по гербарным образцам из Средиземноморья. В современной литературе (Löve, 1976; Никитин, 1983) сохраняется трактовка автохтонного происхождения амброзии в Европе. В отечественных карантинных пособиях (Справочник. . ., 1970) длительный период *A. maritima* относилась к карантинным объектам, опасным для завоза, и семена ее якобы обнаруживались в импортных грузах (Полякова, 1978).

Что же представляет собой типовой вид (Payson, 1962) рода *Ambrosia*? Изучение линнеевского гербария позволило нам (Ковалев, 1971) предположить, что Линней понимал под европейским видом *A. maritima* широко расселившуюся в Европе в XVIII в. американскую многолетнюю амброзию, позже описанную А. Декандром как *A. psilostachya* DC. Это заключение подтвердилось в период работы с гербарием амброзий в парижском Музее естественной истории (Laboratoire de Phanerogamie). Мною обнаружено, что *A. psilostachya* регулярно собиралась во второй половине XVIII в. и в первой половине XIX в. во Франции, Испании и Италии и почти во всех случаях на этикетках определена как «*A. maritima*». Сборы преобладают с территории средиземноморского побережья.

Во второй половине XIX и в XX вв. гербарные образцы с этих же территорий определяются как *Ambrosia coronopifolia* Torr. et Gray. Этот вид является младшим синонимом *A. psilostachya*. Оба названия употребляются даже одновременно для европейской территории. Например, в известном обзоре Лавалре (Lawalree, 1947) по адвентивным амброзиям в Западной Европе обсуждается семь видов, из которых два названия являются синонимами, а два определены неверно.

Амброзия приморская *A. maritima* (= *A. psilostachya*) занесена в Европу в период колонизации Северной Америки задолго до ее описания Линнеем и к середине XVIII в. стала обычным растением в западном Средиземноморье. Единственное затруднение, усложнившее трактовку вида, относится к диагнозу «однолетник». Однако на гербарных образцах *A. maritima* разных сборщиков в Европе за 200 лет мы легко отличали особенности структуры корневища этого многолетнего вида.

В гербарии парижского Музея естественной истории представлен экземпляр *A. maritima*, собранный А. Декандром в Венеции в 1822 г. и подаренный музею. Нетрудно убедиться, что это типичная *A. psilostachya*, по описанию этого известного ботаника (De Candolle, 1836) на материале из Северной Америки.

Широкому распространению *A. maritima* в Западной Европе в XVIII в. несомненно предшествовал неоднократный завоз этого вида. Однако ныне приморская амброзия встречается на востоке Северной Америки гораздо реже, чем, например, *A. artemisiifolia* (Payson, 1962). В современную эпоху именно полыннолистная амброзия расселяется с различными грузами с американского континента, так как распространена в измененных человеком ландшафтах: вдоль дорог, на культивируемых землях и в населенных пунктах. Несомненно, в эпоху открытия Америки европейцами *A. artemisiifolia* была гораздо менее обычным растением, чем в настоящее время, и ее распространение сопровождалось освоением территории колонистами.

Действительно, *A. artemisiifolia* была настолько редким растением, что в США (Мичиган) отмечена лишь в 1838 г., а самые ранние сборы в восточной

Канаде датируются 1860 г. (Bassett, Crompton, 1975). Находки пыльцы амброзии в межледниковье (60 тыс. лет тому назад) на территории Канады (Bassett, Terasmae, 1962) не могут быть идентифицированы как *A. artemisiifolia*.

Судя по наиболее богатой фауне олигофагов на амброзии полыннолистной на территории Флориды, отсюда началось нашествие этого вида. Амброзия полыннолистная в Северной Америке — ценофобное растение, пионер нарушенного почвенного покрова, ее доминирование прекращается обычно в течение одного сезона с наступлением сукцессии. Поэтому широкое распространение *A. artemisiifolia* оказалось следствием распашки земель и увеличения посевов. В настоящее время в сельскохозяйственных зонах США наибольшая плотность этого растения встречается на полях зерновых (Раупе, 1962). Таким образом, в течение двух столетий амброзия полыннолистная превратилась из редкого растения под влиянием хозяйственной деятельности человека в чрезвычайно вредоносный вид, расселившийся в Центральной и Южной Америке, Евразии, Африке и Австралии.

Появление амброзии полыннолистной в Европе в литературе традиционно соотносят с определенными датами: в 1863 г. завезена в Германию и в 1875 г. во Францию (Lawalgee, 1947). Однако, судя по гербарным материалам парижского Музея естественной истории, этот вид завозился в Европу в первой половине прошлого века. Единственная находка до 1875 г. для Франции датируется 1846 г. (сборщик Jordan), но этот вид длительное время определялся как *A. maritima*.

Вместе с приморской амброзией в Европе в XVIII в. расселились трехраздельная амброзия *A. trifida* L. и однолетня *A. acanthicarpa* Hook с колючими плодами. *A. trifida*, возможно, выращивалась как декоративное растение. В XIX и XX вв. в европейской литературе трехраздельная амброзия встречается под двумя названиями: *A. trifida* и *A. aptera* DC., последнее является синонимом. В отечественной литературе (Никитин, 1983) оба названия употребляются для обозначения разных видов.

A. acanthicarpa в парижском гербарии представлена в единственном экземпляре с этикеткой «*A. maritima*. Южная Европа» (XVIII в.). Другие находки в Европе неизвестны.

A. maritima в XX столетии расселилась по всему северному побережью Средиземного моря, стала обычной в Северной и Южной Африке, встречается в различных странах Средней Европы, а в СССР достигла Северного Казахстана при ее движении на восток.

Род *Xanthium* L.

Типовой вид *X. strumarium* L. Дурнишник обыкновенный. Linnaei, 1753 : 987.

X. strumarium var. *albinum* (Widder) Scholz; var. *antiquorum* (Wallr.) Boiss; var. *brasilicum* Vell.; var. *cavanillesii* Schouw; var. *italicum* Moretti; var. *macrocarpum* DC.; var. *orientale* L.; var. *pennsylvanicum* Wallr.; var. *riparium* Itz. et Hertsch; var. *sibiricum* Patr. ex Widd.

Род *Xanthium* имеет несомненно сонорское происхождение, так как его предки — примитивные амброзии (Раупе, 1962) — не произрастали севернее границ сонорской флористической области. Однако в различных районах мира, и прежде всего в Евразии, описаны виды этого рода, которым придается автхтонное происхождение. *X. strumarium* считается европейским археофитом, и действительно, плоды дурнишника обыкновенного найдены в разрезах чешских средневековых городов и славянских городищ, в материалах римской эпохи на территории ГДР, ФРГ и Польши (Orgavil, 1974). Традиционна трактовка средиземноморского происхождения *X. brasilicum* Vell. и *X. italicum* Moretti (Протопопова, 1964, 1973; Hegi, 1968; Никитин, 1983), а также родины *X. sibiricum* Patr. ex Widd. в северной Азии. В последние годы возросла вредо-

носность этих сорняков: например, *X. sibiricum* является одной из причин снижения урожаяев сои в Приморском крае (Ульянова, 1978).

Поиск центра происхождения этого рода с целью отбора специфических фитофагов позволил нам восстановить историю расселения дурнишников из Северной Америки в Евразию. Род состоит только из двух видов — *X. spinosum* L. и *X. strumarium* L. Все остальные описанные виды являются аллеломорфами чрезвычайно полиморфного вида *X. strumarium*. Оба эти филогенетически молодых вида американского происхождения проникли в Азию, вероятно, в четвертичное время. Единственным возможным путем переселения дурнишников в Евразию в этот период была Берингия — мост суши, периодически соединявший Америку с Азией. Тяжелые, колючие плоды дурнишников могут успешно расселяться животными; например, в наше время это известные засорители шерсти овец. Через Берингию в плейстоцене происходил интенсивный обмен крупными млекопитающими, прежде всего парнокопытными Artiodactyla (Bovidae, Camelidae). За этот длительный период дурнишники расселились в Старом Свете, но приурочены к нарушенным местообитаниям: в Европе первоначально к берегам рек, а позже занесены в поселения человека в Древнем Риме. В Северной Америке *X. strumarium* более адаптирован к различным экосистемам (McMillan, 1971).

Среди насекомых — потребителей дурнишников — отсутствуют узкие олигофаги в Старом Свете, но с плодами переселилась из Америки специфическая пестрокрылка *Euaresta bullans* Wied (Tephritidae, Diptera). Род *Euaresta* распространен только на американском континенте: личинки пестрокрылок развиваются в плодах амброзий и дурнишников.

Предположения о евразийском происхождении дурнишников привели к поиску естественных врагов этих растений в Индии, откуда был ошибочно завезен в Австралию многоядный усач *Nupserha vexator* (Pascoe) (Julien, 1982).

Специфические сесквитерпеновые лактоны дурнишников служат защитой от многоядных членистоногих и теплокровных животных. Для наиболее устойчивых североамериканских форм характерны комбинации ксантинина, ксантумина и других лактонов. Азиатские растения менее устойчивы: например, популяции из Индии содержат только ксантинозин (McMillan et al., 1976). Это уменьшение полиморфизма можно объяснить ослаблением потока генов по периферии ареала (Кожевников, 1987). Распределение лактонов в генетических линиях *X. strumarium* коррелирует с морфологическими структурами аллеломорф. Гибридизация аллеломорф *X. strumarium* из различных районов мира подтвердила сохранение признаков определенных морфологических структур: так, плоды F₁ гибридов между *chinense* и *italicum* (или *cavanillesii*) имеют тенденцию походить на «pennsylvanicum complex» (McMillan, 1974). Эти аллеломорфы, которые можно выделять как *varietas*, до последнего времени понимаются как реально существующие виды.

1.1. ВРЕДНОСТЬ АМБРОЗИИ ПОЛЫННОЛИСТНОЙ В СССР

Семена амброзии проникли в нашу страну в начале девятисотых годов с различными грузами через черноморские порты. Уже в двадцатые-тридцатые годы появились очаги сорняка на Украине, Северном Кавказе, Закавказье и Казахстане. В 1940 г. амброзия начинает угрожать одной из важнейших сельскохозяйственных зон — Кубани, где была обнаружена в 18 районах. В годы Великой Отечественной войны амброзия не только существенно расширила свой ареал, но и стала произрастать плотными очагами, нередко занимая большие площади, осваивая нарушенные местообитания.

Распространение амброзии в послевоенные годы носит характер экологического взрыва. Только в Краснодарском крае площади засорения увеличились с 369 тыс. га в 1963 г., 962 125 га в 1974 г. (Никитин, 1983) до нескольких миллионов га в 1986 г. В шестидесятые годы началось нашествие амброзии на юг Дальнего Востока, в восьмидесятые годы амброзия появилась в Средней Азии.

Необычные волны размножения амброзии, неизвестные ранее в других регионах, сопровождались проявлением широкой амплитуды изменчивости микроэволюционного процесса. Наиболее опасные при дальнейшем распространении формы: низкорослая, цветущая на 1.5 месяца раньше, чем обычные, и женская, образующая гроздья семян до 150 тыс. экз. (Васильев, 1958). При благоприятных условиях амброзия достигает 2 м высоты, плотность всходов до 5—7 тыс. на м², а фитомасса может достигать 10 т на гектар. В зоне интенсивного земледелия на Северном Кавказе амброзия превратилась в ландшафтный сорняк: почвенное покрытие нередко составлено только этим видом. Сорняк засоряет все используемые земли — поля, огороды, сады, пастбища, лесополосы, расселяется вдоль дорог, в населенных пунктах. При сильном засорении посевов некоторые полевые культуры могут полностью погибнуть (Карантинные сорняки. . ., 1970); сорняк развивает очень мощную корневую систему и наземную массу. Поэтому ежегодно затрачиваются значительные средства на проведение агротехнических и карантинных мероприятий, на обработку гербицидами сотен тысяч гектаров (Инструкция. . ., 1974; Марьюшкина, 1986).

Однако применение традиционных мер борьбы может иметь лишь локальный успех, так как семена амброзии разносятся ветром и распределены на тысячах квадратных километров. Например, увеличение северокавказского очага и его распространение на запад связано с влиянием юго-восточных суховеев. При этом семена амброзии полыннолистной могут длительное время сохранять всхожесть — в опытах при хранении в течение 20 лет (Grocker, 1938).

При такой плотности очагов сорняка постоянно поддерживается очень высокий фон засорения воздуха пылью амброзии. Можно привести для сравнения уровень заболеваний амброзиевыми поллинозами среди населения на востоке Северной Америки: от 2.5 до 3 млн случаев ежегодно (Bassett, 1959).

Экологический взрыв размножения амброзий не контролируется местными фитофагами. По нашим наблюдениям, лишь немногие виды цикадок, тлей, слоников и чешуекрылых могут питаться на амброзиях. Это питание, скорее, случайное. Так, в эксперименте, проведенном на Северном Кавказе с многоядными совками *Scotia ipsilon* Hfn., *Autographa confusa* Steph., *A. gamma* L. (Noctuidae), при воспитании гусениц на листьях амброзии от отрождения до окукливания стадии куколки достигали единичные особи, а вылетевшие бабочки были в полтора раза меньше среднего размера в размахе крыльев.

Вот почему очаги амброзий в нашей стране представляют собой идеальную «свободную экологическую нишу» для интродукции специфических фитофагов с родины амброзий из Северной Америки.

2. ОТБОР КОМПЛЕКСА СПЕЦИФИЧЕСКИХ ФИТОФАГОВ АМБРОЗИЙ ДЛЯ ИНТРОДУКЦИИ В СССР

2.1. ЕСТЕСТВЕННЫЕ ВРАГИ АМБРОЗИЙ НА АМЕРИКАНСКОМ КОНТИНЕНТЕ

С целью организации постоянных исследований по изучению естественных врагов амброзий на американском континенте нами была установлена международная кооперация по обмену фитофагами с лабораториями биологического контроля сорняков Канады, США и Института биометода Британского Содру-

жества. В 1965 г. в мировой литературе не было специальной публикации по фитофагам амброзий. Совместно с американскими и канадскими энтомологами собрана информация по 450 видам насекомых, клещей, нематод и грибов, обитающих на 11 видах амброзий в Северной Америке. Сведения о фитофагах амброзий, имеющиеся в американских музеях, были обработаны ведущими систематиками США. Уже в первых обзорах фитофагов амброзий Северной Америки обсуждалось 270 видов (Ковалев, 1971) и 214 видов (Harris, Piper, 1970) насекомых из 47 семейств 7 отрядов. Затем специальные исследования по фитофагам 9 видов амброзий в Калифорнии выполнены Геденом и Рикером: отмечено 260 видов насекомых и клещей (Goeden, Ricker, 1974a, 1974b, 1975, 1976a, 1976b, 1976c; Goeden et al., 1974).

Из первых обзоров следовал неутешительный вывод для интродукции: крайне малочислен был выбор специфических фитофагов — узких олигофагов, ограниченных родом амброзия, или «монофагов», по Гедену и Рикеру. Например, для *A. artemisiifolia* таких видов отмечено всего 5 (Harris, Piper, 1970). Даже для архаичных амброзий в одном из центров формирования рода в Калифорнии приводится 38 «очевидных монофагов» (Goeden, Ricker, 1976c). Однако часть этих «очевидных монофагов» относится к широким олигофагам: *Coleophora* sp. aff. *annulatella* Br., *Epiblema* sp. sp., *Adaina ambrosiae* (Murtf.) и др. Кроме того, действительные монофаги сонорских многолетних амброзий могут быть бесполезны для использования в борьбе с эволюционно продвинутыми видами — *A. artemisiifolia*, *A. psilostachya* и *A. trifida*.

Но в этих обзорах не обсуждались наиболее перспективные для интродукции специфические фитофаги — амброзиевые листоеды *Zygogramma suturalis* F., *Z. disrupta* Rog. (Chrysomelidae). В наших работах по интродукции эти листоеды оказались ведущими фитофагами в биологической борьбе с амброзиями.

Значительным дополнением к собранным материалам явились результаты полевых работ Штегмайера (С. Е. Stegmaier, USA). Наша совместная работа со Штегмайером осталась неопубликованной, но по подготовленному списку фитофагов только в отряде Coleoptera число собранных видов жуков, питающихся амброзиями, увеличилось с 89 видов, упомянутых в обзорах, до 157. Это были не только собственные сборы Штегмайера, но и других энтомологов в штате Флорида. Наибольшее число видов на амброзиях среди Chrysomelidae — 47 и Curculionidae — 73. При этом практически весь материал собран на одном виде растения — *A. artemisiifolia*. Возможно, часть видов листоедов и слоников окажутся новыми для науки, и среди перспективных для биометода могут быть виды родов *Trirhabda*, *Pachybrachis*, *Pyrrhalta*, *Phyllotreta* и др.

Особую значимость приобретают обнаруженные Штегмайером галлицы *Asphondylia ambrosiae* Gagne и *Rhopalomyia ambrosiae* Gagne (Stegmaier, 1971; Gagne, 1975). Эти специфические для амброзии полыннолистной галлицы неизвестны из других районов Северной Америки. Видообразование в родах галлообразующих галлиц *Asphondylia* и *Rhopalomyia* связано с длительным периодом сопряженной эволюции, поэтому может свидетельствовать о центре происхождения растения-хозяина. Формирование амброзии полыннолистной на юго-востоке Северной Америки косвенно подтверждается и наибольшим разнообразием фауны насекомых-фитофагов. Это растение короткого дня не проникает севернее 50° с. ш. и лишь в недавнее время расселилось на запад континента.

2.1.2. ФИТОПАТОГЕНЫ НА АМБРОЗИЯХ В СЕВЕРНОЙ АМЕРИКЕ

В известном списке болезней растений (Index. . ., 1960) для территории США на амброзиях отмечено 28 видов патогенных грибов. Дополнительный анализ литературы позволил нам увеличить число отмеченных видов грибов до

52. немногие виды вирусов и нематод имеют широкий круг хозяев. Практически все эти сведения приводятся для *Ambrosia artemisiifolia*, *A. bidentata* Michx., *A. psilostachya*, *A. trifida*. Преобладающее число патогенных грибов имеет широкий круг хозяев. Самые распространенные виды на территории Северной Америки: *Albugo tragopogonis* (Pers.), *Cercospora trifidae* Chupp., *Diaporthe arctii* (Lasch.) Nits., *Entyloma compositarum* Farl., *E. polysporum* (Pk.) Farl., *Erysiphe cichoracearum* (DC.) Schr., *Metasphaeria ambrosiaecola* Atk., *M. complanata* (Tode) Sacc., *Ophiobolus* sp. sp., *Phyllachora ambrosiae* (Berk. et Curt.) Sacc., *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et DeT., *Puccinia xanthii* Schw., *Rhodochytrium spilanthis* Lagh., *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) Mass., *Septoria* sp. sp. Успешное применение грибов, особенно ржавчинных, в биологической борьбе с сорняками в последние годы предполагает возможность развития этого направления для подавления амброзий. В СССР были проведены исследования в попытках использовать местные штаммы *Albugo tragopogonis* (Pers.) в борьбе с амброзией полыннолистной (Вялых, Жерягин, 1977), однако практического значения эти опыты не получили.

Один из перспективных видов — *Puccinia xanthii* Schw. в Северной Америке встречается на видах *Ambrosia* и *Xanthium*, но в Евразии специфичен только для дурнишников и не поражает амброзии в СССР. Возможно, *P. xanthii* переселился вместе с дурнишником из Северной Америки в Азию в период существования Берингии. К сожалению, этот вид размножается только телиоспороношением, и в эволюции потеряны остальные стадии (Arthur, Cummis, 1962), особенно урединии — наиболее удобные для практических работ. Кроме того, Элкорн (Alcorn, 1976) обнаружил, что ржавчина *Puccinia lagenophore* Ске. на *Calendula officinalis* неотличима от *P. xanthii* и заражает в эксперименте подсолнечник (*Helianthus annuus*). Необходим поиск патогенных штаммов перспективных видов для интродукции.

2.2. СОПРЯЖЕННАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ТАКСОНОВ НАСЕКОМЫХ, ПОТРЕБИТЕЛЕЙ РАСТЕНИЙ ТРИБЫ АМБРОЗИЕВЫХ

Успех в отборе специфических фитофагов для биологической борьбы зависит от того, насколько изолированы таксоны сорных растений в ходе биохимической эволюции. Растения трибы амброзиевых резко выделяются по своей способности к продуцированию вторичных растительных веществ — сесквитерпеновых лактонов. Эта группа лактонов характерна прежде всего для сложноцветных, а роды в этом семействе нередко хорошо различаются синтезом лактонов определенных типов. Эти вещества являются сигнальными для узких олигофагов (Ковалев, 1971), но в процессе эволюции играли роль ингибиторов или репеллентов для многоядных организмов. Для трибы *Ambrosieae* характерны сесквитерпеновые лактоны следующих типов: гермакранолиды, гваянолиды, ксантанолиты, псевдогваянолиды, эвдесманолиты и эремофиланолиды (Mabry, 1970; Раупе, 1976).

По биосинтезу сесквитерпеновых лактонов амброзиевые хорошо отличаются от близкой трибы *Heliantheae*, для которой характерен иной тип биосинтеза терпенов, и потому для этих триб неизвестна сопряженная эволюция общих таксонов узких олигофагов. Этот аспект важен для целей безопасности отбора фитофагов: исключается возможность перехода на культивируемые виды рода *Helianthus*. Сесквитерпеновые лактоны рода *Helianthus* уникальны для этого рода, но исчезают при селекции у культурных форм (Rogers et al., 1987). Однако в американской энтомологической литературе принимается также объединение амброзиевых и подсолнечниковых в одну трибу *Heliantheae* (Goeden, Ricker, 1976c; Hilgendorf, Goeden, 1981, 1983), причем классификация олигофагов

следует трактовке объединения триб, хотя приводимый материал не подтверждает общих путей эволюции обсуждаемых таксонов растений и их потребителей.

Эти закономерности сопряженной эволюции фитофагов приняты за основу разработанной методики отбора специфических фитофагов амброзий (Ковалев, 1974).

2.2.1. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ПРОВЕРКА СПЕЦИФИЧНОСТИ ФИТОФАГОВ

Специфичность фитофагов определялась нами в цикле опытов с принудительным питанием на растениях нескольких родов в зависимости от филогенетических связей с амброзиями. В качестве экспресс-метода отбора потенциально узких олигофагов использовалась проверка на видах рода *Xanthium*, происходящего из примитивных амброзий. В условиях принудительного питания некоторые виды узких олигофагов способны развиваться на дурнишниках, однако развитие отклоняется от нормы. В природе такой переход невозможен для узких олигофагов. В частности, амброзиевая совка *Tarachidia candefacta* Hubn. (Noctuidae) развивается только на двух видах амброзий (*A. artemisiifolia*, *A. psilostachya*) в Северной Америке. При принудительном питании на дурнишнике наблюдается снижение скорости роста и развития гусениц, уменьшается их вес, повышается смертность, появляются карликовые бабочки, изменяется соотношение полов при увеличении количества самцов, и, наконец, при питании на дурнишнике появляется дополнительный шестой возраст у гусениц (совместная работа с Т. Д. Руновой) (см. табл.).

В последние годы получены доказательства высокой токсичности сесквитерпеновых лактонов, добавление которых в пищевую субстрат вызывает повышенную смертность у многоядных насекомых (Rogers et al., 1987). Однако в нашем опыте показатели отклонения развития от нормы являются не просто свидетельством угнетения при питании неблагоприятным кормом — это характерная реакция на ювеноиды, каковыми выступают сесквитерпеновые лактоны дурнишников.

Сесквитерпены — одни из широко распространенных в природе ювеноидов (аналогов ювенильного гормона насекомых) (Буров, 1983). Эволюция рода *Xanthium* из примитивных амброзий сопровождалась биосинтезом ксантанолидов — сесквитерпеновых лактонов, не встречающихся у амброзий и выступающих для узких олигофагов амброзий как ювеноиды.

Другим близким родом к амброзиям является *Iva* (*Cyclachaena*). Циклахены продуцируют лактоны типа амброзанолидов амброзий. Поэтому в крайне редких случаях возможно питание такого узкого олигофага, как амброзиевый листоед

Особенности развития по возрастам гусениц амброзиевой совки в зависимости от корма

Возраст гусеницы	<i>Ambrosia</i>				<i>Xanthium</i>			
	n	продолжительность развития, сут		ширина головной капсулы, мм	n	продолжительность развития, сут		ширина головной капсулы, мм
		средняя	v			средняя	v	
I	120	2.1	15.8	0.225	120	3.2	18.4	0.225
II	118	2.0	15.9	0.385	64	2.4	23.8	0.330
III	113	2.1	16.7	0.625	63	2.1	34.6	0.500
IV	113	2.1	17.2	1.050	62	2.4	27.3	0.800
V	112	2.8	18.4	1.562	62	3.0	21.7	1.140
VI	—	—	—	—	50	5.8	30.8	—

Примечание. v — коэффициент вариации, n — выборка.

Zygogramma suturalis, на листьях *I. xanthifolia* (Nutt.) Fresen. Циклахена дурнишниковлистная представляет серьезную опасность как быстро расселяющийся источник аллергических заболеваний, идентичных амброзиевым поллинозам. Вот почему размножение листоеда на циклахене было бы желательно, однако у листоеда прекращается развитие яиц при переходе на циклахену.

Наконец, нам удалось получить регистрацию электрической активности вкусовых сенсилл амброзиевого листоеда *Z. suturalis* на выделенный из амброзии полыннолистной лактон амброзии, что подтверждает высказанную ранее гипотезу об основном механизме опознавания пищевого субстрата у узких олигофагов растений трибы амброзиевых (Ковалев, 1971).

2.2.2. ОТБОР КОМПЛЕКСА СПЕЦИФИЧЕСКИХ ФИТОФАГОВ АМБРОЗИЙ И ИНТРОДУКЦИЯ НАСЕКОМЫХ В СССР

Основная цель наших исследований — отобрать комплекс специфических фитофагов, поражающих амброзии на всех стадиях развития. Этой задаче в полной мере удовлетворяют роды или группы видов насекомых, сопряженная эволюция которых не выходит за пределы трибы амброзиевых. Приведем некоторые таксоны, изученные в экспериментальных условиях.

Отряд *Diptera*. Пестрокрылки рода *Euaresta* (Tephritidae) обладают исключительной специфичностью к амброзиевым: личинки всех видов развиваются в плодах видов *Ambrosia* и *Xanthium*. Эволюционная радиация рода *Euaresta* охватила основные ветви видов амброзий и дурнишников: *E. aequalis* (Loew) — *X. strumarium*; *E. bullans* (Wied.) — *X. spinosum*; *E. bella* (Loew.) — *A. artemisiifolia*; *E. bellula* Snow — *A. chamissonis* (Lessig) Greene, *A. chenopodiifolia* (Bentham) Payne, *A. dumosa* (Gray) Payne; *E. festiva* Loew — *A. trifida*; *E. stigmatica* Coquil. — *A. acanthicarpa* Hook., *A. illicifolia* (Gray) Payne (Goeden, Ricker, 1976c; Hilgendorf, Goeden, 1983).

С 1967 г. изучалась (Ковалев, 1971) специфичность пестрокрылки *E. bella* — монофага *A. artemisiifolia*, а в 1969, 1973, 1977 и 1988 гг. мы завозили этот вид на Кавказ. К сожалению, результаты акклиматизации неизвестны.

Среди двукрылых глубокой специфичностью обладают галлообразователи *Asphondylia ambrosiae* и *Rhopalomyia ambrosiae* (Cecidomyiidae). Для пестрокрылки *Callachna gibba* (Loew) (Tephritidae), вероятно, ошибочно приведено растение-хозяин амброзия.

Отряд *Lepidoptera*. Эволюционная радиация рода *Tarachidia* Hamp. (Noctuidae), возможно, сопряжена с эволюцией амброзиевых: в Сопоре обитают 15 из 25 известных видов, кормовые растения отмечены только среди видов *Ambrosia* и *Iva* (Ковалев, 1971). Амброзиевая совка *T. candefacta* Hubn. была первым иноземным фитофагом, преднамеренно завозимым на европейскую территорию (Ковалев, Рулева, 1970; Ковалев и др., 1973). Специфические фитофаги амброзий встречаются в различных семействах *Microlepidoptera*, но, к сожалению, это малоперспективные по эффективности виды в родах *Vicculatrix*, *Tischeria*, *Nepticula*, *Cremastobombycia* и др.

Отряд *Coleoptera*. Среди наибольшего видового разнообразия фитофагов амброзий в отряде жуков мы отобрали наиболее эффективные виды для акклиматизации в СССР, прежде всего листоеда *Zygogramma suturalis* (Ковалев, 1979, 1981). Листоеды рода *Zygogramma* оказались наиболее исследованными таксонами фитофагов амброзий, однако остается неизученной специфичность листоедов из родов *Nodonota*, *Pachybrachys*, *Trirhabda*. Не завершена проверка специфичности слоников рода *Smycronix* (Curculionidae) (Ковалев, 1971), в этом семействе необходим поиск узких олигофагов амброзий.

Единственный потребитель мужских соцветий среди узких олигофагов

амброзий — ложнослоник *Brachytarsus (Trigonorrhinus) tomentosus* Say (Anthribidae). После проверки на специфичность мы завозили этот вид на Северный Кавказ в 1977 г.

Кроме насекомых следует продолжать отбор узких олигофагов среди четырехногих клещей сем. Eriophyidae (Acarina). Для проверки на специфичность завозился из Калифорнии галлообразователь *Aceria boycei* Keifer (Goeden et al., 1974).

Таким образом, в отобранном комплексе фитофагов имеются листогрызущие виды, галлообразователи побегов и почек, обитатели стеблей и генеративных органов. Однако при пространственном распределении фитофагов в экологической нише очагов амброзий на территории Евразии предпочтительнее должны получать виды, способные резко увеличивать численность, полностью занимая нишу при достижении ими критической плотности. Таким видом оказался листоед *Zygogramma suturalis*: при прохождении уединенной популяционной волны листоеда очаг амброзии уничтожается полностью на 100 %; следовательно, использование других фитофагов целесообразно только после стабилизации численности листоеда при средних и низких плотностях амброзии.

3. ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ В СССР АМБРОЗИЕВОГО ПОЛОСАТОГО ЛИСТОЕДА

Успешная акклиматизация амброзиевого листоеда на Северном Кавказе (Ковалев, 1979) определила выбор этого фитофага как основного вида в организации биологической борьбы с амброзиями полыннолистной и многолетней. Успех биологической борьбы с сорняками прежде всего зависит от возможности выбора среди естественных врагов наиболее эффективного вида. Борьба с амброзией путем использования насекомых особенно сложна из-за частого пресса агротехнических, химических и карантинных мероприятий в зонах интенсивного земледелия, где численность полезного вида постоянно элиминируется. В таких условиях необходим фитофаг с необычной экологической пластичностью и устойчивостью к абиотическим и биотическим факторам. Амброзиевый листоед по основным признакам (происхождению, особенностям экологии) близок к одному из наиболее экологически и физиологически приспособленных насекомых зоны умеренного климата — колорадскому жуку *Leptinotarsa decemlineata* Say и обладает сходными потенциальными особенностями, которые обеспечили экологический взрыв размножения и его расселения в Новом и Старом Свете (Ковалев, Медведев, 1983).

После длительной проверки на специфичность (первые насекомые завезены для опытов в 1967 г.) в 1978 г. интродуцировано 1500 жуков из Канады (провинция Онтарио) в окрестности Ставрополя и несколько десятков жуков из США (штат Флорида) в Абхазию (Ковалев, 1981). Все последующее расселение листоеда в нашей стране обеспечивалось ставропольской популяцией: листоед завезен в 16 краев и областей РСФСР, Украины, Грузии, Казахстана.

3.1. ДИНАМИКА РАССЕЛЕНИЯ ЛИСТОЕДА В ОКРЕСТНОСТЯХ СТАВРОПОЛЯ

В августе 1978 г. выборка листоеда выпущена на 4 га опытного участка, расположенного среди полей овощного и полевых севооборотов. Расширение территории, занятой листоедом, происходило только при достижении критической плотности, обеспечивающей уничтожение амброзии (Ковалев и др., 1983). В первые годы этот участок представлял собой эллипс, наибольшая ось которого совпадала с направлением господствующих восточных ветров (рис. 1, А).

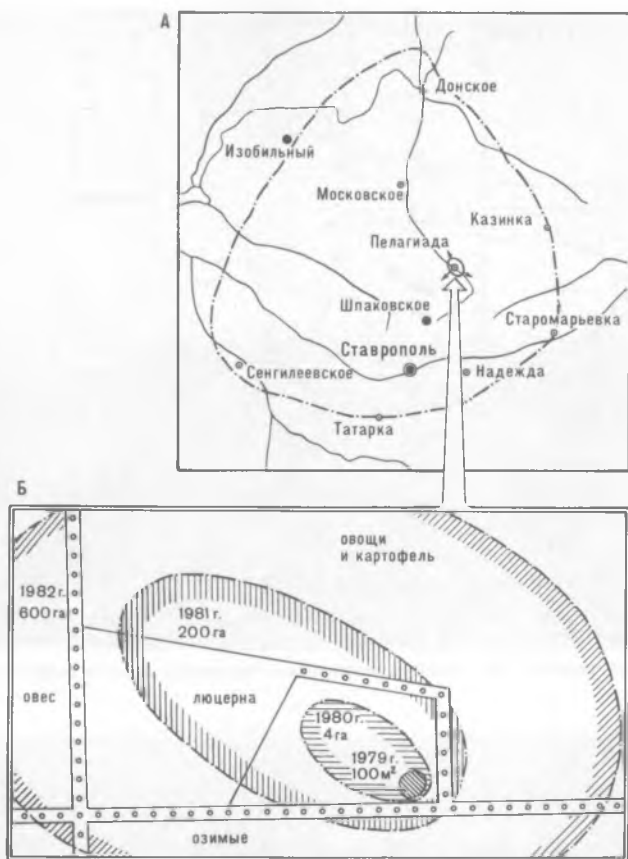


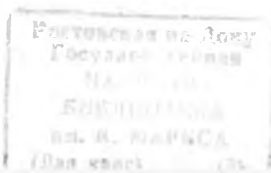
Рис. 1. Расселение амброзиевого листоеда *Zygotogramma suturalis* в окрестностях Ставрополя в 1979—1986 гг.

А — расширение контура микроареала в месте выпуска в 1978 г.; Б — границы ареала в 1986 г.

Динамика увеличивающегося ареала по годам следующая: 1979 — 1 га, 1980 — 4 га, 1981 — 200 га, 1982 — 600 га, 1983 — 5500 га, 1984 — 20 000 га, 1986 — 300 000 га. В 1986 г. контур ареала имел форму веера с сохранением заметного влияния восточных ветров (рис. 1, Б). Реализуемый биотический потенциал размножения листоеда в первые годы соответствовал в перерасчете на год 34-кратному возрастанию объема популяции. Он оценивался по параметру уравнения органического роста, полученная величина 3.5 составляла 41 % от значения k , соответствующего полной реализации потенциальной плодовитости листоеда: $y = ce^{3.52t}$, где c — начальная численность, t — время в годах. Экспоненциальный рост популяции резко возрос при создании дополнительного участка (10 га) в 1983 г. (рис. 2), а объем популяции на этом участке резко увеличился в течение сезона. Все последующие годы листоед расселяется в зоне интенсивного земледелия, где действует постоянный элиминирующий фактор сокращения численности — агротехнические мероприятия (обработка почвы, уборка урожая и пр.). Однако в некоторых посевах (многолетние травы) могли возникать условия для накопления в течение сезона до 10 млн особей на 80—100 га.

Таким образом, обязательные условия увеличения численности листоеда — выделение специальных участков (5—10 га) для размножения насекомых (Ковалев и др., 1986).

2812035



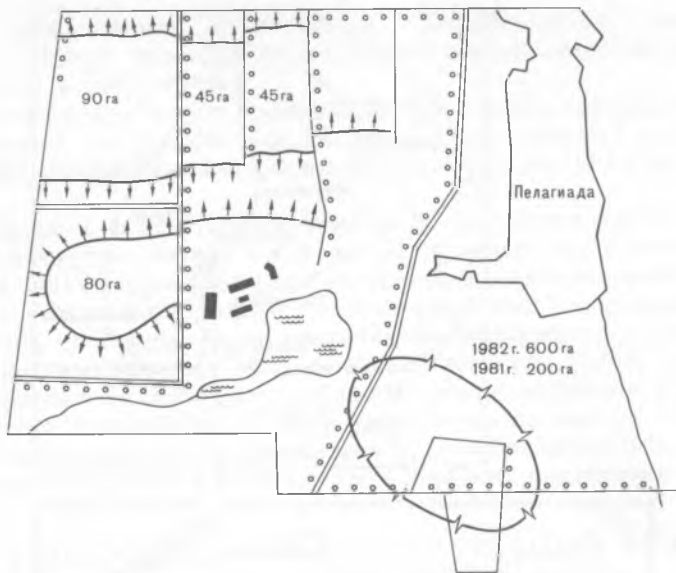


Рис. 2. Формирование уединенных популяционных волн (УПВ) в ареале амброзиевого листоеда в 1985 г. (посевы многолетних трав и кукурузы совхоза «Пелагиадский» Ставропольского края). Стрелки — направление фронта УПВ. Овал — расширение территории в месте выпуска листоеда в 1978 г.



Рис. 3. Амброзиевый листоед на амброзии полыннолистной (уединенная популяционная волна первого поколения).



Рис. 4, 5. Картофельное поле, засоренное амброзией полыннолистной в 1980 г. (участок овощного севооборота в с. Пелагиада, окрестностях Ставрополя) (4); запас семян амброзии в поверхностном слое почвы в среднем 24 000 на м^2 . Этот же участок в 1984 г. (5) после выпуска амброзиевого листа-еда в 1978 г.; количество семян амброзии в почве сократилось в 1985 г. до 35 на м^2 .

3.2. НОВЫЕ ФАКТОРЫ ЭФФЕКТИВНОСТИ ФИТОФАГОВ В БИОЛОГИЧЕСКОЙ БОРЬБЕ

В 1973 г. Харрис (Harris, 1973), а затем Геден (Goeden, 1983) предложили удобную систему оценки (в баллах) эффективности фитофагов, используемых в биологической борьбе с сорняками. По этой системе амброзиевый листоед может оцениваться на уровне эффективности самых известных фитофагов, в частности листоедов-хризолин, применяемых в борьбе со зверобоем. Однако у амброзиевого листоеда мы обнаружили неизвестный ранее фактор эффективности — уединенную популяционную волну (Ковалев, Вечернин, 1986), подробно обсуждаемый в настоящем сборнике. Этот феномен проявился на значительной территории (сотни гектаров) в 1985 г., когда площадь ареала листоеда достигла десятков тысяч гектаров (рис. 3). После прохождения уединенных популяционных волн очаг амброзии разрушается, и система «листоед—амброзия» действует с некоторым запаздыванием (см. статью Ковалева и Вечернина в настоящем сборнике). Таким образом, в экспоненциальном росте популяции листоеда появление УПВ оказывается узловым моментом и характеризует выход на «плато» равновесного состояния популяции.

Еще один новый фактор эффективности фитофага проявился во влиянии листоеда на динамику растительности: расселение листоеда на залежах в очагах амброзии вызывает направленные фитоценотические изменения с такой же периодичностью наступления первой и второй стадий сукцессии, как это характерно для смены амброзии в сукцессионном процессе на родине растения в Северной Америке (Ковалев, 1986). В отсутствие листоеда на контрольных участках за такой же период господство амброзии в проективном покрытии не сокращалось.

Вероятно, следует добавить еще один фактор эффективности в системе Харриса—Гедена: устойчивость к абиотическим и биотическим факторам среды. Листоед способен эффективно расселяться в агроценозах (рис. 4, 5), проявляя относительную устойчивость к основным агротехническим мероприятиям (обработка почвы, уборка урожая), а также устойчивость к большинству применяемых гербицидов (Ковалев и др., 1986). Акклиматизация этого вида возможна во всех засоренных амброзиями полыннолистной и многолетней зонах СССР.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Акклиматизация амброзиевого листоеда создает условия для интродукции остальных видов отобранного комплекса фитофагов в зонах разрушения очагов амброзий. Одновременный выпуск листоеда с другими фитофагами в незанятую нишу может привести к вытеснению листоедом остальных видов, особенно в период возможного формирования уединенной популяционной волны.

После акклиматизации листоеда предстоит интродукция специализированных видов, занимающих различные ниши в очаге амброзий: галлиц, развивающихся в почках растений, пестрокрылок, обитающих в семенах, ложнослоников, поражающих мужские соцветия.

ЛИТЕРАТУРА

- Буров В. Н. Синтетические аналоги гормонов // Гормональная регуляция развития насекомых. Л., 1983. С. 128—139. (Тр. ВЗО; Т. 64).
- Васильев Д. С. Амброзия полыннолистная и меры борьбы с ней. Краснодар, 1958. 84 с.
- Вялых А. К., Жерягин В. Г. Условия заражения амброзии полыннолистной возбудителем белой ржавчины *Albugo tragorogonis* Schroet. // Микология и фитопатология. 1977. Т. 11, вып. 2. С. 135—140.

- Инструкция по борьбе с амброзией.** М., 1974. 24 с.
- Карантинные сорняки и борьба с ними.** Днепропетровск, 1970. 153 с.
- Ковалев О. В.** Фитофаги амброзий (*Ambrosia* L.) в Северной Америке и их использование в биологической борьбе с этими сорняками в СССР // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 2. С. 199—209.
- Ковалев О. В.** Применение биологического метода в борьбе с сорными растениями: Обзорная информация. М., 1973. 32 с.
- Ковалев О. В.** Развитие биологического метода борьбы с сорняками в СССР и странах Европы // Биологические средства защиты растений. М., 1974а. С. 252—260.
- Ковалев О. В.** Использование филогенетических связей растений при отборе узких олигофагов для интродукции с целью биологического подавления сорняков // Материалы VII съезда ВЭО. Л., 1974б. С. 81—82.
- Ковалев О. В.** Биологическая борьба с сорными растениями в СССР // Состояние интродукции и акклиматизации перспективных энтомофагов, акарифагов и фитофагов важнейших вредителей и сорняков в странах — членах ВПС/МОББ. Киев, 1979. С. 55—58.
- Ковалев О. В.** Интродукция и акклиматизация фитофагов амброзий (*Ambrosia* L., Asteraceae) в СССР // Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва. 1981. Т. 63. С. 9—11.
- Ковалев О. В.** Опыт и некоторые итоги биологического метода борьбы с заносными сорняками на примере подавления амброзий // Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва. 1986. Т. 68. С. 153—156.
- Ковалев О. В., Вечернин В. В.** Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзинового листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомол. обозрение. 1986. Т. 65, вып. 1. С. 21—38.
- Ковалев О. В., Медведев Л. Н.** Теоретические основы интродукции амброзиновых листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в СССР для биологической борьбы с амброзией // Энтомол. обозрение. 1983. Т. 62, вып. 1. С. 17—32.
- Ковалев О. В., Рулева Т. Д.** Совка *Tarachidia canefacta* Hübn. (Noctuidae, Lep.) — перспективный фитофаг в биологической борьбе с сорняками рода *Ambrosia* L. (Compositae) // Энтомол. обозрение. 1970. Т. 49, вып. 1. С. 23—36.
- Ковалев О. В., Найнов Н. И., Крымова А. И.** Методические указания по разведению амброзиновой совки *Tarachidia canefacta* Hübn. (Noctuidae, Lepidoptera). Л., 1973. 27 с.
- Ковалев О. В., Черкашин В. Н., Резник С. Я.** Временные методические указания по применению листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в биологической борьбе с амброзиями (*Ambrosia artemisiifolia* L., *A. psilostachya* D. C.). Л., 1983. 20 с.
- Ковалев О. В., Резник С. Я., Виноградова Е. Б.** Методические указания по расселению и производственным испытаниям амброзиновых листоедов рода *Zygogramma* в биологической борьбе с амброзиями полыннолистной и многолетней. Л., 1986. 28 с.
- Кожешников Ю. П.** Популяционно-генетическая изменчивость видов и ее отражение в систематике растений // Ботан. журн. 1987. Т. 72, № 4. С. 874.
- Марьюшкина В. Я.** Амброзия полыннолистная и основы биологической борьбы с ней. Киев, 1986. 118 с.
- Никитин В. В.** Сорные растения флоры СССР. Л., 1983. 452 с.
- Полякова Р. В.** Карантинные и другие отсутствующие в СССР опасные вредители, болезни и сорные растения, обнаруженные при досмотре импортных подкарантинных материалов в 1975 г. // Карантин растений. М., 1978. С. 13—47.
- Протопопова В. В.** Нові дані про систематичний склад роду Нетреба (*Xanthium* L.) на Україні // Україн. бот. журн. 1964. Т. 21, № 4. С. 78—82.
- Протопопова В. В.** Адвентивні рослини лісостепу і степу України. Київ, 1973. 191 с.
- Справочник по карантинным и другим опасным вредителям, болезням и сорным растениям.** М., 1970. 236 с.
- Ульянова Т. Н.** Сегетальная флора Приморского края // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 7. С. 1004.
- Alcorn J. L.** Host range of *Puccinia xanthii* // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1976. Vol. 66, pt 2. P. 365—367.
- Arthur J. C., Cummis G. B.** Manual of the Rusts in the United States and Canada. New York, 1962. 438 p.
- Bassett I. J.** Surveys of air-borne ragweed pollen in Canada with particular reference to sites in Ontario // Canad. J. Plant Sci. 1959. Vol. 39, N 4. P. 491—497.
- Bassett I. J., Crompton C. W.** The biology of Canadian weeds. 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. // Canad. J. Plant Sci. 1975. Vol. 55. P. 463—476.
- Bassett I. J., Terasmae J.** Ragweeds, *Ambrosia* species, in Canada and their history in postglacial time // Canad. J. Bot. 1962. Vol. 40, N 1. P. 141.
- Chupp C.** A monograph of the fungus genus *Cercospora*. New York; Ithaca, 1954. 667 p.
- De Candolle A. P.** Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Paris, 1836. Pars 5. 536 p.
- Gagne R. J.** The gall midges of ragweed, *Ambrosia*, with descriptions of two species (Diptera: Cecidomyiidae) // Proc. Entomol. Soc. Wash. 1975. Vol. 77, N 1. P. 50—55.
- Goeden R. D.** Critique and revision of Harris' scoring system for selection of insect agents in biological control of weeds // Prot. Ecol. 1983. Vol. 5, N 4. P. 287—301.
- Goeden R. D., Ricker D. W.** The phytophagous insect fauna of the ragweed, *Ambrosia acanthicarpa*, in southern California // Environ. Entomol. 1974a. Vol. 3. P. 827—834.
- Goeden R. D., Ricker D. W.** The phytophagous insect fauna of the ragweed, *Ambrosia chamissonis*, in southern California // Environ. Entomol. 1974b. Vol. 3. P. 835—839.

- Goeden R. D., Ricker D. W. The phytophagous insect fauna of the ragweed, *Ambrosia confortiflora*, in southern California // Environ. Entomol. 1975. Vol. 4. P. 301—306.
- Goeden R. D., Ricker D. W. The phytophagous insect fauna of the ragweed, *Ambrosia dumosa*, in southern California // Environ. Entomol. 1976a. Vol. 5. P. 45—50.
- Goeden R. D., Ricker D. W. The phytophagous insect fauna of the ragweed, *Ambrosia chenopodiifolia*, *A. eriocentra* and *A. ilicifolia*, in southern California // Environ. Entomol. 1976b. Vol. 5. P. 923—930.
- Goeden R. D., Ricker D. W. The phytophagous insect fauna of the ragweed, *Ambrosia psilostachya*, in southern California // Environ. Entomol. 1976c. Vol. 5. P. 1169—1177.
- Goeden R. D., Kovalev O. V., Ricker D. W. Arthropods exported from California to the USSR for ragweed control // Weed Sci. 1974. Vol. 22. P. 156—158.
- Grocker W. Life-span of seeds // Bot. Rev. 1938. Vol. 4. P. 235—274.
- Harris P. The selection of effective agents for the biological control of weeds // Canad. Entomol. 1973. Vol. 105. P. 1495—1503.
- Harris P., Piper G. L. Ragweed (*Ambrosia* spp.: Compositae), its North American insects and possibilities for its biological control // Commonw. Inst. Biol. Contr. Techn. Bull. 1970. Vol. 13. P. 117—140.
- Hegi G. *Ambrosia — Xanthium* // Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 1968. Bd 6, Lfg. 4. S. 258—277.
- Hilgendorf J. H., Goeden R. D. Phytophagous insects reported from cultivated and weedy varieties of the sunflower, *Helianthus annuus* L., in North America // Bull. Entomol. Soc. Amer. 1981. Vol. 27, N 2. P. 102—108.
- Hilgendorf J. H., Goeden R. D. Phytophagous insect faunas of spiny clothbur, *Xanthium spinosum*, and cocklebur, *Xanthium strumarium*, in southern California // Environ. Entomol. 1983. Vol. 12, N 2. P. 404—411.
- Index of plant diseases in the United States. Agricultural Handbook. Washington, 1960. 531 p.
- Julien M. H. Biological control of weeds: a world catalogue of agents and their target weeds. Surrey, 1982. 108 p.
- Julien M. H., Broadbent J. E., Matthews N. C. Effect of *Puccinia xanthii* on *Xanthium strumarium* (Compositae) // Entomophaga. 1979. Vol. 24. P. 29—34.
- Lawalree A. Les *Ambrosia* adventices en Europe Occidentale // Bull. Jard. Bot. Bruxelles. 1947. Vol. 18, N 3/4. P. 305—315.
- Löve D. Compositae (258), *Xanthium strumarium* subsp. *italicum* (Moretti) D. Löve, comb. nov. // Bot. J. Linn. Soc. 1975. Vol. 71, N 4. P. 271.
- Löve D. *Ambrosia* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1976. Vol. 4. P. 142—143.
- Linnaei C. Species plantarum. Holmiae, 1753. T. 2. P. 561—1200.
- Mabry T. J. Intraspecific variation of sesquiterpene lactones in *Ambrosia* (Compositae): applications to evolutionary problems at the populational level // Phytochemical phylogeny. London, 1970. P. 269—300.
- McMillan C. Photoperiod evidence in the introduction of *Xanthium* (Cocklebur) to Australia // Science. 1971. Vol. 171, N 3975. P. 1029—1031.
- McMillan C. Experimental hybridization in *Xanthium strumarium* of American complex with diverse photoperiodic adaptation // Canad. J. Bot. 1974. Vol. 52, N 4. P. 849—859.
- McMillan C., Mabry T. J., Chavez P. I. Experimental hybridization of *Xanthium strumarium* (Compositae) from Asia and America. 2. Sesquiterpene lactones of F₁ hybrids // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63, N 3. P. 317—323.
- Munz P. A., Keck D. O. A California flora. Berkley; Los Angeles, 1959. 224 p.
- Opravil E. *Xanthium strumarium* L. — evropsky archeofyt? // Acta Inst. bot. Acad. Sci. Slovaca. Bratislava, 1974. Ser. A, I. P. 83—87.
- Payne W. W. Biosystematic studies of four widespread weedy species of ragweeds, *Ambrosia* (Compositae): Philos. Dr. Thesis Univ. Michigan, Ann. Arbor, 1962. 339 p.
- Payne W. W. A re-evaluation of the genus *Ambrosia* (Compositae) // J. Arnold Arboretum. 1964. Vol. 45. P. 401—438.
- Payne W. W. Biochemistry and species problems in *Ambrosia* (Asteraceae — Ambrosieae) / Plant Syst. Evol. 1976. Vol. 125. P. 169—178.
- Rogers C. E., Gershenzon J., Ohno N., Mabry T. J., Stipanovic R. D., Kreitner G. L. Terpenes of wild sunflowers (*Helianthus*): an effective mechanism against seed predation by larvae of the sunflower moth, *Homoeosoma electellum* (Lepidoptera: Pyralidae) // Environ. Entomol. 1987. Vol. 16, N 3. P. 586—592.
- Solbrig O. T. The tribes of Compositae in the southeastern United States // J. Arnold Arboretum. 1963. Vol. 44. P. 436—461.
- Stegmaier C. E. Lepidoptera, Diptera and Hymenoptera associated with *Ambrosia artemisiifolia* (Compositae) in Florida // Florida Entomologist. 1971. Vol. 54, N 3. P. 259—272.

S U M M A R Y

Ways of spread out of *Ambrosia* and *Xanthium* species from the territory of North America because of the global spreading of some plants of Ambrosieae tribe are discussed. The *Xanthium* genus originates from Sonora region from primitive species of *Ambrosia* genus. But some species of *Xanthium* are described as aboriginal species in the Old World where burs of cocklebur has been found in the areas of former ancient Roman settlements. The only possible way of cocklebur penetration to Eurasia was the Bering Land Bridge that periodically connected America with Asia. Achenes of cocklebur could easily be transferred by big animals in the Pleistocene when intensive exchange of mammals (Bovidae, Camelidae) was going on. In our days these achenes are wellknown dirties of animal's wool. Together with achenes specific American phytophages (*Euaresta bullans* Wied) resettled as well. That is why the *Xanthium* genus consists only of two species — *X. spinosum* L. and *X. strumarium* L. The other species described in different regions of the world are the only allelomorphs of the very polymorph species of *X. strumarium*. In modern literature definition of autohton origin of *Ambrosia maritima* L. in Europe is preserved. These species were periodically transferred to Europe from North America during its colonization period and naturalized in the Mediterranean long before Linnaey had described it. Basing on the study of European herbariums the name western ragweed (*A. psilostachya* DC.) is widely used in literature as a synonym to *A. maritima*. But the most dangerous widely spread species of *A. artemisiifolia* L. appeared in Europe only in the second half of 19th century. This xenophobic plant originates from the South East of North America and is spread widely in the eastern United States only in the first half of the 19th century as a result of land cultivation and increase of grain crops. This species was simultaneously noted in Canada (1860) and Germany (1863). Ecological outbreak of *A. artemisiifolia* in our country is not controlled by phytophages. In North America data are gathered on 450 species of insects, mites, nematodes and fungus inhabiting 11 species of ragweed. During selection of specific phytophages for introduction co-evolution of taxa has been studied. As an express method of determining host-specificity of phytophages screening tests of feeding on *Xanthium* species that have close sesquiterpen lactones were used. Among species of the phytophages complex introduced to the USSR from North America the most detailed study was the study of chrysomelid beetle *Zygogramma suturalis* acclimatization. This species is settling from the Ukraine to the North Caucasus and the Far East and also to China where it was introduced from the USSR.

ПОВЕДЕНИЕ АМБРОЗИЕВОГО ПОЛОСАТОГО ЛИСТОЕДА ПРИ ЯЙЦЕКЛАДКЕ

С. Я. Резник

Амброзиевый полосатый листоед *Zygogramma suturalis* F. был интродуцирован в СССР для биологического подавления карантинных сорняков — амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) и амброзии многолетней (*A. psilostachya* DC.) (Ковалев, 1979, 1981). В ходе изучения биологии листоеда обнаружилась заметная изменчивость поведения при яйцекладке: в разные сезоны на амброзию откладывалось от 50 до 90 % яиц (Ковалев и др., 1983а). Выбор места для откладки яиц является весьма важным моментом поведения листоеда, так как личинки малоподвижны и участок, на котором они будут питаться (т. е. подавлять или уничтожать амброзию), выбирается яйцекладущими самками. Кроме того, в тех случаях, когда яйцо отложено не на амброзию, возникает необходимость самостоятельного поиска кормового растения только что отродившимися личинками, что приводит к определенному повышению смертности (Ковалев и др., 1983а). Важность и вместе с тем весьма слабая изученность поведения амброзиевого полосатого листоеда при яйцекладке и послужили причиной проведения данного исследования. Следует также отметить, что амброзиевый листоед вообще является весьма благоприятным объектом для изучения поведения при яйцекладке, так как плотность откладки яиц у него очень велика (200—600 яиц/м² весной и 100—200 — летом), что позволяет в короткие сроки и при относительно небольших затратах труда изучать большие количества яйцекладок. Так, материалом для данной работы послужили данные об откладке более 16 000 яиц.

Литературные данные, касающиеся поведения при яйцекладке амброзиевого полосатого листоеда, немногочисленны и носят предварительный характер (Ковалев, Медведев, 1983; Ковалев и др., 1983а). Более подробно изучено поведение таксономически и биологически близкого вида — колорадского картофельного жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say). Однако и в этом случае в литературе нам удалось обнаружить в основном сведения о суточной и сезонной ритмике яйцекладки, количестве яиц в кладке и т. п. Что же касается избирательности при яйцекладке, то тут мнения авторов заметно расходятся. В сводке «Колорадский картофельный жук» (1981) на с. 113 И. Ф. Миндер пишет, что «на растения, не содержащие стимулятора яйцекладки или содержащие ее ингибиторы, самки яиц, как правило, не откладывают, чем объясняются очень редкие случаи обнаружения яйцекладок на непасленовых растениях в природе», в то же время на с. 56 этой книги Р. С. Ушатинская и Н. И. Кочетова утверждают, что яйца «зачастую откладываются на сорные растения и даже на поверхность почвы». Относительно колорадского жука известно также, что предпочтения самок при питании и яйцекладке не совпадают (Bongers, 1970), что корм личинок не оказывает заметного влияния на избирательность имаго при яйцекладке (Wilde de, 1959) и что самки при откладке яиц отвергают сильно поврежденные растения картофеля (Szentesi, 1981).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основным исходным материалом для данной работы послужили результаты полевых учетов, проведенных автором в мае—августе 1983 г. в Ставропольском крае (частично использованы также результаты учетов 1984 г.). Учеты проводили по нестационарным трансектам (Ковалев и др., 1983б) на заросших амброзией оросителях овощного поля, граничащего с опытным участком Зоологического института АН СССР (участки № 1 и 2), и на самом опытном участке, представлявшем собой залежь, заросшую амброзией (участок № 3). Учеты

проводили регулярно, обычно каждые 10 дней, с помощью квадратной рамки площадью 0.1 м^2 . Все площадки находились в зоне высокой плотности популяции листоеда. Во время учета на каждом участке изучали не менее 10 площадок, результаты хронологически близких учетов на одном и том же участке обычно объединяли. При учетах подсчитывали общее количество яиц листоеда на площади рамки, число яиц в каждой кладке, отмечали вид растения, выбранного самкой для откладки каждого яйца. Определяли также фитомассу амброзии и других растений в пределах рамки. Поврежденность амброзии оценивалась глазомерно, но не в баллах (Ковалев и др., 1983б), а (для повышения точности работы) в процентах: по отношению площади съеденной части листьев к их общей первоначальной площади. При необходимости учитывали также целый ряд других параметров, относящихся как к листоеду (число жуков, личинок, их распределение по растениям), так и к амброзии (средняя высота, высота и фитомасса самого крупного растения на площадке и т. п.). В работе использованы также результаты экспериментов с яйцекладущими самками амброзиевого полосатого листоеда. В ходе опытов самок содержали в чашках Петри, температура ($20\text{—}25 \text{ }^\circ\text{C}$) и освещенность во всех чашках были одинаковыми. В каждую чашку Петри помещали листья амброзии в качестве корма и субстрата для яйцекладки и еще какой-либо потенциальный субстрат для яйцекладки (лист растения, полоску бумаги) примерно такой же площади. Амброзию и дополнительный субстрат для яйцекладки заменяли ежедневно, в опытах по изучению суточной ритмики кладки — несколько раз в день.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И УЧЕТОВ

РИТМИКА ЯЙЦЕКЛАДКИ, РАЗМЕР ОТДЕЛЬНОЙ КЛАДКИ

Откладка яиц амброзиевым полосатым листоедом продолжается практически все время от выхода из почвы зимовавших жуков до формирования зимней диапаузы, однако в условиях Ставропольского края можно выделить два четких пика яйцекладки: в мае—июне кладут яйца перезимовавшие самки, а в июле—августе — жуки первого поколения (рис. 1). Что же касается суточной ритмики яйцекладки, то, как и у колорадского жука, яйца откладываются

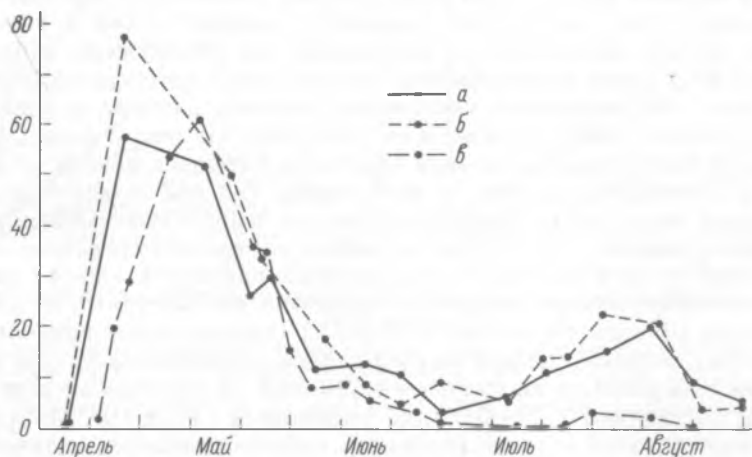


Рис. 1. Динамика интенсивности яйцекладки амброзиевого полосатого листоеда (по данным 1983 г.).

По оси абсцисс — дата учета, по оси ординат — среднее число яиц на учетной площадке (0.1 м^2). а — участок № 1, б — № 2, в — № 3.

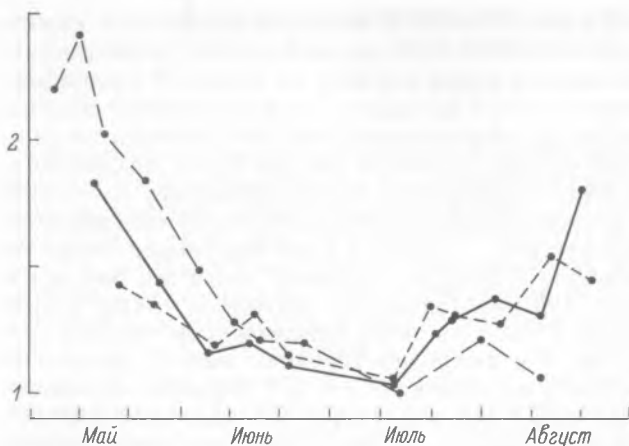


Рис. 2. Динамика размера кладки амброзиевого полосатого листоеда (по данным 1983 г.).

По оси абсцисс — дата учета, по оси ординат — среднее число яиц в кладке. Три линии соответствуют трем участкам (как на рис. 1).

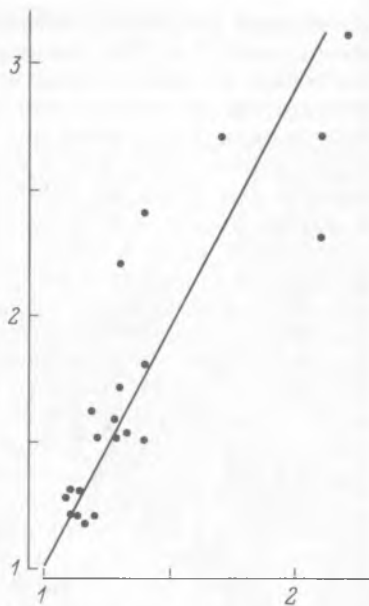


Рис. 3. Соотношение средних размеров кладок на амброзии и других растениях (по данным учетов 6 V—25 VI).

По оси абсцисс — средний размер кладки на амброзии, по оси ординат — средний размер кладки на других растениях. Каждая точка представляет результаты одного учета, линия соответствует уравнению регрессии $y = 1.46x$.

в основном днем. Так, за период 17—21 V подопытные самки отложили 871 яйцо, из которых 765 (около 88 %) приходится на светлое время суток.

Размер отдельной кладки амброзиевого полосатого листоеда в среднем невелик, хотя максимальное число яиц в одной кладке за все время учетов составляет 23 (возможно, впрочем, в данном случае мы имели дело со слившимися кладками нескольких самок). На рис. 2 показано изменение среднего числа яиц в кладке в мае—августе 1983 г. При сравнении рис. 1 и 2 следует отметить, что в периоды интенсивной откладки яиц увеличивается и средний размер одной кладки, хотя уменьшения среднего размера кладки в конце августа, при убыли общей интенсивности яйцекладки, не обнаружено. Интересно, что на участке № 3 слабо выраженному летнему пику интенсивности яйцекладки соответствует незначительное увеличение среднего размера кладки.

Размер кладки зависит также и от субстрата. На рис. 3 видно, что практически во всех учетах средний размер кладки на амброзии меньше, чем на других растениях (приведены данные за май—июнь, так как в июле—августе жуки откладывают яйца почти исключительно на амброзию). Особенно крупные кладки обнаруживаются на листьях латука компасного (*Lactuca serriola* L.). Если средний размер кладки на некормовых растениях (кроме латука) превышает соответствующую цифру для амброзии на 0.26 ± 0.10 , то для латука и амброзии эта разница составляет 0.45 ± 0.12 (здесь и далее приведены среднее и его ошибка). В опыте средний размер кладок, отложенных 25—30 V на амброзию, равен 1.38 ± 0.04 , а на латук — 1.69 ± 0.07 (в природе за этот же период эти цифры составляют 1.29 ± 0.06 для амброзии и 1.62 ± 0.08 для латука). Как видно из хорошего совпадения полевых и экспериментальных данных, увеличение размеров кладки на латуке является результатом каких-то свойств самого листа латука, а не сопутствующего ему микроклимата. Возможно, причиной увеличения размеров кладки является удобная для самки форма или фактура поверхности листьев латука.

ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ЯЙЦЕКЛАДКИ

Самым сложным, интересным и, как уже отмечалось, наиболее важным для практики элементом поведения яйцекладущей самки является избирательность, т. е. выбор места для откладки яйца. В соответствии с удобной для фитофагов схемой мы делим процесс выбора места для кладки на три последовательных этапа: 1) выбор территории, пригодной для яйцекладки (в нашей работе размер такой территории условно определялся учетной площадкой — 0,1 м²); 2) выбор растения-субстрата для яйцекладки; 3) выбор места на растении для откладки яйца.

В ы б о р т е р р и т о р и и. Основным фактором, определяющим выбор самой территории для яйцекладки, является, естественно, наличие кормового растения — амброзии. На рис. 4 приведены графики, демонстрирующие взаимосвязь между фитомассой амброзии и числом яиц листоеда в пределах учетной площадки, наблюдавшуюся в мае—июле 1983 г. Во всех учетах обнаружена достоверная положительная корреляция между этими признаками, причем коэффициент корреляции r нередко превышает 0,9. На рис. 4 приведены только итоговые графики, соответствующие уравнениям регрессии. В качестве примера на рис. 5, 6 изображены данные двух учетов, проведенных в период яйцекладки перезимовавших жуков на участке № 3. Видно, что в мае—июне линейные графики достаточно точно описывают зависимость числа яиц, отложенных листоедом, от фитомассы амброзии в пределах площадки. В августе зависимость интенсивности яйцекладки от фитомассы амброзии сохраняется, но теряет свой линейный характер (рис. 7). Возможно, это связано с тем, что средняя интен-

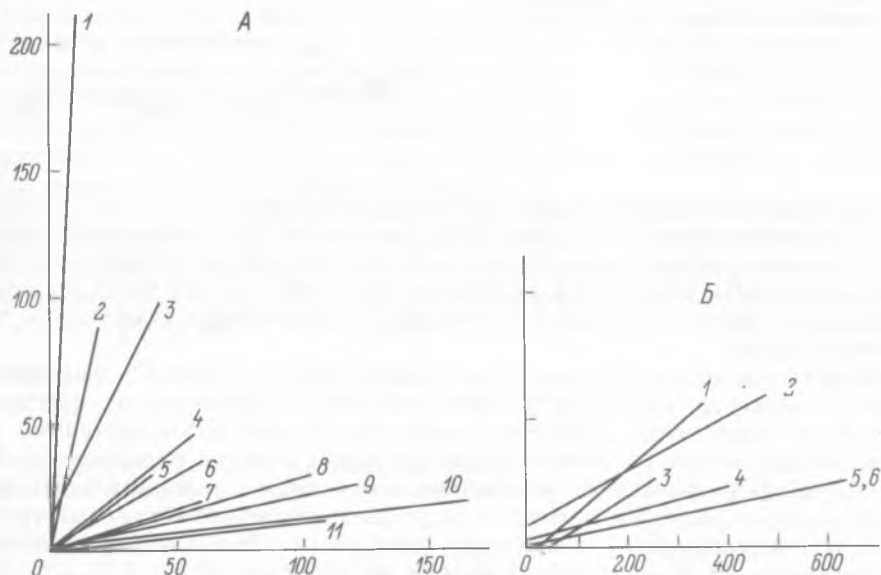


Рис. 4. Влияние фитомассы амброзии на выбор территории при яйцекладке амброзиевым полосатым листоедом.

По оси абсцисс — фитомасса амброзии (г), по оси ординат — число яиц, отложенных на площадку. Каждая линия соответствует уравнению регрессии по данным одного учета, информация о котором приводится в следующем порядке: номер линии (на графике) — дата учета, № участка, коэффициент корреляции, его достоверность, уравнение регрессии. А: 1 — 6—14 V, 3, $r=0.94$, $p<0.001$, $y=20.5x+5.5$; 2 — 13 V, 1, $r=0.86$, $p<0.001$, $y=4.5x+1.7$; 3 — 22—25 V, 3, $r=0.73$, $p<0.001$, $y=2x+14$; 4 — 17 VI, 3, $r=0.97$, $p<0.001$, $y=0.79x+1$; 5 — 4 VI, 3, $r=0.91$, $p<0.001$, $y=0.74x$; 6 — 7 VI, 2, $r=0.62$, $p<0.05$, $y=0.56x+2$; 7 — 16 VI, 3, $r=0.87$, $p<0.01$, $y=0.29x+1$; 8 — 15 VI, 2, $r=0.80$, $p<0.001$, $y=0.29x$; 9 — 6 VI, 1, $r=0.82$, $p<0.001$, $y=0.21x+1$; 10 — 22 VI, 1, $r=0.85$, $p<0.001$, $y=0.10x+2$; 11 — 22 VI, 2, $r=0.83$, $p<0.01$, $y=0.12x-1$. Б: 1 — 20 VII, 2, $r=0.76$, $p<0.01$, $y=0.16x-1$; 2 — 4 VIII, 2, $r=0.52$, $p=0.05$, $y=0.11x+7$; 3 — 13 VII, 2, $r=0.85$, $p<0.01$, $y=0.11x-1$; 4 — 3 VIII, 1, $r=0.61$, $p<0.05$, $y=0.05x+3$; 5 — 21 VII, 1, $r=0.79$, $p<0.01$, $y=0.04x$; 6 — 1—12 VIII, 3, $r=0.71$, $p<0.01$, $y=0.04x$.

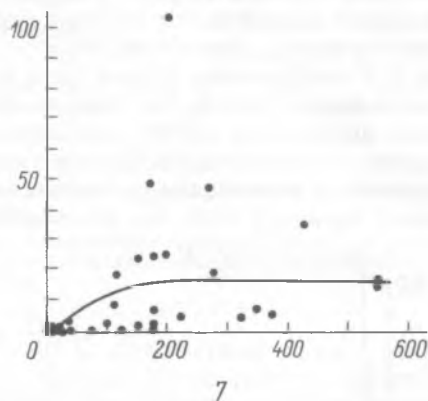
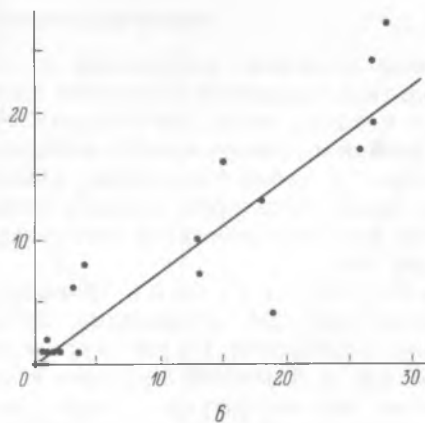
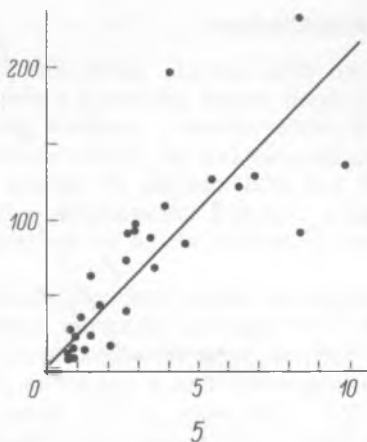


Рис. 5—7. Влияние фитомассы амброзии на выбор территории для яйцекладки амброзиевым полосатым листоедом.

По оси абсцисс — фитомасса амброзии (г), по оси ординат — число яиц, отложенных на учетную площадку. Точки соответствуют данным по отдельным площадкам одного учета, линии — итоговому уравнению регрессии. 5 — 6—14 V, 6 — 4 VI, 7 — 14—22 VIII.

сивность яйцекладки падает, и при фитомассе амброзии больше 1 кг/м^2 перенаселение уже невозможно. Учеты 14—22 VIII на участке № 2 показывают наличие заметной разницы между средними числами яиц листоеда на площадках с фитомассой амброзии $0—100 \text{ г}$ (0.3 ± 0.3 яйца) и $100—200 \text{ г}$ (19 ± 7 яиц), а дальнейшее увеличение фитомассы уже не приводит к достоверным изменениям плотности яйцекладки.

Необходимо подчеркнуть также, что какой-либо определенной, фиксированной раз и навсегда зависимости интенсивности яйцекладки от фитомассы амброзии не существует. Положительная корреляция наблюдается во всех случаях, но параметры уравнения регрессии могут заметно варьировать. Массовая яйцекладка происходит обычно на площадках с максимальной фитомассой кормового растения, причем по мере роста амброзии пороговый уровень фитомассы, стимулирующий яйцекладку, тоже растет. Так, в мае средняя фитомасса амброзии на площадке составляла на участках № 1—3 11 ± 2 , 15 ± 4 и $3 \pm 1 \text{ г}$ соответственно, и этого было достаточно для массовой яйцекладки на всех трех участках. К августу на участках № 1 и 2 фитомасса амброзии заметно возросла, составив в среднем 225 ± 50 и $202 \pm 60 \text{ г}$, а на участке № 3 увеличилась лишь до $68 \pm 8 \text{ г}$ на площадку. В июле—августе массовая яйцекладка наблюдалась только на участках № 1 и 2, хотя соотношение фитомасс на трех участках почти не изменилось.

Интересно, что влияние фитомассы амброзии на выбор территории для яйцекладки четко проявляется и в тех случаях, когда большая часть яиц откладывается не на саму амброзию, а на окружающие ее растения, например, в учетах 22 V—11 VI на участке № 3. Сенсорные механизмы и особенности поведения,

позволяющие жукам отыскивать амброзию и отличать ее от других растений, описаны в статье «Поведение имаго амброзиевого полосатого листоеда при поиске и выборе кормового растения», помещенной в этом сборнике.

Вторым фактором, заметно влияющим на выбор территории для откладки яиц, является степень поврежденности амброзии. На рис. 8 приведены графики, описывающие зависимость числа яиц, отложенных листоедом, от средней поврежденности амброзии по данным учетов 4 VI—4 VIII (до начала июня поврежденность амброзии не измерялась, а со второй декады августа корреляция между поврежденностью и интенсивностью яйцекладки становится недостоверной, что, возможно, связано с общим падением интенсивности откладки яиц и соответствующим ослаблением избирательности). Видно, что чем больше повреждена амброзия, тем меньше яиц откладывают на нее и рядом с ней самки листоеда.

Для выяснения среднего уровня поврежденности амброзии, приводящего к прекращению яйцекладки, обратимся к линейным аппроксимациям зависимости между поврежденностью и яйцекладкой, приведенным в подписи к рис. 8. Из каждого уравнения легко вывести то пороговое значение поврежденности, при котором яйцекладка полностью прекращается (табл. 1). В среднем июньские учеты свидетельствуют, что яйцекладка прекращается только при поврежденности $94 \pm 5\%$ (принимались во внимание только участки № 2 и 3, на которых поврежденность действительно бывала высокой). Интересно, что в применении к влиянию фитомассы на яйцекладку этот метод показывает, что в мае—июне откладка яиц прекращается только при полном отсутствии амброзии.

Следует заметить, что повреждение амброзии листоедом, очевидно, приводит к уменьшению фитомассы, что в свою очередь может вызвать уменьшение интенсивности яйцекладки. Для выявления прямого (а не опосредованного уменьшением фитомассы) влияния поврежденности на яйцекладку при обработке результатов массовых учетов были подсчитаны частные коэффициенты корреляции (табл. 2). Из анализа взаимосвязи между фитомассой амброзии, ее поврежденностью и интенсивностью яйцекладки амброзиевого полосатого листоеда можно сделать следующие выводы.

Практически во всех учетах выявлена достоверная отрицательная корреляция между поврежденностью и фитомассой амброзии. Отвлекаясь от темы данного исследования, заметим, что эта корреляция свидетельствует о том, что на исследуемых участках листоед является одним из основных факторов, влияющих на рост амброзии, и высказанное О. В. Ковалевым (1981) предположе-

Рис. 8. Влияние поврежденности амброзии на выбор территории для яйцекладки амброзиевым полосатым листоедом.

По оси абсцисс — поврежденность амброзии (в %), по оси ординат — число яиц, отложенных на учетную площадку. Остальные обозначения как на рис. 4. 1 — 22 VI, 2, $r = -0.74$, $p < 0.001$, $y = -0.10x + 11$; 2 — 16 VI, 3, $r = -0.64$, $p < 0.1$, $y = -0.11x + 12$; 3 — 22 VI, 1, $r = -0.67$, $p < 0.05$, $y = -0.50x + 15$; 4 — 13 VII, 2, $r = -0.84$, $p < 0.01$, $y = -0.17x + 16$; 5 — 6 VI, 1, $r = -0.67$, $p < 0.05$, $y = -0.60x + 22$; 6 — 3 VIII, 1, $r = -0.64$, $p < 0.05$, $y = -0.38x + 26$; 7 — 4 VI, 3, $r = -0.78$, $p < 0.001$, $y = -0.44x + 35$; 8 — 17 VI, 3, $r = -0.90$, $p < 0.001$, $y = -0.39x + 36$; 9 — 15 VI, 2, $r = -0.86$, $p < 0.001$, $y = -0.45x + 37$; 10 — 20 VII, 2, $r = -0.50$, $p < 0.01$, $y = -0.32x + 37$; 11 — 4 VIII, 2, $r = -0.60$, $p < 0.05$, $y = -0.59x + 57$; 12 — 7 VI, 2, $r = -0.80$, $p < 0.01$, $y = -0.66x + 59$.

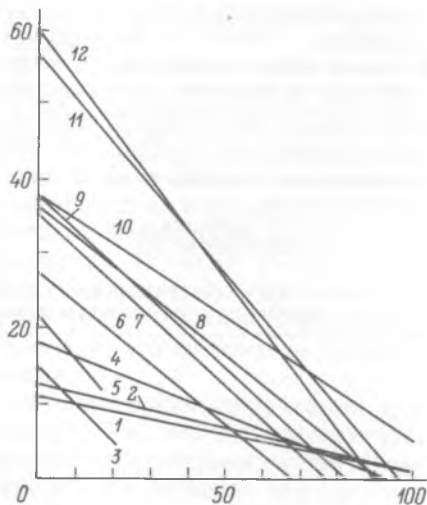


Таблица 1

Критические значения степени поврежденности амброзии, полученные при экстраполяции линейных уравнений регрессии

Дата учета	№ участка	Поврежденность, %		Дата учета	№ участка	Поврежденность, %	
		при которой прекращается яйцекладка	при которой доля яиц, отложенных на амброзию, равна нулю			при которой прекращается яйцекладка	при которой доля яиц, отложенных на амброзию, равна нулю
4 VI	3	80	80	16 VI	3	91	90
6 VI	1	37	34	17 VI	3	109	105
7 VI	2	89	85	22 VI	1	30	34
15 VI	2	82	89	22 VI	2	110	116

Таблица 2

Взаимосвязь между характеристиками амброзии и поведением яйцекладущих самок амброзинового полосатого листоеда

Дата учета	4 VI	6 VI	7 VI	11 VI	15 VI
№ участка	3	1	2	3	2
Поврежденность и фитомасса амброзии	-0.85 $p < 0.01$	-0.75 $p < 0.01$	-0.71 $p < 0.01$	-0.97 $p < 0.01$	-0.72 $p < 0.01$
Фитомасса амброзии и число яиц листоеда на площадке	0.76 $p < 0.01$	0.65 $p < 0.05$	0.12	0.86 $p < 0.01$	0.51
Поврежденность амброзии и число яиц листоеда на площадке	-0.27	-0.14	-0.66 $p < 0.05$	-0.86 $p < 0.01$	-0.67 $p < 0.01$
Доля фитомассы, приходящаяся на амброзию, и доля яиц, отложенных на нее	0.27	0.80 $p < 0.01$	0.93 $p < 0.01$	0.03	0.34
Поврежденность амброзии и доля яиц, отложенных на нее	-0.38	-0.03	-0.72 $p < 0.05$	-0.60 $p < 0.05$	-0.58

Таблица 2 (продолжение)

Дата учета	16 VI	22 VI	13 VII	20 VII	3 VIII	4 VIII
№ участка	3	1	2	2	1	2
Поврежденность и фитомасса амброзии	-0.82 $p < 0.01$	-0.51	-0.80 $p < 0.01$	-0.56 $p < 0.01$	-0.88 $p < 0.01$	-0.86 $p < 0.01$
Фитомасса амброзии и число яиц листоеда на площадке	0.92 $p < 0.01$	0.77 $p < 0.01$	0.56	0.67 $p < 0.01$	0.13	0.01
Поврежденность амброзии и число яиц листоеда на площадке	-0.76 $p < 0.01$	-0.45	-0.50	-0.14	-0.27	-0.34
Доля фитомассы, приходящаяся на амброзию, и доля яиц, отложенных на нее	—	0.63 $p < 0.05$	—	—	—	—
Поврежденность амброзии и доля яиц, отложенных на нее	—	-0.63 $p < 0.05$	—	—	—	—

Примечание. Для каждой пары признаков приводятся частные коэффициенты корреляции и их достоверность. Прочерк означает отсутствие данных; если достоверность не указана, то $p > 0.05$.

ние, что при высокой плотности популяции одного этого вида вполне достаточно для эффективного биологического подавления сорняка, справедливо.

До конца июня в каждом учете достоверными являются частные коэффициенты корреляции либо между поврежденностью и интенсивностью яйцекладки, либо между фитомассой и интенсивностью яйцекладки (иногда оба), а в июле—августе частные коэффициенты корреляции, как правило, оказываются недостоверными (хотя совместное действие фитомассы и поврежденности на интенсивность яйцекладки остается вполне достоверным при тех же и даже меньших объемах выборок — рис. 4, 8). Напомним, что в июне—июле происходит постепенное прекращение яйцекладки зимовавших жуков и начинается откладка яиц самками первого поколения; возможно, ослабление корреляции связано с различиями в поведении «старых» и «молодых» самок. Следует также учесть, что к середине лета на тех местах, где амброзия не была почти полностью уничтожена листоедом или подавлена растениями-конкурентами, фитомасса этого сорняка обычно бывает велика, и практически при любой степени поврежденности или изреженности его хватает для питания личинок листоеда, тем более что плотность яйцекладки летом не так высока, как весной.

Что же касается относительной важности фитомассы и поврежденности амброзии для выбора территории при яйцекладке, то, как видно из табл. 2, на этот вопрос нельзя дать однозначного для всех участков ответа. В учетах 4—22 VI на первом участке преобладающим оказывается влияние фитомассы, на втором — поврежденности, на третьем — оба фактора влияют примерно в равной степени. Возможно, разницу между участками следует объяснять различной степенью поврежденности амброзии. Если на участке № 1 в июне средняя поврежденность амброзии составляла $14 \pm 2 \%$, то на участке № 2 — $62 \pm 4 \%$, а на участке № 3 — $58 \pm 4 \%$. С малой степенью поврежденности на первом участке, кстати, следует связать и тот факт, что именно на нем был проведен тот единственный учет, в котором корреляция между фитомассой и поврежденностью оказалась недостоверной (средняя поврежденность в этом учете была $9 \pm 3 \%$). По-видимому, значительное прямое влияние поврежденности на интенсивность яйцекладки (без учета опосредованного влияния через уменьшение фитомассы поврежденного растения) проявляется лишь при поврежденности 50—60 % и выше. Зато в тех случаях, когда на многих площадках сохраняется значительная фитомасса амброзии при высокой степени поврежденности, как это случается на участке № 2, влияние поврежденности на яйцекладку заметно превышает влияние фитомассы.

В июле—августе, когда разница в размерах между отдельными экземплярами амброзии уже достаточно велика, заметно проявляется тенденция самок к откладке яиц на крупные растения (подробнее об этом см. ниже). Специальные учеты, проведенные 1—12 VIII на участке № 3, показали также наличие достоверной положительной корреляции между фитомассой самого крупного растения амброзии на площадке и общим числом отложенных в пределах площадки яиц. Однако при дальнейшей обработке данных эта зависимость оказалась опосредованной. Дело в том, что вес самого тяжелого растения, естественно, коррелирует с общей фитомассой амброзии на площадке ($r=0.76$, $p<0.001$). Что же касается частных коэффициентов корреляции, то достоверным оказывается именно влияние общей фитомассы ($r=0.52$, $p<0.001$), а не фитомассы самого крупного растения ($r=0.04$, недостоверно). Другими словами, яйцекладущие самки выбирают территорию с максимальной общей фитомассой амброзии, независимо от того, представлена ли эта фитомасса несколькими крупными растениями или многими мелкими.

Завершая рассмотрение факторов, определяющих выбор территории для яйцекладки самками амброзиевого полосатого листоеда, следует подчеркнуть, что именно выбор территории является тем этапом избирательности при яйцекладке, который фактически определяет наличие и расположение зон высокой

плотности популяции следующего поколения фитофага. Заметной эффективности применения амброзиевого листоеда следует, таким образом, ожидать только на участках, пригодных для массового размножения *Z. suturalis* (или вблизи от таких участков, в результате питания неяйцекладущих жуков).

Выбор растения является вторым этапом избирательности при яйцекладке. Мы рассмотрим его в двух аспектах: выбор вида растения и выбор экземпляра, сознавая, однако, что подобное разделение является весьма условным и в действительности оба процесса представляют собой неразделимое целое.

При изучении распределения яиц амброзиевого полосатого листоеда по видам субстратов прежде всего бросается в глаза значительная изменчивость доли яиц, отложенных непосредственно на кормовое растение — амброзию. Как видно из рис. 9, размах колебаний этого показателя в 1983 г. был весьма велик: от 15 до 100 %. Изменения процента яиц, отложенных на амброзию, происходили согласованно на трех исследуемых участках: на графиках хорошо видны подъем в начале мая, провал в конце мая—начале июня, подъем в июне и стабилизация на уровне 90—100 % в июле—августе. Яйца, откладываемые не на амброзию, прикрепляются самками к самым разнообразным субстратам: стеблям и листьям некормовых растений, комочкам почвы и т. п.

Что же касается выбора субстрата для откладки яиц в эксперименте, то в 1983 г. заметной сезонной динамики отмечено не было. Достаточно сравнить варианты 1 и 2 табл. 3, представляющие результаты двух одинаковых опытов, проведенных в разные сезоны: в периоды, когда доля яиц, отложенных на амброзию, в полевых условиях составляла примерно 70 % (17—21 V) и 40 % (8—11 VI). Эксперименты дали практически одинаковые результаты: различие долей яиц, отложенных на амброзию, недостоверно ($\chi^2=0.6$). Условия проведения опытов были одинаковы, использовались самки, собранные в природе непосредственно перед экспериментом, — следовательно, изложенные результаты свидетельствуют об отсутствии заметных эндогенных изменений в выборе субстрата для яйцекладки в мае—июне. По-видимому, сезонная динамика поведения объясняется влиянием внешних факторов, хотя опыты, проведенные в 1984 г., показали наличие некоторых достоверных эндогенных изменений избирательности при яйцекладке в лабораторных условиях в августе (подробнее об этом см. ниже, при обсуждении индивидуальной и возрастной изменчивости поведения).

Как и следовало ожидать, одним из основных факторов, определяющих долю яиц, отложенных на амброзию, является доля самой амброзии в растительности данной площадки. Долю амброзии мы будем оценивать по доле фитомассы амброзии в общей фитомассе (в процентах). Линейные аппроксимации

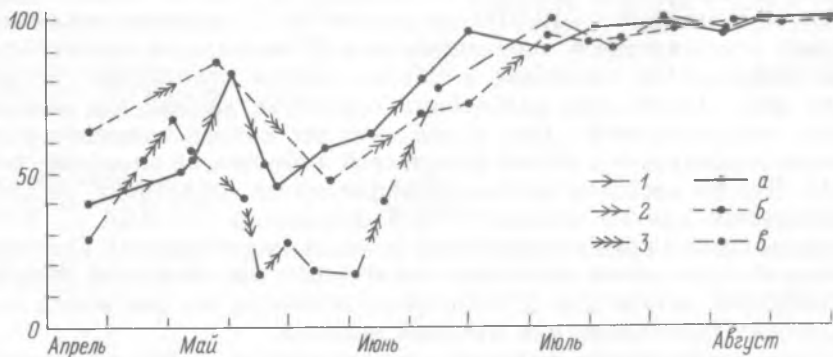


Рис. 9. Динамика выбора субстрата при яйцекладке амброзиевого полосатого листоеда (по данным 1983 г.).

По оси абсцисс — дата учета, по оси ординат — доля яиц, отложенных на амброзию (в %). Достоверность различий: 1 — $p < 0.05$, 2 — $p < 0.01$, 3 — $p < 0.001$. Остальные обозначения как на рис. 1.

Выбор субстрата для яйцекладки самками амброзиевого полосатого листоеда в условиях эксперимента

№ варианта	Число ♀ в чашке Петри	Субстрат	Отложено яиц		Достоверность различия первого и второго субстратов
			в экз.	в %	
1	1	Амброзия полыннолистная	422	48.5	$\chi^2=13$ $p<0.001$
		Морковь дикая	285	32.7	
		Стекло	164	18.8	
2	1	Амброзия полыннолистная	206	48.3	$\chi^2=8$ $p<0.01$
		Морковь дикая	152	35.7	
		Стекло	68	16.0	
3	1	Амброзия полыннолистная	540	52.2	$\chi^2=14$ $p<0.001$
		Латук компасный	382	36.9	
		Стекло	113	10.9	
4	1	Амброзия полыннолистная	241	61.0	$\chi^2=42$ $p<0.001$
		Бодяк полевой	83	21.0	
		Стекло	71	18.0	
5	1	Амброзия полыннолистная	610	68.2	$\chi^2=306$ $p<0.001$
		Бумага	133	14.9	
		Стекло	151	16.9	
6	9	Амброзия полыннолистная	372	51.0	$\chi^2=72$ $p<0.001$
		Бумага	174	23.9	
		Стекло	183	25.1	
7	9	Амброзия полыннолистная	441	65.6	$\chi^2=267$ $p<0.001$
		Бумага	71	10.6	
		Стекло	160	23.8	
8	9	Амброзия полыннолистная	434	50.9	$\chi^2=85$ $p<0.001$
		Бумага	202	23.7	
		Стекло	217	25.4	
9	1	Амброзия полыннолистная	281	38.7	$\chi^2=15$ $p<0.001$
		Амброзия многолетняя	197	27.1	
		Стекло	249	34.2	
10	1	Бумага чистая	107	63.3	$\chi^2=11$ $p<0.001$
		Бумага с экскрементами жуков и личинок	62	36.7	

зависимости между долей фитомассы, приходящейся на амброзию, и долей яиц, отложенных на это растение, представлены на рис. 10. Видно, что в конце мая—июне эта зависимость оказалась достоверной во всех учетах, хотя уравнения регрессии заметно различаются (в некоторых случаях доля яиц, отложенных на амброзию, заметно больше доли фитомассы амброзии, в некоторых — явно меньше). Данные за июль—август не приведены, так как в этот период доля яиц, отложенных на амброзию, практически во всех учетах на всех площадках близка к 100 % (рис. 9).

Что же касается учетов 6—25 V, то, несмотря на значительный объем выборки (51 площадка, 2719 яиц), корреляция между долей фитомассы амброзии и долей яиц, отложенных на амброзию, оказалась недостоверной. Такая неожиданная стабильность доли яиц, отложенных на амброзию, при разных относительных количествах самой амброзии в растительном покрове нуждается в специальном рассмотрении и объяснении. Даже если предположить, что отклонения в поведении жуков, наблюдающиеся в мае, вызваны низкими весенними температурами, вынуждающими самок ориентироваться в первую очередь не на химическую природу или структуру поверхности субстрата, а на его подверженность ночным спадам температуры, все равно стабильность процента яиц, отложенных на амброзию, остается необъясненной.

В соответствии с теоремой умножения вероятностей вероятность откладки яйца на амброзию является произведением вероятности заползания самки на амброзию на вероятность яйцекладки после заползания на это растение.

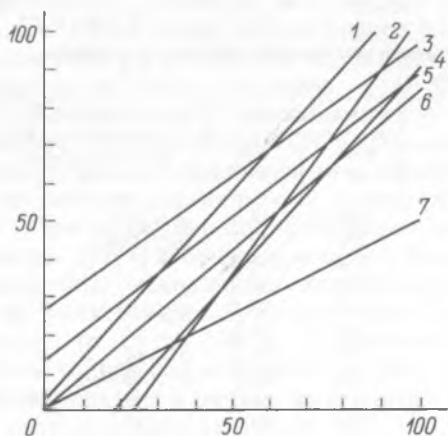


Рис. 10. Влияние доли фитомассы, приходящейся на амброзию, на выбор субстрата при яйцекладке амброзиевого полосатого листоеда.

По оси абсцисс — доля фитомассы, приходящаяся на амброзию (в %); по оси ординат — доля яиц, отложенных на амброзию (в %). Остальные обозначения как на рис. 4. 1 — 26 VI, 2, $r=0.92$, $p<0.01$, $y=1.10x+3$; 2 — 6 VI, 1, $r=0.91$, $p<0.001$, $y=1.35x-31$; 3 — 22 VI, 1, $r=0.77$, $p<0.01$, $y=0.70x+26$; 4 — 7 VI, 2, $r=0.93$, $p<0.001$, $y=1.09x-20$; 5 — 26—27 V, 1, $r=0.70$, $p<0.05$, $y=0.75x+13$; 6 — 15 VI, 2, $r=0.59$, $p<0.05$, $y=0.83x+1$; 7 — 4 VI, 3, $r=0.66$, $p<0.01$, $y=0.50x$.

Вероятность заповзания на амброзию при случайном поиске, очевидно, должна быть пропорциональна относительному обилию амброзии на площадке. Таким образом, отсутствие зависимости доли яиц, отложенных на амброзию, от доли фитомассы, приходящейся на это растение, может быть истолковано двояко: либо переполнение жуков с растения на растение не случайно и самки проводят на амброзии определенное время, не зависящее от обилия амброзии на площадке, либо вероятность откладки яйца на амброзию (в том случае, если самка уже заповзла на нее) уменьшается при возрастании доли фитомассы, приходящейся на амброзию.

К сожалению, имеющиеся данные пока не позволяют сделать окончательный выбор между этими альтернативами. Более вероятным кажется проведение жуками на амброзии только строго определенного времени, необходимого для питания. Возможно, это связано с тем, что молодые растения амброзии неудобны для отдыха жуков; не исключено, что весной листоеды предпочитают проводить свободное от питания время на других, более прогреваемых солнцем растениях (например, на латуке). С ростом амброзии или с повышением среднесуточной температуры перемещение жуков по растениям постепенно переходило бы тогда под контроль других факторов, что согласуется с появлением

Таблица 4

Относительные доли фитомассы, жуков и яиц, приходящиеся на амброзию и другие растения по данным полевых учетов и в эксперименте

Дата	№ участка	Субстрат	Доли (в %) на субстрате		
			фитомассы	жуков	яиц
6—14 V 83	3	Амброзия полыннолистная	29.5	35.3	50.3
		Латук компасный	7.6	3.9	31.2
		Другие растения	62.9	60.8	18.5
20 VII 83	2	Амброзия полыннолистная	43.7	81.0	91.8
		Другие растения	56.3	19.0	8.2
21 VII 83	1	Амброзия полыннолистная	63.1	86.8	96.9
		Другие растения	36.9	13.2	3.1
4 VIII 83	2	Амброзия полыннолистная	49.6	94.7	97.3
		Другие растения	50.4	5.3	2.7
6 VIII 82	2	Амброзия полыннолистная	—	69.0	88.8
		Другие растения	—	31.0	11.2
17—21 V 83	В эксперименте	Амброзия полыннолистная	—	50.9	48.5
		Морковь дикая	—	21.1	32.7
		Стекло (чашки Петри)	—	28.0	18.8

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

в июне зависимости доли яиц на амброзии от доли ее фитомассы в растительности площадки. Тенденция жуков при низких температурах уходить с амброзии сразу же после прекращения питания может объяснить и относительно малые доли яиц, отложенные на амброзию в конце апреля—начале мая (табл. 4).

Летом же, как видно из рис. 10, наблюдается четкая положительная корреляция между долей яиц, отложенных на амброзию, и долей фитомассы, приходящейся на нее в растительности площадки, что еще не означает, однако, совершенно случайного распределения самками яиц по растениям. В табл. 4 приведены средние данные по нескольким массовым учетам 1983 г., использованы также результаты учета 6 VIII 1982 г. и данные экспериментов. Все учеты проводились в периоды, когда самки откладывали значительную долю яиц на амброзию. Процент жуков, находящихся на амброзии, во всех полевых учетах достоверно ($p < 0.001$) превышает долю фитомассы, приходящуюся на это растение, а процент яиц, отложенных на амброзию, в свою очередь в большинстве учетов достоверно ($20-21$ VII и 6 VIII— $p < 0.01$, $6-14$ V— $p < 0.05$) превышает процент жуков, находящихся на ней. Это говорит о тенденции листоедов проводить на амброзии относительно большую часть времени, чем на других растениях (особенно это может быть свойственно яйцекладущим самкам) и, возможно, о большей вероятности откладки самкой яйца в тот момент, когда она находится на амброзии. Что же касается причин отсутствия достоверной разницы между долями яиц и жуков, обнаруженными на амброзии 4 VIII 83, то скорее всего дело в том, что доля жуков на амброзии близка к 100 % и поэтому ее превышение долей яиц оказалось недостоверным примерно при том же объеме выборки.

Тенденция к откладке большей части яиц на амброзию проявляется и в эксперименте (табл. 3). В вариантах 1—8 опытов на амброзию была отложена достоверно большая доля яиц, чем на альтернативный субстрат. Интересно, что полыннолистная амброзия в опыте предпочитается также и многолетней амброзии (вариант 9). Сравнение вариантов 3 и 4 показывает также, что на латук компасный откладывается относительно большая доля яиц, чем на бодяк полевой (*Cirsium arvense* L.) ($\chi^2 = 25$, $p < 0.001$), но достоверной разницы между латуком и дикой морковью (*Daucus carota* L.) в этом отношении не обнаружено (варианты 1 и 3). Отвергание бодяка в качестве субстрата для яйцекладки, по-видимому, вызывается густыми волосками, покрывающими его листья. Аналогичное явление отмечено и у других листоедов (Schillinger, Gallun, 1968).

Заметим, что в условиях эксперимента предпочтительность амброзии при яйцекладке обеспечивается только разницей в распределении самок по растениям (табл. 4, опыт 17—21 V): вероятность откладки яйца на амброзии отнюдь не возрастает. Это лишний раз показывает, что эксперименты сами по себе, не подкрепленные результатами, полученными в естественных условиях, не могут быть надежной основой для описания поведения насекомых.

Вторым важным фактором, который наряду с долей фитомассы, приходящейся на амброзию, заметно влияет на распределение яиц по субстратам, является плотность заселенности кормового растения листоедом. Зависимость между числом личинок, найденных на площадке, и долей яиц, отложенных на амброзию, особенно четко проявляется в учетах, приходящихся на период высокой численности личинок первого поколения (рис. 11). Заметим, что именно в конце мая—начале июня, во время пика численности личинок, наблюдается резкое снижение среднего процента яиц, отложенных на амброзию (рис. 9). На рис. 12 сопоставлены доли яиц, отложенных на амброзию, со средними числами личинок на площадке (в отличие от рис. 11 приводятся данные не по отдельным площадкам, а средние по учетам). Поскольку учеты численности личинок не всегда проводились одновременно с учетами яйцекладки, данные по личинкам в некоторых учетах получены путем интерполяции двух хронологически ближайших учетов на том же участке. Итак, отрицательная корреляция

По оси абсцисс — число личинок на площадке, по оси ординат — доля яиц, отложенных на амброзию (в %). 11 — точки соответствуют данным по отдельным площадкам, линии — итоговым уравнениям регрессии. а — 27 V, 1, $r = -0.76$, $p < 0.01$, $y = 1.30x + 78$; б — 24 V, 3, $r = -0.91$, $p < 0.001$, $y = -0.39x + 43$. 12 — точки соответствуют средним данным по учету, линии — уравнениям регрессии по данным за весь сезон. А — участок № 1, $r = -0.75$, $p < 0.01$, $y = -x + 100$; Б — № 2, $r = -0.95$, $p < 0.001$, $y = -0.60x + 99$; В — № 3, $r = -0.93$, $p < 0.001$, $y = -0.84x + 95$. (Порядок приведения информации об учетах как на рис. 4).

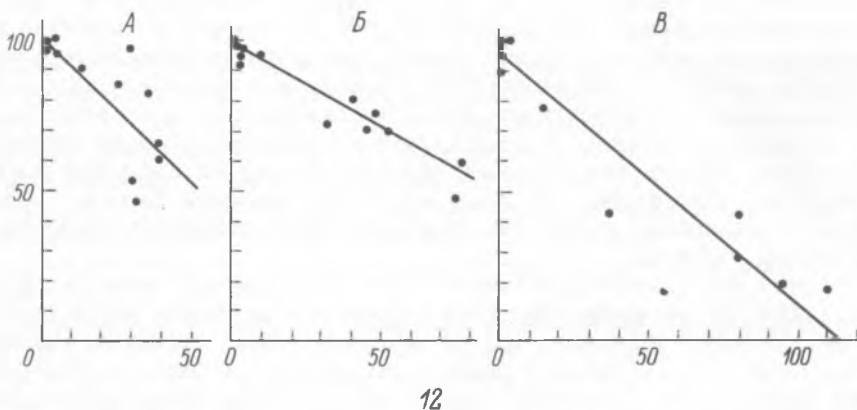
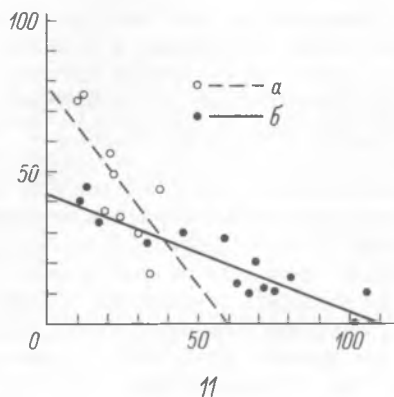


Рис. 11, 12. Влияние заселенности амброзии личинками амброзиевого полосатого листоеда на выбор самками субстрата при яйцекладке.

между численностью личинок и долей яиц, отложенных на амброзию, оказывается достоверной и в пространстве (при сравнении разных площадок одного учета — рис. 11), и во времени (при сравнении разных учетов на одном участке — рис. 12). Зависимость доли яиц, отложенных на амброзию, от числа личинок на площадке, вероятно, проясняет адаптивный смысл откладки части яиц на некормовые растения (напомним, что если плотность произрастания амброзии невелика, то часть вылупившихся личинок гибнет, не найдя корма). Дело в том, что личинкам амброзиевого полосатого листоеда, как и личинкам многих других жуков, свойствен каннибализм (поедание яиц). Яйцекладка на некормовые растения, очевидно, уменьшает вероятность гибели яиц в результате каннибализма личинок. Кроме того, в Америке, в естественных местообитаниях жука, яйцо, отложенное не на амброзию, возможно, реже подвергается атакам специфичных паразитоидов-яйцеедов.

Вопрос о механизме реакции яйцекладущих самок на плотность популяции может быть прояснен данными экспериментов. Самки откладывают на чистую фильтровальную бумагу достоверно больше яиц, чем на бумагу того же размера, пропитанную экскрементами жуков и личинок (табл. 3, вариант 10). Ингибирующее яйцекладку действие экскрементов вполне может быть одной из причин уменьшения доли яиц, откладываемых на амброзию, при высокой численности личинок.

Опыты выявили также влияние скученности имаго на избирательность при яйцекладке (табл. 3, варианты 5, 6). Если в чашку Петри поместить не одну, а девять самок листоеда, это приводит к уменьшению доли яиц, откладываемых

на амброзию ($p < 0.001$), в то время как соотношение долей яиц, отложенных на бумагу и на стекло, практически не меняется ($\chi^2 = 0.2$, недостоверно). Не исключено, впрочем, что скученность влияет на избирательность при яйцекладке опосредованно, через увеличение загрязненности амброзии экскрементами. Следует отметить также, что скученность, по-видимому, не приводит к значительному снижению интенсивности яйцекладки: среднее количество яиц, отложенных самкой за сутки, оказалось равным 15.2 ± 0.7 в варианте 5 и 13.8 ± 0.5 в варианте 6 ($t = 1.7$, недостоверно).

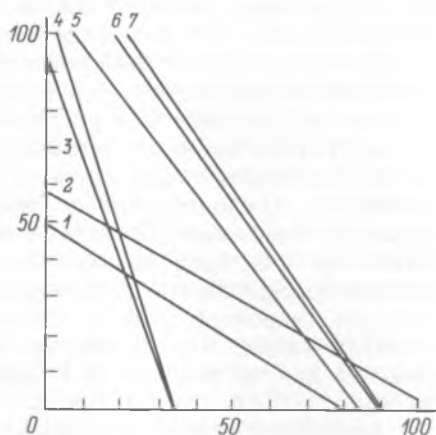
Данные экспериментов свидетельствуют также и об определенной роли зрения в выборе субстрата для яйцекладки. По крайней мере, полное затемнение приводит к достоверному ($\chi^2 = 51$, $p < 0.001$) уменьшению доли яиц, откладываемых на бумагу, и соответственно к увеличению доли яиц, откладываемых на амброзию (табл. 3: вариант 7 — в темноте, вариант 8 — при естественной длине дня).

Последним из обнаруженных нами факторов, определяющих в естественных условиях долю яиц, отложенных на амброзию, является степень поврежденности этого растения. Отрицательная корреляция между средней поврежденностью растения на площадке и долей яиц, отложенных на него, показана на рис. 13 (приводятся данные учетов 4—22 VI, так как до этого периода поврежденность амброзии не отмечали: глазомерное определение поврежденности у проростков и молодых растений амброзии затруднено, а в июле—августе доля яиц, отложенных на амброзию, на большинстве площадок была близка к 100 %, что делало почти невозможным выявление корреляционных связей). Самые поздние данные о влиянии поврежденности на избирательность при яйцекладке получены в массовом учете 20 VII на участке № 2: на площадках с поврежденностью амброзии больше 10 % на нее было отложено в среднем 89 % яиц, а на площадках с поврежденностью меньше 10 % — 98 % яиц ($\chi^2 = 12$, $p < 0.001$).

Поскольку зависимость между поврежденностью амброзии и долей отложенных на нее яиц хорошо аппроксимируется линейно, мы можем путем экстраполяции вычислить то значение поврежденности, при котором доля яиц, отложенных на амброзию, будет равна нулю. При сравнении полученных величин с аналогичными данными, вычисленными для влияния поврежденности на интенсивность яйцекладки (табл. 1), мы видим, что пороговые значения поврежденности в каждом учете совпадают ($r = 0.99$, $p < 0.001$, уравнение регрессии $y = x + 1$). Это говорит о каком-то общем механизме, который в зависимости от степени поврежденности кормового растения определяет, во-первых, интенсивность яйцекладки, а во-вторых, долю яиц, отложенных на амброзию на данной площадке.

Рис. 13. Влияние поврежденности амброзии на выбор субстрата при яйцекладке амброзиевого полосатого листоеда.

По оси абсцисс — поврежденность амброзии (в %), по оси ординат — доля яиц, отложенных на амброзию (в %). Каждая линия соответствует уравнению регрессии по данным одного учета. Порядок приведения информации об учете как на рис. 4. 1 — 4 VI, 3, $r = -0.69$, $p < 0.001$, $y = -0.61x + 49$; 2 — 16 VI, 3, $r = -0.68$, $p < 0.05$, $y = -0.54x + 57$; 3 — 22 VI, 1, $r = -0.77$, $p < 0.01$, $y = -2.78x + 95$; 4 — 6 VI, 1, $r = -0.74$, $p < 0.01$, $y = -3.20x + 109$; 5 — 7 VI, 2, $r = -0.75$, $p < 0.05$, $y = -1.30x + 110$; 6 — 15 VI, 2, $r = -0.71$, $p < 0.01$, $y = -1.39x + 124$; 7 — 17 VI, 3, $r = -0.87$, $p < 0.001$, $y = -1.44x + 125$.



На этих пороговых значениях остановимся подробнее. Их полное совпадение для каждого учета говорит о фундаментальности и четкости определяющего их механизма, а значительные различия между учетами свидетельствуют о том, что определение пороговых значений поврежденности происходит под влиянием каких-то других факторов среды, окружающей листопада. Прекращение яйцекладки проявляется в миграции самок на менее поврежденные куртины амброзии, т. е. в расселении листопада. Однако необходимо подчеркнуть, что сама поврежденность определяется двумя более или менее независимыми факторами: исходной (до появления листопада) фитомассой амброзии и плотностью популяции повреждающего ее фитофага. Поэтому все данные о критических уровнях плотности популяции листопада и заполнении «экологической емкости среды» (Ковалев и др., 1983б) следует воспринимать при допущении определенной средней плотности произрастания амброзии. При меньших количествах амброзии на единицу площади пороговые уровни плотности популяции листопада, приводящие к уничтожению амброзии и миграции листопада, уменьшаются, а при больших соответственно увеличиваются.

Каковы бы ни были механизмы определения самками листопада «экологической емкости среды» (а конкретнее — пригодности амброзии для развития на ней еще одного поколения фитофага), жуки пользуются ими достаточно эффективно. Например, в июле—августе 1983 г. наблюдались отказ самок от яйцекладки на участке № 3 и массовая миграция молодых имаго первого поколения на соседние участки (в пределах 300—1000 м), несмотря на наличие на 3-м участке некоторого количества амброзии, казалось бы, достаточного для развития личинок. Случайное или закономерное, но такое поведение жуков оказалось весьма целесообразным: в ходе весенних учетов 1984 г. выяснилось, что ослабленная листопадами амброзия вытеснена растениями-конкурентами, удалось обнаружить лишь немногочисленные экземпляры амброзии, сильно поврежденные теми жуками, которые все-таки остались зимовать на 3-м участке. Плотность весенней яйцекладки была крайне низкой (менее 10 % от наблюдавшейся на соседних участках). Ясно, что если бы основная масса жуков не мигрировала с участка № 3, личинки, вышедшие из отложенных ими яиц, вскоре уничтожили бы всю амброзию и остались бы без корма. Миграция летом 1983 г., таким образом, предотвратила превышение критической плотности популяции весной 1984 г.

Что же касается прямой (а не опосредованной поврежденностью амброзии) зависимости интенсивности яйцекладки листопада от плотности его популяции, то достоверных доказательств пока получить не удалось. Учеты 22—27 V показали зависимость доли яиц, отложенных на амброзию, от количества личинок на площадке, но никакой корреляции между числом личинок и общим количеством яиц не обнаружено. В опытах также не наблюдается значительного уменьшения яйцекладки при весьма высокой скученности (9 самок на чашку Петри).

Уже говорилось о том, что поврежденность амброзии заметно коррелирует с ее фитомассой, и для разделения влияния этих факторов следует вычислять частные коэффициенты корреляции. Такие подсчеты (табл. 2) показали, что, как и в случае влияния фитомассы и поврежденности на выбор самками территории, нет однозначного ответа на вопрос об относительной силе влияния доли фитомассы, приходящейся на амброзию, и ее поврежденности на выбор субстрата при яйцекладке. Прежде всего следует отметить, что, хотя совместное действие этих факторов практически во всех случаях достоверно (рис. 10, 13), частные коэффициенты корреляции, скажем на участке № 3, оказались недостоверными (вероятно, просто из-за недостаточного объема выборки). Можно заметить также, что на участке № 2 влияние поврежденности относительно меньше, чем на участке № 1 (возможные причины этого были рассмотрены выше).

Завершая обсуждение взаимодействия фитомассы и поврежденности амбро-

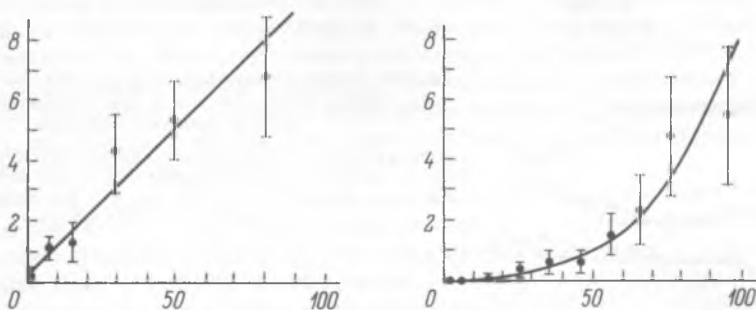


Рис. 14. Влияние фитомассы растения на выбор субстрата при яйцекладке амброзиевого полосатого листоеда.

По оси абсцисс — масса растения амброзии (г), по оси ординат — среднее число отложенных на него яиц. На график нанесены средние значения и ошибки средних. Линия соответствует уравнению регрессии $y=0.09x+0.5$.

Рис. 15. Влияние высоты растения на выбор субстрата при яйцекладке амброзиевого полосатого листоеда.

По оси абсцисс — высота растения амброзии (см), по оси ординат — число отложенных на него яиц. На график нанесены средние значения и ошибки средних. Линия соответствует уравнению регрессии $y=10^{-5} \times (x-5)^3$.

знии в их влиянии на поведение амброзиевого полосатого листоеда, можно с уверенностью сказать, что оба фактора воспринимаются яйцекладущими самками и заметно влияют как на выбор территории, так и на выбор субстрата для яйцекладки, однако их относительная важность меняется в зависимости от конкретных условий, варьирующих как во времени, так и в пространстве: средние фитомасса и степень поврежденности амброзии на участке; возможно, также температура, инсоляция и т. п.

Вторым аспектом выбора растения при яйцекладке является распределение кладок по отдельным экземплярам одного вида растений. Мы рассмотрим его на примере распределения яиц листоеда по амброзии в учете 25 VII на участке № 2. Основными факторами в этом случае оказались фитомасса и высота растения (косвенно они включают в себя и степень поврежденности). На рис. 14 и 15 показано распределение средних данных по числу яиц на одно растение в зависимости от фитомассы и высоты (всего выборка включает 237 яиц на 260 растениях). Что же касается относительной важности этих факторов, то частные коэффициенты корреляции с числом яиц на растении оказались достоверными ($p < 0.001$) и для фитомассы (0.73), и для высоты (0.61).

В ы б о р м е с т а в пределах данного растения является последним из выделенных нами этапов избирательности при яйцекладке. На амброзии подавляющее большинство яиц откладывается на листья, единичные кладки встречаются на стеблях и (в августе) на соцветиях. Наблюдается заметная сезонная динамика выбора между верхней и нижней сторонами листа: если в учете 26—27 V яйца обнаруживались в основном на нижней стороне листа (81 % на амброзии и 90 % на латуке), то 21 VII и 3 VIII это распределение на амброзии оказалось равномерным (на нижней стороне листа 50—51 % яиц). Тенденция к откладке яиц на нижнюю поверхность горизонтальной плоскости была выявлена и в опытах: 25 V—5 VI на нижнюю сторону листа латука было отложено 87 % яиц (не отличается достоверно от результатов полевых учетов), а на нижнюю поверхность полоски фильтровальной бумаги — 94 % яиц.

Нами изучалась также распределение яиц по высоте растения амброзии. Каждое растение делилось по высоте на четверти (считая сверху), в которых учет яиц велся раздельно. Выяснилось, что распределение кладок заметно зависит от общей высоты растения (рис. 16). Статистическая обработка с ис-

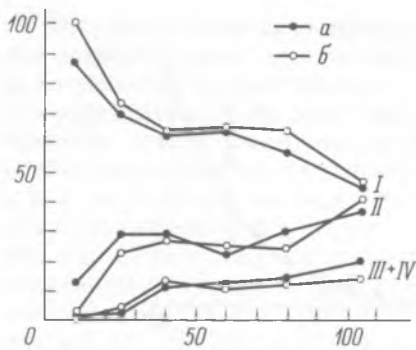


Рис. 16. Влияние распределения фитомассы по растению амброзии на выбор субстрата при яйцекладке амброзиевого полосатого листоеда.

По оси абсцисс — общая высота растения (см); по оси ординат — доли (в %): а — фитомассы, б — яиц листоеда, приходящихся на I, II, III и IV четверти растения (по высоте, считая сверху).

пользованием критерия χ^2 показала, что распределение яиц по растению ни в одном случае не отличается достоверно от распределения фитомассы по высоте растения. Совпадение этих двух распределений косвенно свидетельствует о том, что самки откладывают яйца на листья равномерно, так, что на молодые листья верхних побегов откладывается (в пересчете на единицу фитомассы) примерно столько же яиц, сколько на старые листья нижней части растения. Заметим, что сами жуки концентрируются ближе к верхушке растения, поэтому распределения жуков и яиц по растению не совпадают. Так, в учете 25 VII на участке № 2 в верхней половине растений было обнаружено 96 % жуков и 89 % яиц ($\chi^2=5.7$, $p<0.02$).

Совокупность факторов, определяющих избирательность при яйцекладке амброзиевого полосатого листоеда, приведена на рис. 17. Все они могут быть разделены на три неравные группы. Наиболее многочисленны и заметнее всего влияют на поведение листоеда факторы, связанные с амброзией (фитомасса, поврежденность, доля в растительности площадки, размеры отдельных растений). Важную роль играют факторы, связанные с самим листоедом (плотность его популяции, т. е. степень заселенности данной территории личинками, имаго). Следует также учитывать опосредованное влияние плотности популяции листоеда на его поведение через поврежденность амброзии. И наконец, некоторое действие, по-видимому, оказывают на избирательность при яйцекладке климатические и микроклиматические факторы (температура, освещенность, влажность). Однако для выявления действия климата на поведение необходимы дальнейшие многолетние наблюдения.

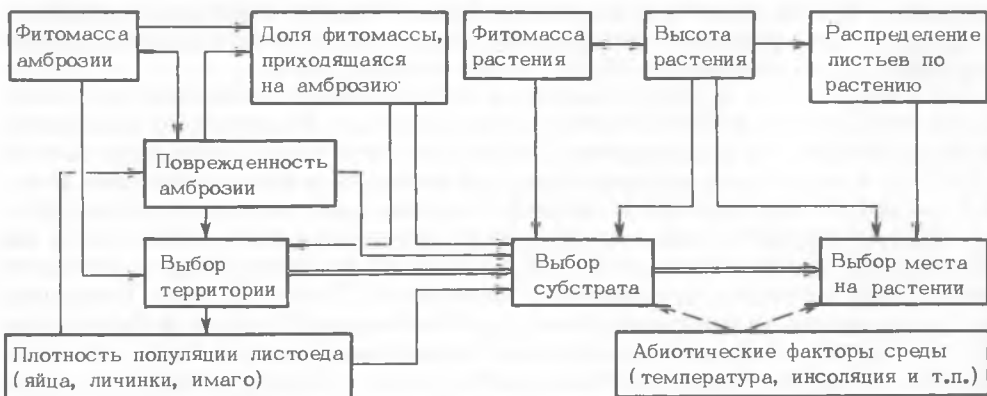


Рис. 17. Взаимодействие факторов, влияющих на избирательность при яйцекладке амброзиевого полосатого листоеда.

Двойной линией обозначена последовательность этапов выбора места для откладки яйца, сплошной одинарной — достоверно установленные корреляционные связи, прерывистой — предполагающиеся, но не доказанные влияния.

При анализе изображенной на рис. 17 взаимосвязи различных факторов, влияющих на поведение амброзиевого полосатого листоеда, следует обратить особое внимание на обратную связь «плотность популяции листоеда—поврежденность амброзии—выбор территории—плотность популяции листоеда»: именно она регулирует плотность популяции фитофага, обеспечивая миграцию яйцекладущих самок в места, наиболее благоприятные для развития личинок (подробнее об этом см. в следующей статье).

Индивидуальная и возрастная изменчивость поведения при яйцекладке. В лабораторных условиях нами на протяжении мая—августа 1984 г. была прослежена яйцекладка девяти самок, зимовавших в природных условиях и собранных 11 мая (через несколько дней после появления первых кладок амброзиевого листоеда). На рис. 18 видно, что суммарная интенсивность яйцекладки (число яиц, отложенных всеми самками за декаду) достигает максимума в мае, а затем медленно убывает в июне—августе. Однако, если обратиться к данным по индивидуальной яйцекладке (рис. 18, табл. 5), выяснится, что число яиц, откладываемых одной самкой за декаду, остается более или менее стабильным на протяжении всей жизни и начинает заметно уменьшаться лишь за 10—30 дней до смерти. Летнее снижение интенсивности яйцекладки вызывается, таким образом, не столько снижением количества ежедневно откладываемых одной самкой яиц, сколько смертностью самок. По результатам полевых учетов 1984 г. (рис. 19) интенсивность яйцекладки зимовавшего поколения снижалась гораздо раньше и резче, чем в лаборатории (второй пик на графике — яйцекладка самок следующего, первого поколения). Вероятно, это вызвано меньшей продолжительностью жизни перезимовавших самок в природных условиях. В лаборатории продолжительность жизни после зимовки (табл. 5) оказалась весьма различной у разных самок, а самки № 1 и 4 диапаузировали вторично. Можно предположить, что раньше других умерли самки, отложившие больше яиц в предыдущем, 1983 г. Среднее количество яиц, отложенных в лабораторных условиях за май—август 1984 г., оказалось довольно высоким и составило 1066 ± 144 яйца/самку. В естественных условиях яйцекладка, по-видимому, менее обильна (ср.: Neill, 1982).

Лабораторные опыты 1984 г. выявили некоторую динамику избирательности при яйцекладке: доля яиц, откладываемых на амброзию, к концу августа резко возрастает (рис. 20). Не исключено, что осенний сдвиг избирательности как-то связан с формированием диапаузы. Что же касается весны и лета, то изменения в поведении самок ни по времени, ни по масштабу не совпадают с аналогичными процессами, происходящими в естественных условиях и вызываемыми в первую очередь влиянием внешних факторов (ср. рис. 19 и 20).

Индивидуальная изменчивость избирательности при яйцекладке оказалась весьма значительной. Распределение по субстратам всей совокупности яиц, отложенных каждой самкой в мае—августе 1984 г., приведено в табл. 5. Особенно заметна разница в предпочтении, оказываемом разными самками бумаге либо стеклу в качестве субстрата для яйцекладки (на бумагу — от 14 до 38 %, на стекло — от 12 до 40 % яиц). Заметим, что различия, например между 4-й и 7-й самками, оказались не только достоверными по всей совокупности отложенных яиц, но и стабильными во времени: в каждой декаде опыта 7-я самка откладывала на бумагу большую долю яиц, чем 4-я. Изменчивость по биологически и практически более важному показателю — доле яиц, отложенных на амброзию, — оказалась менее значительной: от 34 до 55 %. Однако разница в доле яиц, отложенных на амброзию, вполне достоверна не только между 3-й и 6-й, но и между 5-й и 7-й самками ($p < 0.001$).

Выровненность условий проведения опыта позволяет сделать вывод о существенной индивидуальной изменчивости избирательности при яйцекладке, обнаруженной в весьма скромной по размерам выборке. Природа и причины такой

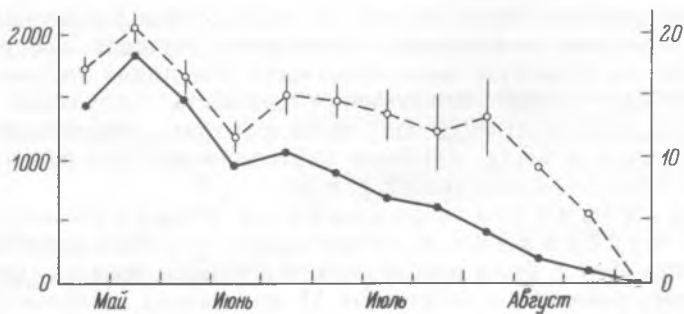


Рис. 18. Динамика интенсивности яйцекладки и плодовитости самок амброзиевого полосатого листоеда в лабораторных условиях.

По оси абсцисс — время проведения эксперимента. По оси ординат: слева, сплошная линия — количество яиц, отложенных всеми подопытными самками за декаду; справа, прерывистая линия — средняя ежесуточная плодовитость одной самки за ту же декаду (на график нанесены средние и ошибки средних; для двух последних точек ошибки не указаны из-за малых размеров выборки).

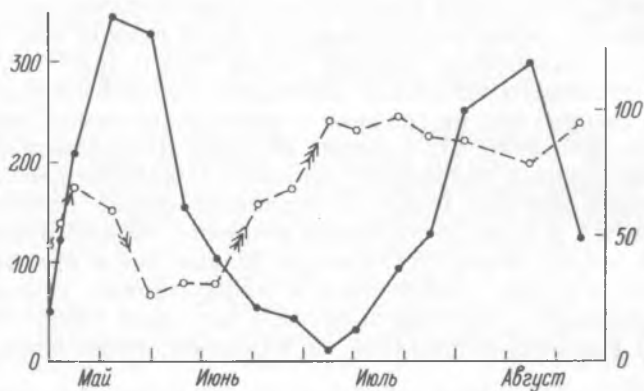


Рис. 19. Динамика интенсивности и избирательности яйцекладки амброзиевого полосатого листоеда в естественных условиях (по данным 1984 г.).

По оси абсцисс — время проведения учета. По оси ординат: слева, сплошная линия — плотность яйцекладки (яиц/м²); справа, прерывистая линия — доля яиц, отложенных на амброзию (в %). Достоверность различий как на рис. 9.

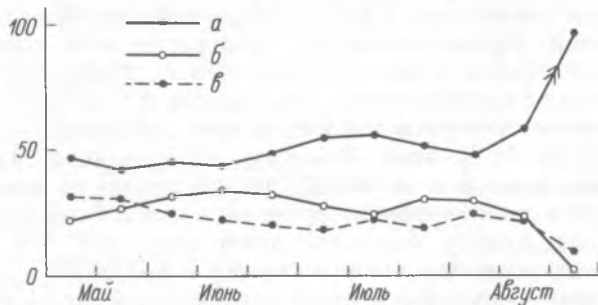


Рис. 20. Динамика избирательности при яйцекладке амброзиевого полосатого листоеда в лабораторных условиях.

По оси абсцисс — время проведения эксперимента; по оси ординат — доли яиц, отложенных на субстраты (в %): а — амброзию, б — бумагу, в — стекло. Достоверность различий как на рис. 9.

Данные по индивидуальной яйцекладке самок амброзиевого полосатого листоеда

Номер самки	Количество отложенных яиц (за декаду)									Всего отложено яиц						
	май			июнь			июль			август			экз.	в % по субстратам		
														амброзия	бумага	стекло
1	167	231	167	108	192	186	202	241	205	126	77	1902	53	35	12	
2	170	210	187	75	143	132	99	35	3	—	—	1504	49	29	22	
3	125	171	115	133	159	178	187	132	66	14	—	1280	55	22	23	
4	101	164	160	104	118	133	161	164	128	59	30	1322	53	14	33	
5	163	190	211	145	158	103	—	—	—	—	—	970	39	32	29	
6	163	259	214	143	83	8	—	—	—	—	—	870	34	34	32	
7	181	201	194	150	196	142	34	33	10	—	—	1141	46	38	16	
8	173	140	51	—	—	—	—	—	—	—	—	364	48	17	35	
9	174	269	177	71	—	—	—	—	—	—	—	691	42	18	40	

Примечание. Прочерк означает смерть самки листоеда.

изменчивости пока не ясны (не исключено, что мы имеем дело с модификациями поведения под влиянием условий развития личинок, зимовки имаго и т. п.), но, возможно, изложенные выше факты свидетельствуют о значительной генетической полиморфности исследуемой популяции.

Многие из отмеченных нами у амброзиевого полосатого листоеда особенностей поведения при яйцекладке свойственны и другим насекомым-фитофагам. В частности, широко распространены тенденции к откладке яиц на более крупные растения, листья, соцветия (Katsoyannos, 1979; Courtney, 1982; Sieburth, Kok, 1982; Zwölfer, Preiss, 1983) и разнообразные особенности поведения, позволяющие избежать перенаселения субстрата личинками (Mitchell, 1975; Behan, Schoonhoven, 1978; Katsoyannos, 1979; Renwick, Radke, 1980; Prokory, Koyama, 1982).

Широко распространенным явлением следует, по-видимому, считать и значительную индивидуальную изменчивость избирательности яйцекладки (см. обзор: Paraj, Rausher, 1983). Зачастую такая изменчивость носит генетический характер, у фитофагов исследуемые поведенческие признаки в большинстве случаев определяются полигенно (Tabashnik et al., 1981; Leslie, Dingle, 1983).

Некоторые особенности поведения при яйцекладке амброзиевого полосатого листоеда оказались общими с колорадским картофельным жуком. Резкое расхождение мнений разных исследователей о доле яиц, откладываемых в естественных условиях на картофель, возможно, объясняется тем, что избирательность при яйцекладке колорадского жука также зависит от многих внешних факторов, что вызывает заметные изменения доли яиц, отложенных на картофель, как во времени, так и в пространстве. По крайней мере уменьшение яйцекладки на сильно поврежденные растения картофеля уже доказано (Szentesi, 1981).

Изложенные выше факты свидетельствуют о весьма сложном поведении яйцекладущих самок амброзиевого полосатого листоеда. Каждый этап выбора места для откладки яйца (выбор территории, растения и места на растении) осуществляется под влиянием многих взаимодействующих факторов, главными из которых являются характеристики состояния амброзии: фитомасса, поврежденность, высота. Избирательность яйцекладки приводит к неравномерному распределению плотности популяции листоеда по заселенной им территории, что в свою очередь служит причиной неодинаковой на разных участках эффективности этого фитофага. При использовании *Z. suturalis* для биологического подавления амброзии необходимо, следовательно, наряду с другими особенностями его биологии учитывать и специфику поведения при яйцекладке.

ЛИТЕРАТУРА

- Ковалев О. В. Биологическая борьба с сорными растениями в СССР // Состояние интродукции и акклиматизации перспективных энтомофагов, акарифагов и фитофагов важнейших вредителей и сорняков в странах — членах ВПС/МОББ. Киев, 1979. С. 55—58.
- Ковалев О. В. Интродукция и акклиматизация фитофагов амброзий (*Ambrosia* L., *Asteraceae*) в СССР // Вопросы общей энтомологии. Л., 1981. С. 9—11.
- Ковалев О. В., Медведев Л. Н. Теоретические основы интродукции амброзиевых листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в СССР для биологической борьбы с амброзией // Энтомолог. обозрение. 1983. Т. 62, № 1. С. 17—32.
- Ковалев О. В., Резник С. Я., Черкашин В. Н. Особенности методики применения листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в биологической борьбе с амброзиями (*Ambrosia artemisiifolia* L., *A. psilostachya* D. C.) // Энтомолог. обозрение. 1983а. Т. 62, № 2. С. 402—407.
- Ковалев О. В., Черкашин В. Н., Резник С. Я. Временные методические указания по применению листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в биологической борьбе с амброзиями (*Ambrosia artemisiifolia* L., *A. psilostachya* D. C.). Л., 1983б. 21 с.
- Колорадский картофельный жук. М., 1981. 377 с.
- Behan M., Schoonhoven L. M. Chemoreception of an oviposition deterrent associated with eggs in *Pieris brassicae* // Entomol. exp. appl. 1978. Vol. 24, N 2. P. 163—179.
- Bongers W. Aspects of host-plant relationship of the Colorado beetle // Meded. Land. Wageningen. 1970. Vol. 70, N 10. P. 1—77.
- Courtney S. P. Coevolution of Pierid butterflies and their Cruciferous foodplants. 4. Crucifer apparency and *Anthocharis cardamines* L. oviposition // Oecologia. 1982. Vol. 52, N 2. P. 258—265.
- Katsoyannos B. Zum Reproduktions- und Wirtswahlverhalten der Kirschenfliege, *Rhagoletis cerasi* L. (Diptera: Tephritidae). Diss. Dokt. techn. Wiss. Zuerich, 1979. 116 S.
- Leslie J. F., Dingle H. A genetic basis of oviposition preference in the large milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* // Entomol. exp. appl. 1983. Vol. 34, N 3. P. 215—220.
- Mitchell R. The evolution of oviposition tactics in the bean weevil, *Callosobruchus maculatus* F. // Ecology. 1975. Vol. 56, N 3. P. 696—702.
- Neill G. B. Bionomics of the sunflower beetle, *Zygogramma exclamationis* F. and its parasites in Manitoba: Thesis for the degree of Doctor of Philosophy, Winnipeg, 1982. 7 p.
- Papaj D. R., Rausher M. D. Individual variation in host location by phytophagous insects // Herbivorous insects. New York, 1983. P. 77—124.
- Prokopy R. J., Koyama J. Oviposition site partitioning in *Dacus cucurbitae* // Entomol. exp. appl. 1982. Vol. 31, N 4. P. 428—432.
- Renwick J. A. A., Radke C. D. An oviposition deterrent associated with frass from feeding larvae of the cabbage looper, *Trichoplusia ni* (Lepidoptera, Noctuidae) // Environ. Entomol. 1980. Vol. 9, N 3. P. 318—320.
- Schillinger J. A., Gallun R. L. Leaf pubescence of Wheat as a deterrent to the cereal leaf beetle, *Oulema melanopus* // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1968. Vol. 61, N 4. P. 900—903.
- Sieburth P. J., Kok L. T. Ovipositional preference of *Trichosirocalus horridus* (Coleoptera, Curculionidae) // Canad. Entomol. 1982. Vol. 114, N 2. P. 1201—1202.
- Szentesi A. Antifeedant-treated potato plants as egg-laying traps for the Colorado beetle // Acta phytopathol. Acad. sci. hung. 1981. Vol. 16, N 1/2. P. 203—209.
- Tabashnik B. E., Wheelock H., Rainbolt J. D., Watt W. B. Individual variation in ovipositional preference in the butterfly *Colias eurytheme* // Oecologia. 1981. Vol. 50, N 2. P. 225—230.
- Wilde J. de. Feeding and oviposition preferences as influenced by previous treatment in the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* Say // Reports on the colloqui of the Study group «Population dynamics and biological control of the Colorado potato beetle». Berlin, 1959. P. 1—4.
- Zwölfer H., Preiss M. Host selection and oviposition behaviour in West-European ecotypes of *Rhinocylus conicus* Froel. (Coleoptera, Curculionidae) // Z. angew. Entomol. 1983. Vol. 95, N 2. P. 113—122.

SUMMARY

Dynamics of egg laying intensity of the ragweed leaf beetle is tracked in natural environment. Dependence between eggs number and substrata is shown. Selection of egg laying has 3 stages: selection of territory, selection of plants, selection of the place on the plant. Correlative analyses of the field accounts shows that the territory selection for egg laying is influenced by phytomass and ragweed damage. Number of eggs laid on ragweed also depends on its damage rate. There are more eggs laid on big plants than on the small ones (in proportion to their height and phytomass). Correlation analyses of coefficients and regression equations are made with all determined regularities. Laboratory experiments proved preference of the common ragweed as a substratum for egg laying described polymorphism behavior during egg laying.

ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ЯЙЦЕКЛАДКИ, ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ И ЭФФЕКТИВНОСТЬ АМБРОЗИЕВОГО ПОЛОСАТОГО ЛИСТОЕДА

С. Я. Резник

В предыдущей статье были рассмотрены основные этапы выбора места для откладки яйца самками амброзиевого полосатого листоеда *Zygogramma suturalis* F.: выбор территории, выбор растения и выбор места на растении. Как уже отмечалось (Резник, 1985), именно на первом этапе яйцекладущими самками осуществляется регуляция плотности популяции следующего поколения фитофага. А от плотности популяции листоеда, естественно, зависит и степень его эффективности, т. е. подавления или уничтожения амброзии. Практическая важность первого этапа избирательности яйцекладки и побудила нас при анализе новых данных (а также старых результатов, обработанных новым способом) обратить внимание прежде всего на факторы, управляющие выбором территории для откладки яйца.

Изучение роли избирательности яйцекладки в регуляции плотности популяции амброзиевого листоеда интересно и с научной точки зрения. Выбор места для яйцекладки является у многих насекомых единственным проявлением заботы о потомстве. Один из важнейших компонентов избирательности откладки яиц — стремление избежать перенаселения кормового субстрата — приобретает особое значение при малой способности личинок к самостоятельному поиску пищи. Определяя, достаточны ли имеющиеся кормовые ресурсы для развития личинок, самки обычно исходят из двух параметров: запасов корма и плотности популяции своего вида. При этом возникает необходимость прогноза, иногда относительно долгосрочного (Mitchell, 1975; 1981; Rausher, 1979; Shapiro, 1981; Stanton, 1983; Feeny et al., 1983; Fitt, 1984; Prokopy et al., 1984). Часть из процитированных работ проведена в лаборатории, где плотность популяции изменялась искусственно, а число факторов, регулирующих яйцекладку, неизбежно сокращалось по сравнению с естественными условиями. Тем более привлекательной кажется любая возможность изучения регуляции плотности популяции в естественных условиях.

В основу статьи положены результаты полевых учетов и лабораторных опытов 1983—1986 гг. Методика учетов по нестационарным трансектам уже была подробно описана (Ковалев и др., 1983; Резник, 1985). Каждый учет включал от 10 до 200 площадок размером 0.1 м² каждая, в пределах которых определяли число яиц, личинок и имаго листоеда, фитомассу и поврежденность амброзии. В части учетов производили также отдельное или совместное взвешивание других растений. Результаты учетов обработаны методом корреляционного анализа по программе, составленной В. В. Суворовым (Ленинградский государственный университет). Во время лабораторных опытов жуки поодиночке помещались в чашки Петри диаметром около 10 см. В каждой чашке лежали, не соприкасаясь, два одинаковых по размеру пучка листьев амброзии — с неповрежденным растением и с поврежденного примерно на 70%. Для увлажнения черешки листьев были завернуты в мокрую вату и полиэтиленовую пленку. В ходе опытов ежечасно в течение светлого времени суток подсчитывали число жуков, сидящих на листьях неповрежденной амброзии, поврежденной и на стекле. Таким образом определяли долю времени, проводимую на каждом из субстратов. Кроме того, при смене корма (через день) подсчитывали число отложенных яиц, тоже отдельно по субстратам.

Предварительный анализ данных показал, что при изучении выбора территории для яйцекладки можно ограничиться десятью основными параметрами. Листоед описывается числом жуков (Ж), личинок (Л), кладок (К), общим числом яиц (Я) и средним числом яиц в кладке (ЯК) в пределах данной площадки или в среднем по учету (средние величины обозначаются горизонтальной

Кoeffициенты корреляции между исследуемыми признаками

№	Параметры x, y	Всего учетов	Достоверных $R_{x, y}$						Средние значения $R_{x, y}$ по годам			
			положительных			отрицательных			1983	1984	1985	
			*	**	***	*	**	***				
1	ДФД, ДФЛ	12				1			6	-.43	-.26	-.69
2	ДФЛ, ЯК	12	1	1		1				+.36	+.10	+.01
3	ДФЛ, К	12	1		1					-.01	-.01	+.08
4	ДФЛ, ДФА	12	3						1	-.20	-.20	+.24
5	ДФД, ЯК	12				1				-.16	-.20	-.05
6	ДФД, К	12				3	4	2		-.61	-.56	-.42
7	ДФД, ДФА	12				1			9	-.75	-.88	-.79
8	ЯК, Я	34	6	2	4	1				+.28	+.23	+.26
9	П, ЯК	34				1			3	-.24	-.14	+.02
10	ФА, ЯК	34	4	2						+.12	+.05	+.13
11	ДФА, ЯК	33	2	1		1				+.04	+.09	+.09
12	К, Я	34			34					+.97	+.95	+.98
13	Ж, К	18	4	1	1					+.36	+.12	+.23
14	П, К	34				5	5	5		-.46	-.28	-.28
15	ФА, К	34	8	5	16					+.61	+.60	+.55
16	ДФА, К	33	4	3	15					+.43	+.50	+.57
17	Я, Л	19	2	1	5					+.60	+.38	+.56
18	Л, Ж	—								—	—	—
19	Л, П	19		1				2		-.20	-.01	-.19
20	П, Ж	18	1					1		-.21	+.02	+.05
21	ФА, Ж	16	1	1	2					+.53	+.09	+.18
22	ДФА, Ж	16	4	2						+.49	+.22	+.14
23	П, ФА	34					4	8	5	-.64	-.43	-.43
24	П, ДФА	33					7	9	5	-.64	-.25	-.34
25	ФА, ДФА	33	4	2	21					+.71	+.62	+.77

Примечание. Порядковые номера соответствуют номеру комментария и номеру взаимосвязи на рисунке. Прочерки означают отсутствие данных. Нули перед десятичными дробями опущены. Общее число учетов в разных графах различно, так как не во всех учетах информация собиралась в полном объеме. Достоверность: (*) — $p < 0.05$, (**) — $p < 0.01$, (***) — $p < 0.001$.

чертой над символом). Амброзия характеризуется фитомассой (ФА), долей общей фитомассы растительности на площадке, приходящейся на амброзию (ДФА), и поврежденностью амброзии личинками и имаго листоеда (П). Заметим, что рост поврежденности и соответствующее уменьшение фитомассы амброзии являются одновременно и показателями эффективности листоеда. Растительность площадки описывается долей общей фитомассы, приходящейся на латук компасный *Lactuca serriola* L., — растение, предпочитаемое самками в качестве субстрата для яйцекладки (ДФЛ), и долей фитомассы остальных несъедобных для листоеда растений (ДФД).

Сначала обратимся к анализу взаимосвязей между перечисленными выше основными параметрами, описывающими выбор самками территории для откладки яиц. Средние значения и достоверности коэффициентов корреляции $R_{x, y}$, полученных при обработке данных полевых учетов, сведены в таблицу. Схема взаимосвязей приведена на рисунке. Ниже помещены комментарии к каждой взаимосвязи и, при необходимости, значения частных коэффициентов корреляции $R_{x, y(z)}$. Номера комментариев соответствуют номерам взаимосвязей в таблице и на рисунке.

1. Доля фитомассы латука—доля фитомассы других растений. Отрицательная связь легко объяснима, но не так неизбежна, как кажется на первый взгляд (см. № 4).

2. Доля фитомассы латука—число яиц в кладке. Корреляция в среднем слабая, однако в двух учетах при близких к минимуму средних ДФЛ=5—6%, $R_{ДФЛ, ЯК} = 0.32$ ($p < 0.01$) и 0.53 ($p < 0.01$). По-видимому, здесь, как и в № 3, проявляется эффект лимитирующего фактора: латук, являющийся удобным субст-

ратом для откладки яиц (Резник, 1985), оказывает заметное влияние на распределение яйцекладок лишь при его недостатке.

3. Доля фитомассы латука—число кладок. Связь также проявляется только при близких к минимуму значениях $\overline{ДФЛ}$ и объясняется тенденцией самок *Z. suturalis* откладывать яйца на листья латука. Заметим, что $R_{дфл, к(дфа)}$ при этом положителен и достоверен, достигая в одном из учетов величины 0.73. Влияние некормовых растений на откладку яиц отмечалось и ранее, например для чешуекрылых (Latheef, Oritz, 1983).

4. Доля фитомассы латука—доля фитомассы амброзии. Интересно, что связь была отрицательной в 1984 г. и положительной на том же участке в 1985 г.: амброзия и латук как «растения-пионеры» остались только на тех площадках, где их еще не вытеснили представители следующих стадий сукцессии.

5. Доля фитомассы других растений—число яиц в кладке. Связь достоверна лишь при максимальных $\overline{ДФД}$, однако средние $R_{дфл, як}$ отрицательны за весь период наблюдений.

6. Доля фитомассы других растений—число кладок. И эта корреляция резко проявляется при максимальных средних. Так, при $\overline{ДФД}=80-85\%$ $R_{дфл, к}$ всегда достоверен и варьирует от -0.44 до -0.64 .

7. Доля фитомассы амброзии—доля фитомассы других растений. Как и в № 1, отрицательная связь очевидна.

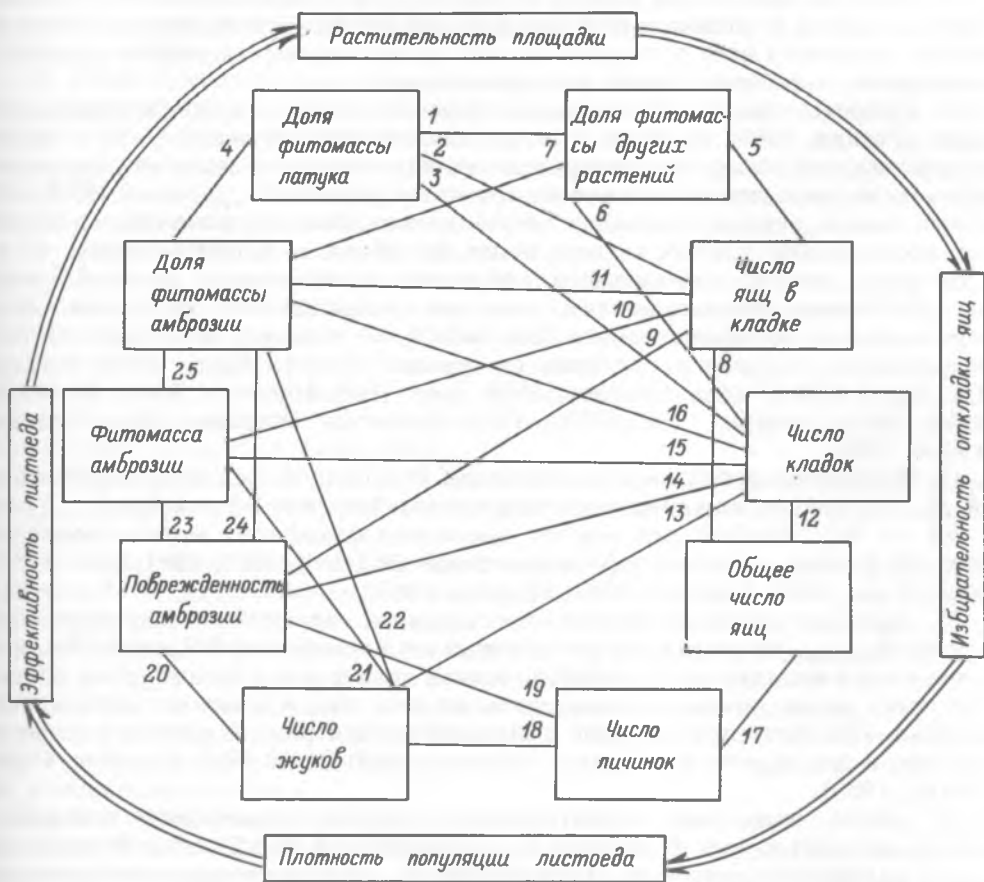


Схема взаимодействия факторов, определяющих выбор территории для откладки яиц самками амброзиевого полосатого листоеда.

Номера взаимосвязей соответствуют номерам комментариев и табличным.

8. Число яиц в кладке—общее число яиц. Корреляция достоверна, но гораздо слабее, чем между К и Я (№ 12).

9. Поврежденность—число яиц в кладке. Связь слабее и проявляется реже, чем между П и К (№ 14).

10. Фитомасса амброзии—число яиц в кладке. Связь также слабее и менее стабильна, чем между ФА и К (№ 15).

11. Доля фитомассы амброзии—число яиц в кладке. К сожалению, малые значения $R_{\text{фа,як}}$ и $R_{\text{дфа,як}}$ делают ненадежным подсчет частных коэффициентов корреляции. При анализе взаимосвязей № 9—11 следует учесть, что они включают в себя две противоположно действующие тенденции: с одной стороны, и увеличение поврежденности, и уменьшение фитомассы амброзии приводят к снижению интенсивности яйцекладки; с другой стороны, оба фактора вызывают и уменьшение доли яиц, откладываемых непосредственно на амброзию (Резник, 1985), а средний размер кладки на амброзии меньше, чем на латуке и других растениях. Этим, возможно, и объясняются малые абсолютные величины коэффициентов корреляции, наличие среди достоверных и положительных, и отрицательных значений.

12. Число кладок—общее число яиц. Очевидно, общее число яиц на площадке определяется в первую очередь числом кладок, а не средним числом яиц в кладке (ср. № 8).

13. Число жуков—число кладок. Корреляция неожиданно слабая. Причина этого — разница в требованиях к окружающей среде, предъявляемых яйцекладущими самками и всей остальной массой жуков, подтвержденная и результатами учетов, и лабораторными экспериментами.

14. Поврежденность—число кладок. Подсчет частных коэффициентов корреляции (Резник, 1985) показал, что при поврежденности около 50 % и более она действует на выбор территории для откладки яиц независимо от сопровождающего ее уменьшения фитомассы; при этом средний $\bar{R}_{\text{п,к(фа)}} = -0.43$. Адаптивный смысл реакции очевиден: через поврежденность косвенно оценивается соотношение плотности популяции фитофага и запасов корма, т. е. вероятность полного уничтожения амброзии до завершения питания личинок. Избегание яйцекладущими самками поврежденной амброзии подтверждается и экспериментально (см. ниже). О реакции насекомых на поврежденность кормового растения см. также: Green, Ryan, 1972; Рафес, 1974; Benz, 1974; Рафес, Соколов, 1976; Ives, 1978; Haukioja, 1980; Renwick, Radke, 1981; Szentesi, 1981; Fitt, 1984; Edwards, Wratten, 1985; Fowler, Lawton, 1985.

15. Фитомасса амброзии—число кладок. Это одна из основных взаимосвязей. $\bar{R}_{\text{фа,к(дфа)}}$ по средним данным разных лет колеблется от 0.2 до 0.5, а $R_{\text{фа,к(п)}}$ — от 0.4 до 0.6. Вообще для многих насекомых-фитофагов запасы корма — основной фактор, управляющий яйцекладкой (Mitchell, 1975; 1981; Ives, 1978; Feeny et al., 1983; Rausher, 1983; Stanton, 1983).

16. Доля фитомассы амброзии—число кладок. Частный коэффициент корреляции $R_{\text{дфа,к(фа)}}$ по средним данным разных лет варьирует от 0.2 до 0.3. Откладка яиц на те площадки, где достаточно велика доля фитомассы амброзии, облегчает поиск пищи личинкам, вышедшим из яиц, отложенных на некормовые растения. Предпочтение участков с высокой концентрацией растения-хозяина доказано и для других фитофагов (Douwes, 1968; Vach, 1980; Rausher, 1983; Maskau, 1985).

17. Общее число яиц—число личинок. Причины взаимосвязи очевидны: личинки выходят из яиц. В среднем $R_{\text{я,л(фа)}}$ колеблется от 0.2 до 0.5. В пределах последовательности учетов на одном участке $R_{\text{я,л}}$ заметно меняется во времени, достигая максимума в периоды массового вылупления личинок.

18. Число личинок—число жуков. Ясно, что чем больше на данной территории кормится личинок, тем больше (до известного предела) через некоторое

время появится молодых жуков. Однако в учетах на нестационарных площадках численно оценить эту связь невозможно.

19. Поврежденность—число личинок. Взаимосвязь складывается из двух противоположных тенденций: с одной стороны, личинки повреждают амброзию; с другой стороны, на территориях с высокой поврежденностью снижается откладка яиц (см. № 14) и соответственно выводится меньше личинок. Не исключена также и самостоятельная миграция личинок при поврежденности, близкой к 100 %. Видно, что вторая тенденция преобладает над первой: R_{Σ} отрицательны.

20. Поврежденность—число жуков. Взаимосвязь также неоднозначна. Как и в предыдущем случае, значения коэффициентов корреляции зависят от выбора места для учета (Резник и др., 1986): при поврежденности менее 50 % наблюдается положительная зависимость (жуки повреждают амброзию), а при поврежденности более 50 % — отрицательная (жуки уходят с участков, где амброзия сильно повреждена).

21. Фитомасса амброзии—число жуков. Отметим существенную разницу между $R_{\text{фа, ж}}$ и $R_{\text{фа, к}}$ (№ 15): фитомасса, достаточная для питания жуков, может быть недостаточна для яйцекладки, т. е. для обеспечения кормом личинок следующего поколения.

22. Доля фитомассы амброзии—число жуков. Как и в случае с яйцекладкой (№ 16), значимым оказывается влияние не только фитомассы амброзии, но и ее доли в растительности площадки. Так, по данным 1983 г. $R_{\text{дфа, ж(фа)}} = 0.36$, а в 1984 г. — 0.20.

23. Поврежденность—фитомасса амброзии. Корреляция, как уже отмечалось, свидетельствует о высокой эффективности амброзиевого листоеда. Возможно и иное объяснение: амброзия быстрее уничтожается там, где ее меньше. Но полное уничтожение сорняка на значительных площадях (Ковалев, Вечернин, 1986) говорит о том, что при высоких плотностях популяции листоеда именно поврежденность амброзии влияет на фитомассу, а не наоборот.

24. Поврежденность—доля фитомассы амброзии. Связь, конечно, опосредована ФА, но $R_{\text{п, дфа(фа)}}$ в некоторых случаях отрицателен и достоверен. Так, в среднем за 1983 г. (учеты проводили в условиях разнообразной залежной растительности) $R_{\text{п, дфа(фа)}} = -0.34$. Возможно, повреждение амброзии листоедом ослабляет конкурентоспособность сорняка и тем самым ускоряет рост других растений, что приводит к еще большему снижению ДФА. О влиянии фитофагов на сукцессию растительных сообществ см.: McBrien et al., 1983; Brown, 1985; Brunsting, Heil, 1985.

25. Фитомасса амброзии—доля фитомассы амброзии. Заметим, что величина $R_{\text{фа, дфа}}$ характеризует равномерность распределения суммарной фитомассы растительности по площадкам.

Хотя описанные выше взаимосвязи выявлены при сравнении площадок размером 0.1 м², расположенных с интервалами 1—10 м, они верны и для распределения плотности популяции листоеда по большим площадям. Так, при сравнении площадок, расположенных на одной и той же трансекте, средние значения $R_{\text{фа, я}}$, $R_{\text{дфа, я}}$ и $R_{\text{п, я}}$ составили в июле 1985 г. соответственно 0.49, 0.33 и -0.20, а при сравнении средних по разным трансектам, удаленным друг от друга на десятки и сотни метров, они составили 0.84, 0.66 и -0.30. Судя по этим цифрам, в «макромасштабе» избирательность откладки яиц проявляется четче, чем в «микромасштабе».

Переход к макромасштабному анализу выбора территории для откладки яиц, оперирующему уже не квадратными метрами, а гектарами, позволяет рассмотреть весьма важный, на наш взгляд, вопрос о форме и площади очага амброзии. Сравним два крайних случая. Пусть в первом из них амброзия растет густой, но узкой полосой (например, вдоль кромки поля или обочины дороги), а во втором — с вдвое меньшей фитомассой на м² покрывает пло-

щадь в несколько га (залежь или сильно засоренное поле). Казалось бы, первый участок, как характеризующийся большей ФА на м², должен соответственно привлекать и большее число яйцекладущих самок на м². Но если мы попробуем определить ФА в пределах 1 га, то, очевидно, в данном масштабе ФА будет значительно выше на втором участке, а не на первом, на котором густая, но узкая полоса амброзии приходится на значительные территории, свободные от сорняка. Итак, прогнозирование в макромасштабе приводит нас к выводу о том, что именно на втором участке будут накапливаться яйцекладущие самки, обеспечивая высокую эффективность следующего поколения листоеда. Некоторые наблюдения в естественных условиях подтверждают правоту именно такого прогнозирования.

Противоречие между макро- и микромасштабной избирательностью откладки яиц осложняется еще двумя тенденциями, связанными с размером и формой территории, занятой кормовым растением. Тенденции эти отмечены разными исследователями у разных насекомых-фитофагов, но в полной мере могут быть свойственны и амброзиевому листоеду. Во-первых, среди фитофагов, возможно, широко распространен «краевой эффект», исследованный, например, у чешуекрылых: тенденция к преимущественной откладке яиц на периферийные или отдельно стоящие растения (Courtney, Courtney, 1982). Не исключено, однако, что краевой эффект объясняется лучшими условиями произрастания (например, освещенностью) периферийных растений и соответствующим увеличением их размеров, количества молодых побегов и т. п. (Dennis, 1985). Тенденция к откладке яиц на более крупные растения — ими зачастую были именно периферийные или отдельно стоящие экземпляры амброзии — выявлена и в наших исследованиях (Резник, 1985), но это всегда были растения, расположенные неподалеку от очага размножения листоеда, естественно приуроченно к значительным площадям, заросшим амброзией. По-видимому, в данном случае краевой эффект сказывается только на микромасштабной, но не на макромасштабной избирательности откладки яиц.

Вторая из упомянутых нами тенденций должна способствовать сосредоточению относительно большего количества жуков на тех участках, где ФА велика не только на отдельных площадках, но и на значительных площадях. Речь идет о выявленной недавно зависимости плотности популяции листоедов рода *Phyllotreta* не только от плотности посадки их кормового растения (капусты), но и от размеров и формы участка (Kareiva, 1985). Оказалось, что с уменьшением площади или с увеличением периметра участка плотность популяции уменьшается за счет роста относительного числа жуков, случайно покидающих участки и уже не способных его найти (вероятность возврата резко падает при удалении на 2 м). Случайное расселение и ненаправленный поиск пищи характерны и для амброзиевого листоеда. Возможно, амброзия, растущая узкими полосками вдоль дорог и по краю полей, медленнее заселяется листоедом еще и по причине неблагоприятного соотношения площади и периметра территории, занятой кормовым растением.

Кратко рассмотрев выявленные взаимосвязи, перейдем к описанию функционирования системы (см. рис.) при разных плотностях популяции фитофага. Плотность популяции мы будем выражать числом имаго, приходящимся на 1 кг фитомассы амброзии, а не только на 1 м², так как из приведенных данных видно, что самки воспринимают плотность собственной популяции в основном опосредованно, через поврежденность амброзии. Эксперименты также показали, что скученность сама по себе не приводит к существенному ингибированию яйцекладки (Резник, 1985). Аналогичные результаты получены и в опытах с чешуекрылыми (Ives, 1978).

При малых плотностях популяции листоеда (менее 10 экз./кг, что при густом произрастании амброзии примерно соответствует 1 экз./м² в мае и 10—20 в июле) поврежденность амброзии обычно не превышает 10 %, т. е. практически

не оказывает влияния на поведение жуков. Яйцекладущие самки предпочитают территории с большими ФА и ДФА, ориентируясь также на ДФЛ и ДФД. Отрицательные обратные связи, опосредованные поврежденностью амброзии, при низких плотностях популяции практически не функционируют. Возможно, снижается и вообще точность выбора места для откладки яиц, как это отмечено у чешуекрылых (Skaller, 1985). При малых плотностях популяции *Z. suturalis* и соответствующих низких значениях поврежденности эффективность подавления амброзии, по-видимому, невелика, так как уничтожение небольшой части листьев (по мнению некоторых авторов, до 30 % — см.: Janzen, 1979) не приводит к снижению жизнеспособности растения или даже способствует усиленной вегетации (Owen, 1980).

При средних плотностях популяции (около 50 экз./кг или 5 экз./м² в мае и 50—100 в июле) описанная выше схема действует с участием всех ее элементов (см. рис.). По мере повреждения амброзии жуками и личинками и сам по себе рост поврежденности, и сопутствующее уменьшение фитомассы амброзии, и усиленное ростом окружающих растений уменьшение доли фитомассы, приходящейся на амброзию — все это снижает плотность яйцекладки, уменьшая число кладок и (что менее существенно) число яиц в кладке.

Дальнейшее увеличение плотности популяции листоеда приводит к уничтожению амброзии. Регуляция плотности популяции при этом резко упрощается, так как второстепенные факторы уже не имеют значения. Для уничтожения амброзии личинками первого поколения достаточно, по нашим данным, плотность популяции перезимовавших имаго, превышающая 150—200 экз./кг (в мае это примерно соответствует 15—20 экз./м²). В таких условиях перезимовавшие самки начинают яйцекладку, но по мере уничтожения амброзии плотность откладки яиц снижается, а затем жуки вообще уходят с участка. Плотность популяции, необходимая для уничтожения амброзии жуками, оценивается в 500—1000 экз./кг (50 экз./м² в мае (Ковалев и др., 1983) и более 1000 экз./м² в июле—августе). Яйцекладка в таких условиях, как правило, весьма незначительна. Яйцекладущие самки начинают миграцию на территории с меньшей плотностью популяции сразу же, остальные жуки — по мере полного уничтожения кормового растения. В некоторых случаях миграция жуков принимает характер «волны» — движущейся зоны высокой плотности популяции (Ковалев, Вечернин, 1986; Резник и др., 1986), именно в этих случаях листоед уничтожает амброзию полностью и в кратчайшие сроки, действуя с наибольшей эффективностью.

Необходимо заметить, что упомянутые выше уровни плотности популяции, приводящие к уничтожению амброзии, вычислены нами приблизительно и могут быть уточнены дальнейшими исследованиями. В любом случае они ни по величине, ни по смыслу не совпадают с «тремя ступеньками гомеостаза при колонизации листоедом очага амброзии» (Калинин и др., 1985). Процесс уничтожения амброзии при росте плотности популяции листоеда более или менее плавно переходит от одного этапа к другому, не задерживаясь на каких-либо «критических» уровнях. Распределение средней плотности популяции на разных участках также не свидетельствует о наличии стабильных уровней.

Может возникнуть вопрос: каким же образом листоед достигает столь высоких плотностей популяции, если против этого направлены такие сложные механизмы регуляции? По-видимому, дело в том, что описанная выше система (см. рис.) действует с запаздыванием: переуплотненность популяции оценивается только тогда, когда личинки уже выросли и заметно повредили амброзию. На родине жука, под прессом специфичных хищников и паразитов, критические плотности популяции, вероятно, не достигаются, несмотря на это запаздывание. Но в оптимальных условиях регуляция за счет избирательности откладки яиц уже не способна сдерживать рост плотности популяции. Так, способ регуляции плотности популяции, допускающий локальное превышение

критических плотностей, явился одной из предпосылок применения насекомого в биологической защите растений.

Подчеркнем, что речь идет о регуляции плотности популяции именно за счет выбора территории для откладки яиц. При рассмотрении результатов корреляционного анализа мы уже обращали внимание на различия между $R_{\text{фа, ж}}$ и $R_{\text{фа, к}}$, между $R_{\text{п, ж}}$ и $R_{\text{п, к}}$, отражающие, по-видимому, различные требования к кормовому растению, предъявляемые яйцекладущими и неяйцекладущими жуками. Результаты учетов подтверждают это предположение: в июле—августе 1984 г., например в зоне высокой плотности популяции, на одного жука приходилось 0.2 ± 0.1 яйца, а в зоне низкой плотности популяции, на неповрежденной амброзии, на каждого жука приходилось 11.0 ± 2.4 яйца — почти все яйцекладущие самки находились в зоне низкой плотности популяции. Произведенные Е. Б. Виноградовой вскрытия самок, собранных на гребне и перед фронтом «волны», т. е. в зонах высокой и низкой поврежденности амброзии, разделенных расстоянием в 30—50 м, также показали, что яйцекладущие самки уходят из зоны высокой плотности популяции, а диапаузирующие и еще не созревшие — остаются.

Разница в поведении яйцекладущих и неяйцекладущих особей доказывается и результатами лабораторного изучения реакции амброзиевого листоеда на поврежденность амброзии. В ходе опытов (методика описана выше) изучались яйцекладущие самки, неяйцекладущие (диапаузирующие и еще не созревшие) самки и самцы. Оказалось, что яйцекладущие самки провели на амброзии 72 % времени, что достоверно больше ($p < 0.001$) того же показателя для неяйцекладущих самок — 59 %. Что же касается собственно реакции на поврежденность амброзии, то доля времени, проведенного на неповрежденной амброзии (в процентах от общего количества времени, проведенного на кормовом растении), составила 75 % для яйцекладущих самок и 50 % для неяйцекладущих (достоверность различия: $p < 0.001$). Одновременное изучение избирательности яйцекладки показало, что на неповрежденную амброзию было отложено 59 % яиц, отложенных на амброзию вообще (достоверность отличия от случайного распределения: $p < 0.001$). Самцы провели на неповрежденной амброзии 47 % времени, проведенного на кормовом растении (отклонение от случайного распределения недостоверно). Итак, самцы и неяйцекладущие самки практически безразлично относятся к поврежденности амброзии, а яйцекладущие самки, во-первых, проводят на амброзии больше времени, чем неяйцекладущие (возможно, это связано с тем, что они поедают больше корма), и, во-вторых, предпочитают находиться на неповрежденной амброзии (что тоже может быть связано с предпочтением ее при питании).

Вопрос о механизме реакции яйцекладущих самок на поврежденность амброзии пока остается открытым, но по аналогии с другими насекомыми, в том числе и с ближайшим родственником амброзиевого листоеда — колорадским жуком, можно предположить, что поврежденные растения вырабатывают детерrentы, антифиданты или ингибиторы пищеварения (Green, Ryan, 1972; Ryan, 1979).

Итак, выбор самками амброзиевого полосатого листоеда территории для откладки яиц зависит от фитомассы и поврежденности амброзии, а также от пропорций амброзии, латука и других растений в общей фитомассе. Определенное значение, вероятно, имеют форма и размер участка, засоренного амброзией. При малых плотностях популяции система «амброзия—листоед» функционирует практически без обратной связи, но по мере размножения фитофага рост поврежденности амброзии как прямо, так и опосредованно влияет на поведение яйцекладущих самок, заставляя их переходить на участки с меньшими плотностями популяции. Избирательность яйцекладки играет ведущую роль в регуляции плотности популяции амброзиевого листоеда только при малых и средних плотностях. При высоких плотностях популяции яйцекла-

дущие самки мигрируют, и дальнейшие процессы (завершение уничтожения амброзии жуками или личинками) подчиняются иным закономерностям. Однако расположение очагов размножения листоеда, в которых, собственно, и достигается высокая плотность популяции, определяется в первую очередь выбором территории, осуществляемым яйцекладущими самками предыдущих поколений.

За пределами нашего исследования осталась реакция яйцекладущих самок на антропогенные воздействия. Часть из них воспринимается опосредованно, через изменение состава растительности. Например, жуки, уцелевшие после скашивания амброзии, зачастую уходят на нескошенные куртины сорняка, где его фитомасса в это время неизмеримо больше. Возможно, и другие типы вмешательства человека в экосистему, в том числе и не вызывающие массовой элиминации листоеда, как, например, регулярное стряхивание с растений при прохождении транспорта, способны привести к переходу яйцекладущих самок на более благоприятные участки. Имеющиеся в нашем распоряжении данные пока не позволяют численно описать антропогенное влияние на выбор территории для яйцекладки, а следовательно, и на эффективность уничтожения амброзии, но сам факт такого влияния представляется несомненным.

Поскольку амброзиевый листоед был интродуцирован в СССР в качестве агента биометода, его поведение интересует нас как один из факторов, обуславливающих эффективность применения. С этой точки зрения, очевидным достоинством листоеда является высокая избирательность откладки яиц, позволяющая самкам размещать потомство адекватно запасам корма (речь идет прежде всего о реакции на фитомассу амброзии). Реакция на поврежденность кормового растения также выражена достаточно четко, причем — что весьма существенно для повышения эффективности подавления сорняка — носит не пороговый, а градуальный характер: некоторое количество яиц самки откладывают и на сильно поврежденную амброзию, обеспечивая тем самым ее полное уничтожение. Положительную роль играет, как показано выше, и тот факт, что плотность собственной популяции воспринимается листоедом в основном опосредованно через поврежденность амброзии, что приводит к запаздыванию реакции, позволяющему достичь высоких плотностей популяции, необходимых для образования «волны» и полного уничтожения сорняка. Заметим, что сама возможность существования волны определяется, в частности, тем, что реакция на поврежденность кормового растения, приводящая к миграции на менее заселенные участки, свойственна лишь яйцекладущим самкам. Самцы, а также нежяйцекладущие самки, составляющие в июле—августе в общей сложности не менее 75 % имаго, практически не реагируют на поврежденность амброзии, что и позволяет им образовывать локальные скопления с чрезвычайно высокой плотностью популяции.

Что же касается особенностей поведения, способных снизить эффективность листоеда, то к ним можно отнести случайный характер поиска и отсутствие дистантного восприятия кормового растения. Существенным недостатком является и запаздывание реакции листоеда на фитомассу амброзии, вызываемое тем, что поиск участков, богатых кормом, но еще не заселенных, осуществляется почти исключительно яйцекладущими самками, которые (за исключением ранней весны) не образуют скоплений с высокой плотностью популяции. Заметное подавление заселенных очагов амброзии наблюдается лишь при питании их потомства. Образованию движущейся волны во всех случаях предшествовало появление яйцекладущих самок, происходящее в предыдущем сезоне По-видимому, если исключить переход волны с одного поля на другое, смежное, для заметного подавления очага амброзии необходимо, как минимум, два года: в первый год происходит накопление яйцекладущих самок, а во второй — проявляется эффективность их потомства и следующего поколения. Именно на стабильных участках (залежи, посевы многолетних трав) эффективность листоеда проявляется особенно ярко (Ковалев, Вечернин, 1986). Временные

очаги, существующие в течение одного вегетационного сезона, например из-за каких-либо погрешностей агротехники на отдельных полях, в меньшей степени подвержены влиянию листоеда, если только засоренные поля не расположены в непосредственной близости от зоны высокой плотности популяции фитофага.

Все упомянутые особенности поведения, несомненно, скажутся на определении равновесных уровней плотности популяции сорняка и фитофага, колебаний около которых следует ожидать после распространения амброзиевого листоеда на значительных площадях. Говорить об абсолютных значениях этих уровней пока еще рано: отсутствуют соответствующие данные. Но уже сейчас ясно, что сорняк может быть полностью или в значительной степени подавлен в обширных стабильных очагах, не подвергающихся губельным для листоеда антропогенным воздействиям. В небольших очагах с низкой плотностью произрастания амброзии, нестабильных во времени и в пространстве, эффективность будет много меньшей.

ЛИТЕРАТУРА

- Калинин О. М., Ковалев О. В., Барт А. Г., Ильина Е. Г., Гизлер Н. Н., Кузминчук Е. М. Математическая трактовка биологической борьбы с амброзией *Ambrosia sp. sp.* // Паразитология на начальном этапе. Киев, 1985. С. 107—119.
- Ковалев О. В. Интродукция и акклиматизация фитофагов амброзий (*Ambrosia L.*, *Asteraceae*) в СССР // Вопросы общей энтомологии. Л., 1981. С. 9—11.
- Ковалев О. В., Вечернин В. В. Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомол. обозрение. 1986. Т. 65, № 1. С. 21—38.
- Ковалев О. В., Резник С. Я., Черкашин В. Н. Особенности методики применения листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в биологической борьбе с амброзиями (*Ambrosia artemisiifolia* L., *A. psilostachya* D. C.) // Энтомол. обозрение. 1983. Т. 62, № 2. С. 402—408.
- Рафес П. М. Исследование динамики популяций конкурирующих видов листогрызущих вредителей березы // Докл. АН СССР. 1974. Т. 214, № 6. С. 1431—1433.
- Рафес П. М., Соколов В. К. О взаимодействии фоновых вредителей с кормовым деревом // Докл. АН СССР. 1976. Т. 228, № 1. С. 246—247.
- Резник С. Я. Факторы, определяющие избирательность при яйцекладке амброзиевого полосатого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоол. журн. 1985. Т. 64, № 2. С. 234—244.
- Резник С. Я., Ковалев О. В., Марьюшкина В. Я., Калинин О. М., Ильина Е. Г., Барт А. Г. Конфигурация распределения амброзиевого полосатого листоеда в зоне высокой плотности популяции // Энтомол. обозрение. 1986. Т. 65, № 2. С. 244—250.
- Vach C. E. Effects of plant density and diversity on the population dynamics of a specialist herbivore, the striped cucumber beetle *Acalymna vittata* Fab. // Ecology. 1980. Vol. 61, N 6. P. 1515—1530.
- Benz G. Negative Rückkoppelung durch Raum- und Nahrungskonkurrenz sowie Zyklische Veränderung der Populationsdynamik des Gruen Lärchenwicklers, *Zeiraphera diniana* (Lepidoptera, Tortricidae) // Z. angew. Entomol. 1974. Bd 76, H. 2. S. 196—228.
- Brown V. K. Insect herbivores and plant succession // Oikos. 1985. Vol. 44, N 1. P. 17—22.
- Brunsting A. M. H., Heil G. W. The role of nutrients in the interactions between a herbivorous beetle and some competing plant species in heathlands // Oikos. 1985. Vol. 44, N 1. P. 23—26.
- Courtney S. P., Courtney S. The «edge-effect» in butterfly oviposition: causality in *Anthocharis cardamines* and related species // Ecol. Entomol. 1982. Vol. 7, N 2. P. 131—137.
- Dennis R. L. H. The edge effect in butterfly oviposition: hostplant condition, edge effect breakdown and opportunism // Entomol. Gas. 1985. Vol. 36, N 4. P. 285—291.
- Douwes P. Host selection and host finding in the egg-laying female *Cidaria albulata* L. (Lepidoptera, Geometridae) // Opusc. entomol. 1968. Vol. 33, N 3. P. 233—279.
- Edwards P. J., Wratten S. D. Induced plant defences against insect grazing: fact or artefact // Oikos. 1985. Vol. 44, N 1. P. 70—74.
- Feeny P., Rosenberry L., Carter M. Chemical aspects of oviposition behavior in butterflies // Herbivorous insects / Ed. S. Ahmad. New York, 1983. P. 27—76.
- Fitt G. P. Oviposition behaviour of two tephritid fruit flies, *Dacus tryoni* and *D. jarvisi*, as influenced by the presence of larvae in the host fruit // Oecologia. 1984. Vol. 62, № 1. P. 37—46.
- Fowler S. V., Lawton J. H. Rapidly induced defenses and talking trees: the devil's advocate position // Amer. Natur. 1985. Vol. 126, N 2. P. 181—195.
- Green T. R., Ryan C. A. Wound-induced proteinase inhibitor in plant leaves: a possible defense mechanism against insects // Science. 1972. Vol. 175, N 4023. P. 776—777.
- Haukioja E. On the role of plant defences in the fluctuation of herbivore populations // Oikos. 1980. Vol. 35, N 2. P. 202—213.

- Ives P. M. How discriminating are cabbage butterflies? // Austral. J. Ecol. 1978. Vol. 3, N 3. P. 261—276.
- Janzen D. H. New horizons in the biology of plant defenses // Herbivores: Their interactions with secondary plant metabolites. New York, 1979. P. 331—350.
- Kareiva P. Finding and losing host plants by Phyllotreta: patch size and surrounding habitat // Ecology. 1985. Vol. 66, N 6. P. 1089—1106.
- Latheef M. A., Oritz J. H. Influence of companion plants on oviposition of imported cabbage worm, *Pieris rapae* and cabbage looper, *Trichoplusia ni*, on collard plants // Canad. Entomol. 1983. Vol. 115, N 11. P. 1529—1531.
- Mackay D. A. Conspecific host discrimination by ovipositing *Euphydryas editha* butterflies: its nature and its consequences for offspring survivorship // Res. Popul. Ecol. 1985. Vol. 27, N 1. P. 87—98.
- McBrien H., Harmsen R., Crowder A. A case of insect grazing affecting plant succession // Ecology. 1983. Vol. 64, N 5. P. 1035—1039.
- Mitchell R. The evolution of oviposition tactics in the bean weevil *Callosobruchus maculatus* F. // Ecology. 1975. Vol. 56, N 3. P. 696—702.
- Mitchell R. Insect behavior, resource exploitation and fitness // Annu. Rev. Entomol. 1981. Vol. 26. P. 373—396.
- Owen D. F. How plants may benefit from the animals that eat them // Oikos. 1980. Vol. 35, N 2. P. 230—235.
- Prokopy R. J., Roitberg B. D., Averill A. L. Resource partitioning // Chemical ecology of insects / Ed. W. J. Bell, R. T. Cardé. New York, 1984. P. 301—330.
- Rausher M. D. Egg recognition: its advantage to a butterfly // Anim. Behav. 1979. Vol. 27, N 4. P. 1034—1040.
- Rausher M. D. Alteration of oviposition behavior by *Battus philenor* butterflies in response to variation in host-plant density // Ecology. 1983. Vol. 64, N 5. P. 1028—1034.
- Renwick J. A. A., Radke C. D. Host plant constituents as oviposition deterrents for the cabbage looper, *Trichoplusia ni* // Entomol. exp. appl. 1981. Vol. 30, N 2. P. 201—204.
- Ryan C. A. Proteinase inhibitors // Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites. New York, 1979. P. 599—618.
- Shapiro A. M. The pierid red-egg syndrome // Amer. Natur. 1981. Vol. 117, N 2. P. 276—294.
- Skaller P. M. Patterns of the distribution of gypsy moth (*Lymantria dispar*) egg masses over an 11-year population cycle // Environ. Entomol. 1985. Vol. 14, N 2. P. 106—117.
- Stanton M. L. Spatial patterns in the plant community and their effect upon insect search // Herbivorous insects / Ed. S. Ahmad. New York, 1983. P. 125—157.
- Szentesei A. Antifeedant-treated potato plants as egg-laying traps for the colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say, Coleoptera, Chrysomelidae) // Acta phytopathol. Acad. sci. hung. 1981. Vol. 16, N 1/2. P. 203—209.

S U M M A R Y

Effectiveness of the ragweed destruction by the leaf beetle depends on the population density of phytophages and is determined by the oviposition selectivity of females of the previous generation. Selection of the territory for egg laying depends on the phytomass and the damage rate of the common ragweed, also on proportion between the common ragweed and other plants in the total phytomass. Size and shape of the plot of land contaminated by the common ragweed has certain importance too. Density of its own population is realized by the leaf beetle females through decreasing of the phytomass and increasing of the common ragweed damage rate. Egg laying females and males differ in choosing damage and undamaged feed. Ovipositional selectivity plays the leading role in the population regulation density in small and medium densities. In high population densities egg laying females migrate and further process (destruction of the common ragweed by beetles and larva) subject to other regularities. It takes several years to achieve high population density, that is why the leaf beetle is more suitable for the biological control of stable cenoses than of the crop rotation.

ПОВЕДЕНИЕ ИМАГО АМБРОЗИЕВОГО ПОЛОСАТОГО ЛИСТОЕДА ПРИ ПОИСКЕ И ВЫБОРЕ КОРМОВОГО РАСТЕНИЯ

С. Я. Резник, О. В. Ковалев

Для разработки стратегии и тактики интродукции необходимо подробное изучение биологии и, в частности, поведения интродуцируемого вида.

Материалом для статьи послужили данные, полученные в ходе полевых наблюдений и лабораторных экспериментов, проводившихся в 1982—1986 гг. при изучении хода интродукции амброзиевого полосатого листоеда на опытном участке Зоологического института АН СССР близ с. Шпаковское (Ставропольский край). Массовые учеты проводили по нестационарным трансектам с помощью квадратных рамок площадью 0.1 или 0.25 м². Для изучения реакции на запахи использовали Y-образный ольфактометр с насосом и садок из капроновой сетки размером 50×50 см. При исследовании контактной хеморецепции в водные настои растений (1 г листьев на 10 г воды) добавляли агар, доводили до кипения и разливали по чашкам Петри диаметром 4 см. После остывания чашки Петри помещали в чашки Коха диаметром 10 см и в течение часа периодически подсчитывали число жуков, находящихся на опытной и контрольной чашках Петри (контролем служила чистая агаровая среда). Освещенность и температура внутри чашек Коха были выровнены. Во всех опытах использовали жуков, голодавших в течение 2—3 сут.

Для имаго амброзиевого полосатого листоеда, как и для многих других насекомых, характерны два способа передвижения: переползание по субстрату и полет. В жаркие, солнечные дни жуки часто сидят на верхушках растений, приподняв надкрылья и активно работая крыльями, но не отрываясь от субстрата. Полет обычно имеет характер перепархивания максимум на несколько метров, реже, при особенно благоприятных погодных условиях (высокая температура воздуха, безветрие или слабый ветер), наблюдается настоящий полет на высоте 2—4 м, протяженностью 100 м и более. Возможно, полет прямо или опосредованно (через уменьшение фитомассы и рост поврежденности амброзии) стимулируется высокой плотностью популяции. Не исключено, что некоторые особи могут обладать большей способностью к полету вследствие генетического полиморфизма.

Что же касается переползания, то изучение расселения жуков в естественных условиях показало следующие средние величины скорости удаления от точки выпуска: по вспаханному полю — 114 ± 19 , по полю со стерней — 70 ± 12 , по посевам злаков — 50 ± 7 и по густому лугу — 29 ± 2 см/ч. Важным фактором, определяющим скорость расселения жуков, является соотношение периодов движения и покоя. Средняя продолжительность периодов движения и отдыха составляет соответственно 2.5 ± 0.6 и 0.8 ± 0.3 мин при движении по ровному субстрату, 2.7 ± 0.5 и 3.6 ± 0.6 — в посевах злаков, 2.4 ± 0.4 и 2.9 ± 0.6 — в густом травостое. Весьма существенным показателем является также число растений, с которыми контактировал жук во время движения. В редком травостое эта величина составила 16.5 ± 2.8 , а в густом — 21.3 ± 2.6 растений/ч. опыты проводились на участках, лишенных амброзии, так как, найдя кормовое растение, голодный жук обычно прекращает движение.

При наблюдениях на опытном участке была выявлена заметная суточная динамика двигательной активности имаго амброзиевого полосатого листоеда. В качестве примера на рисунке приводятся результаты учетов активности жуков в жаркий солнечный день 25 VII 1982. Доля движущихся особей зависит, по нашим наблюдениям, от внешних факторов: температуры, инсоляции, ветра.

Двигаясь по ровной поверхности, жук способен довольно долго сохранять выбранное направление движения. опыты, проведенные по обычной схеме

Суточная ритмика двигательной активности амброзиевого полосатого листоеда.

По оси абсцисс — время суток, по оси ординат — доля двигающихся особей (в %). а — движение по поверхности субстратов, б — попытки полета.

(затенение бегущего жука с одновременной подсветкой зеркалом), показали, что имаго сохраняет направление движения, ориентируясь по солнцу, как это часто бывает у насекомых. Направление движения сохраняется и после недолгих остановок, заползаний на неровности почвы, камни, травинки. Однако в густом травостое движение жука почти хаотично, так часто отклоняется он от выбранного курса.

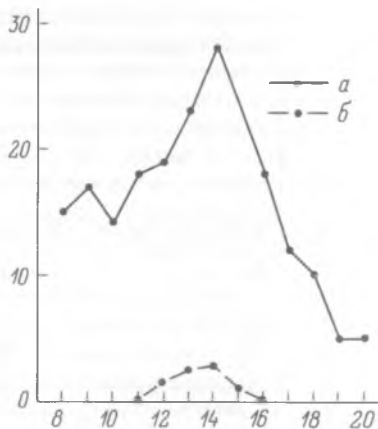
При ярком солнечном свете в естественных условиях угол между направлением на солнце и траекторией движения жука в разных повторностях более или менее равномерно варьирует от 0 до 360°, но в лаборатории при слабом освещении заметен положительный фототаксис: около 80 % особей движется в сторону окна.

Геотаксис также играет заметную роль в выборе направления движения. В высоких садках жуки образуют скопления у верхней кромки, в опытах с использованием стеблей растений на развилках 80—90 % жуков поворачивают вверх, а при столкновении с препятствием 70—80 % особей заползают на него, не пытаясь обойти.

Опыты по выявлению гигротаксиса (табл. 1, опыт 16) не дали достоверного результата. Имаго могут пить воду с поверхности листа растения, влажной бумаги, ваты и т. п.

Основным фактором, определяющим поведение фитофагов при поиске корма, является, конечно, само кормовое растение. Опыты с Y-образным ольфактометром показали, что жуков (в экспериментах использовались и самцы, и самки) привлекает запах полыннолистной амброзии *Ambrosia artemisiifolia* L. (табл. 1, опыты 1—6). Однако и клевер ползучий *Trifolium repens* L., как выяснилось, тоже оказывает аттрактивное действие (опыты 8—10). По-видимому, на листоедов действуют какие-то неспецифические аттрактанты, содержащиеся в разных, в том числе и в непригодных для питания растениях. Низкой специфичностью дистантной хеморецепции объясняется и заметное аттрактивное действие, оказываемое на голодных жуков парами этилового спирта (опыт 17). Интересно, что (по данным электроантеннографии) колорадский жук аналогично реагирует на запах этанола и своего кормового растения — картофеля (Дмитриев, Тарасов, 1981). Отсутствие привлекающего действия у трехраздельной амброзии *A. trifida* L., вероятно, следует объяснять не отсутствием аттрактантов, а наличием репеллентов, тем более что в одной из повторностей репеллентное действие оказалось достоверным (опыты 14, 15). Дикая морковь *Daucus carota* L., по-видимому, вообще не оказывает заметного воздействия на поведение жуков (опыты 11—13).

Расстояние, с которого воспринимается листоедами запах амброзии, невелико. В опытах с поворотами на T-образной дорожке имаго реагировали на амброзию с расстояния не более 1—3 см. При анализе распределения жуков в капроновом садке выяснилось, что листоеды собираются над амброзией, если расстояние от сетки до растения не превышает 1 см. Наблюдения за голодными жуками, ищущими корм в естественных условиях, также показали, что имаго амброзиевого полосатого листоеда реагирует на кормовое растение с расстояния, не превышающего нескольких сантиметров.



Реакция имаго амброзиевого полосатого листоеда на запахи в ольфактометре

№ опыта	Раздражитель		Число жуков в камерах		Доля жуков в опытной камере от общего количества, %	Достоверность отклонения от случайного распределения
	в опыте	в контроле	опытной	конт-рольной		
1	Амброзия полыннолистная	Мокрая вата	213	157	58	$p < 0.01$
2	Тот же	» »	222	194	53	Недостаточно
3	» »	» »	157	122	56	$p < 0.05$
4	» »	» »	167	129	56	» »
5	» »	» »	156	108	59	$p < 0.01$
6	» »	» »	162	101	62	$p < 0.001$
7	Амброзия многолетняя	» »	220	114	65	То же
8	Клевер ползучий	» »	259	202	56	» »
9	» »	» »	143	97	60	» »
10	» »	» »	343	285	55	$p < 0.05$
11	Морковь дикая	» »	169	178	49	Недостаточно
12	» »	» »	84	107	44	»
13	» »	» »	103	97	52	»
14	Амброзия трехраздельная	» »	177	181	49	»
15	Тот же	» »	108	147	42	$p < 0.05$
16	Мокрая вата	Сухая вата	303	329	48	Недостаточно
17	Вата со спиртом	Мокрая вата	160	76	68	$p < 0.001$

Таблица 2

Реакция имаго амброзиевого полосатого листоеда на водные настои растений

№ опыта	Растение, настоем которого использовался в опыте	Число жуков в чашках		Доля жуков в опытной чашке от общего количества, %	Достоверность отклонения от случайного распределения
		опытной	конт-рольной		
1	Амброзия полыннолистная	157	37	81	$p < 0.001$
2	То же	86	20	80	То же
3	» »	73	15	83	» »
4	» »	89	25	78	» »
5	» »	152	12	93	» »
6	» »	191	17	92	» »
7	» »	226	76	75	» »
8	» »	401	174	70	» »
9	» »	1081	369	75	» »
10	» »	581	232	71	» »
11	» »	401	66	86	» »
12	Дурнишник зобовидный	165	56	75	» »
13	» »	972	251	79	» »
14	» »	734	297	71	» »
15	Цикламена дурнишниковидная	917	217	81	» »
16	То же	800	218	78	» »
17	Подсолнечник однолетний	492	412	54	$p < 0.01$
18	То же	521	308	63	$p < 0.001$
19	Полынь горькая	371	289	56	$p < 0.01$
20	Клевер ползучий	307	246	56	То же
21	Морковь дикая	402	276	59	$p < 0.001$

Примечание. В контрольной чашке агар с водой.

Контактная хеморецепция амброзиевого листоеда оказалась несколько специфичнее дистантной (табл. 2). Голодные жуки явно собираются на чашках с настоем амброзии и некоторых родственных ей растений (опыты 1—16). Речь идет именно об аррестантном эффекте: жуки примерно одинаково часто заползают на контрольные и опытные чашки, но на опытных дольше задерживаются. По-видимому, специфические аррестанты содержатся в растениях трибы *Ambrosieae*. Слабое аррестантное действие других исследованных растений (опыты 17—21) можно объяснить реакцией листоедов на неспецифические вещества, как в случае дистантной хеморецепции.

Решающим этапом в выборе корма является пробное кусание. Реакцию пробного кусания у голодных жуков вызывали все использованные нами растения. Если растение не кормовое, жук некоторое время продолжает обследовать его щупиками, иногда повторяет пробное кусание, но питаться никогда не начинает. Эксперименты полностью подтвердили высказанное при обосновании интродукции мнение о весьма высокой специфичности амброзиевого полосатого листоеда (Ковалев, 1979, 1981). Кроме полнолистной амброзии *Z. suturalis* способен питаться и развиваться еще и на многолетней амброзии. Третий из проникших в СССР видов этого рода, трехраздельная амброзия, не поедается ни жуками, ни личинками. Такая узость кормовой специализации обычно обеспечивается содержанием в кормовых растениях высокоспецифичных фагостимуляторов; в данном случае ими, возможно, являются содержащиеся в амброзиях лактоны.

Интересной оказалась реакция *Z. suturalis* на циклахену (*Iva xanthifolia*) — растение, крайне близкое к амброзии и таксономически, и по химическому составу (в частности, по содержанию лактонов циклахена ближе к полнолистной амброзии, чем даже трехраздельная амброзия). Летом 1986 г. нами были обнаружены жуки, питающиеся листьями циклахены. Листоеды, по всей вероятности, мигрировали с расположенного рядом поля, вся амброзия на котором была ими уничтожена. Лабораторные опыты показали, что личинки и имаго *Z. suturalis* при возможности выбора явно предпочитают амброзию циклахене. При отсутствии выбора на циклахене смогло завершить развитие лишь около 3 % из пересаженных на нее личинок I возраста. Что же касается жуков, то ни одна из 20 самок, питавшихся циклахеной с момента отрождения из куколки, не смогла приступить к яйцекладке. Циклахена дурнишниковлистная, следовательно, малопригодна для развития и практически непригодна для размножения амброзиевого полосатого листоеда.

Итак, поиск и выбор корма у имаго амброзиевого полосатого листоеда происходят в три этапа, причем решающим является третий из них. Первый этап — поиск растения и восприятие его на расстоянии. Основную роль в этом процессе играет, по-видимому, дистантная хеморецепция. Растения воспринимаются на небольшом (не более нескольких сантиметров) расстоянии. Дистантные аттрактанты свойственны многим, в том числе и не кормовым, растениям. Вторым этапом выбора корма является контактная хеморецепция. Аррестантное действие амброзии и родственных ей растений заметно превышает эффект, оказываемый растениями, таксономически далекими от кормового. Вероятно, контактно воспринимаемые вещества специфичнее дистантно воспринимаемых. Химическая природа аррестантов пока не выяснена, но предварительные опыты показали, что аррестантным действием обладают нелетучие, хорошо растворимые в воде компоненты амброзии. Третьим этапом выбора корма является пробное кусание. Решающую роль в стимуляции начала питания играют, очевидно, весьма специфичные вещества (или комплекс веществ): питание растениями, непригодными для развития и размножения, наблюдается лишь как редкое исключение.

В заключение кажется целесообразным сравнить полученные нами результаты с данными, относящимися к хорошо изученному и подробно описанному в литературе объекту — колорадскому картофельному жуку, виду, таксономически и биологически близкому к амброзиевому полосатому листоеду. Обоняние у колорадского жука заметно сильнее, чем у амброзиевого листоеда (Wilde de, 1976; Visser, Wilde de, 1980), что можно связать с более развитой способностью к полету: ламинарные потоки воздуха, искусственно создаваемые в ольфактометрах для изучения реакции насекомых на запах, в природе могут наблюдаться в воздухе над растениями, но не в самом травостое. Однако и контактная хеморецепция оказывается весьма существенной при выборе корма колорадским жуком (Jermy, 1961; Hsiao, 1976; Visser, Nielsen, 1977; Минор, Васильева, 1981).

Интересно, что, несмотря на легко обнаруживаемую в экспериментах реакцию на запах кормового растения, основным способом поиска корма у имаго колорадского жука является случайное переползание (Jermy, 1958; Жемчужина, 1978). В сборнике «Колорадский картофельный жук» И. Ф. Миндер также пишет, что, несмотря на способность обнаруживать картофель по запаху с расстояния нескольких дециметров, голодные жуки при поиске корма влезают на каждое препятствие на их пути, тщательно исследуют его контактными хеморецепторами и в случае непригодности растения в пищу продолжают движение. Следовательно, колорадский жук применяет тот же способ поиска корма, что и амброзиевый листоед. Аналогичный вывод можно сделать и из результатов, полученных при изучении реакции имаго колорадского жука на антифиданты: в лабораторных экспериментах выявлено и дистантное (репеллентное), и контактное (детеррентное) действие, но в поле ведущее значение принадлежит детеррентному действию, а первоначальное распределение насекомых по обработанному антифидантом и контрольным растениям происходит случайным образом (Жемчужина, Зверева, 1983). Следует заметить, что и во многих других случаях поведенческие реакции, обнаруженные в лаборатории, не всегда проявляются в естественных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

- Дмитриев В. В., Тарасов Е. К. ЭАГ колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) на запах пищевого субстрата и некоторые другие запахи. Деп. в ВИНТИ 17.07.81, № 3595—81 деп. 8 с.
- Жемчужина А. А. Поведение колорадского жука при поиске корма в зависимости от продолжительности периода голодания // Бюл. ВНИИ защиты раст. 1978. № 43. С. 48—53.
- Жемчужина А. А., Зверева Е. Л. Механизм действия некоторых антифидантов насекомых и пути их дальнейшего изучения // С.-х. биология. 1983. № 2. С. 90—94.
- Ковалев О. В. Биологическая борьба с сорными растениями в СССР // Состояние интродукции и акклиматизации перспективных энтомофагов, акарифагов и фитофагов важнейших вредителей и сорняков в странах — членах ВПС/МОББ. Киев, 1979. С. 55—58.
- Ковалев О. В. Интродукция и акклиматизация фитофагов амброзий (*Ambrosia* L., *Asteraceae*) в СССР // Вопросы общей энтомологии. Л., 1981. С. 9—11.
- Ковалев О. В., Резник С. Я., Черкашин В. Н. Особенности методики применения листоедов рода *Zygogramma* Chevг. (Coleoptera, Chrysomelidae) в биологической борьбе с амброзиями (*Ambrosia artemisiifolia* L., *A. psilostachya* D. C.) // Энтотол. обозрение. 1983. Т. 62, № 2. С. 402—407.
- Колорадский картофельный жук. М., 1981. 377 с.
- Минор А. В., Васильева В. С. Роль химических стимулов в пищевом поведении колорадского картофельного жука // Поведение насекомых как основа для разработки мер борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Минск, 1981. С. 174—179.
- Hsiao T. H. Chemical and behavioral factors influencing food selection of *Leptinotarsa* beetle // Symp. Biol. Hung. 1976. Vol. 16. P. 95—99.
- Jermy T. Untersuchungen über Auffinden und Wahl der Nahrung beim Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // Entomol. exp. appl. 1958. Vol. 1. N 1. P. 197—208.
- Jermy T. On the nature of the oligophagy in *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) // Acta zool. Acad. sci. hung. 1961. Vol. 7, fasc. 1—2. P. 119—132.

- Visser J. H., Nielsen J. K. Specificity of the olfactory orientation of the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* // Entomol. exp. appl. 1977. Vol. 21, N 1. P. 14—22.
- Visser J. H., Wilde J. de. Host-plant selection in the Colorado potato beetle // Integrated control insect pests Netherlands. Wageningen, 1980. P. 143—146.
- Wilde J. de. The olfactory component in host-plant selection in the adult Colorado beetle // Symp. Biol. Hung. 1976. Vol. 16. P. 291—300.

S U M M A R Y

In natural and laboratory environment behavior of the ragweed leaf beetle during food searching and selection was studied. The main way of its moving is crawling over substrata, flying is rare. Distant chemoreception is weak, food plant is identified at a distance of 1—3 cm, many non-feeding plants have attractive effect. Contact chemoreception is more specific. The crucial stage of food selection is a food bite. In natural environment hungry beetles move more chaotically and make probing bites of all plants on the way. Beetles and larva are able to feed and develop on 2 species of the ragweed genus: *Ambrosia artemisiifolia* L. and *Ambrosia psilostachya*. *Iva xanthifolia* is eaten by the majority of individuals, but it is not suitable for development and breeding (females do not lay eggs).

**ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ
АМБРОЗИЕВОГО ПОЛОСАТОГО ЛИСТОЕДА
ZYGOGRAMMA SUTURALIS F.**

Е. Б. Виноградова, Т. П. Богданова

Сезонная цикличность — характерная черта развития насекомых умеренных широт, она включает чередование периодов роста, развития и размножения с периодами физиологического покоя. Известно, что размножение и формирование диапаузы — два жизненно важных для насекомых процесса, обеспечивающих их воспроизводство, синхронизацию развития с внешними условиями и успешное перенесение зимнего сезона. Согласно литературным данным, амброзиевый листоед *Zygogramma suturalis* зимует в состоянии имагинальной диапаузы. Однако особенности репродуктивной биологии и диапаузы листоеда даже на его родине в США пока остаются малоизученными (Piper, 1975).

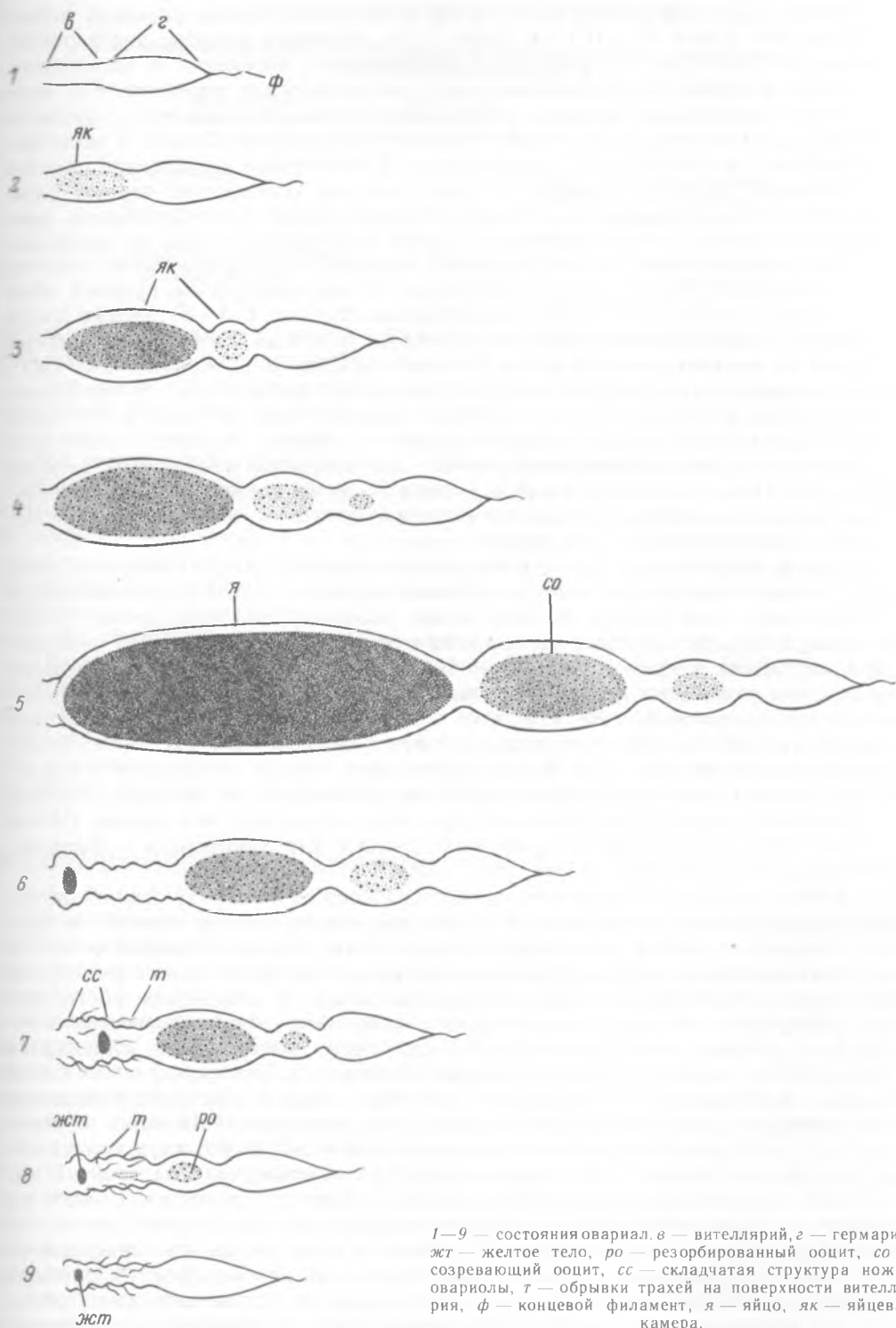
Целью настоящей работы было изучение особенностей сезонного развития листоеда: числа генераций, календарных сроков размножения, размеров плодovitости и сроков формирования и прекращения диапаузы у ставропольской популяции *Z. suturalis*. Для выработки критериев физиологического состояния самок было необходимо также исследование морфологических изменений, происходящих в яичниках и жировом теле в процессе полового созревания, репродукции и диапаузы.

Работа проведена в с. Шпаковское на стационаре ЗИН АН СССР в 1984—1986 гг. Жуки собирались на участках, где проводились многолетние учеты численности листоеда. Собранные жуки вскрывались немедленно или после содержания в лаборатории, где они содержались в стеклянных банках или в садках на букетах амброзии. Часть природных жуков рассаживалась попарно (самец и самка) в дрозophilные пробирки. Корм менялся через день, при этом подсчитывалось число отложенных яиц; эти жуки были условно названы «лабораторными». В лаборатории поддерживалось естественное освещение, окно круглосуточно держалось открытым. Средняя температура была в 1984 г. в 3-й декаде июля — 27 °С, в августе — 22.1, в 1-й декаде сентября — 21; в 1986 г. в мае — 19.2 °С, в июне — 24, июле — 25.8, августе — 26.6.

Физиологическое состояние жуков оценивалось при вскрытии в физиологическом растворе под бинокулярном МБС-1, при этом анализировалось состояние яичников и измерялись размеры яйцевых трубочек (окуляр×8, объектив×4), а также оценивалась степень развития жирового тела.

СОСТОЯНИЕ ЯИЧНИКОВ И ЖИРОВОГО ТЕЛА У РАЗМНОЖАЮЩИХСЯ И ДИАПАУЗИРУЮЩИХ ЖУКОВ

Было вскрыто и проанализировано около 150 «лабораторных» жуков. Среди них были активные (яйцекладущие) и диапаузирующие с самого начала имагинальной жизни или после некоторого периода репродуктивной активности. У амброзиевого полосатого листоеда парные яичники телотрофического типа расположены по сторонам кишечника. Каждый яичник состоит из 14—16 яйцевых трубочек, или овариол. Овариола включает терминальный филламент, гермарий, вителлярый и ножку; последняя впадает в латеральный яйцевод; два латеральных яйцевода объединяются в непарный медиальный, ведущий в половое отверстие. Изменения в овариолах, сопровождающие половое созревание, яйцекладку и переход от репродуктивной активности к диапаузе, показаны на рис. 1. Молодые самки с незатвердевшими покровами в возрасте 2—5 сут имеют абсолютно прозрачные, реже полу-



1—9 — состояния овариал. в — вителлярий, г — гермарий, жст — желтое тело, ро — резорбированный ооцит, со — созревающий ооцит, сс — складчатая структура ножки овариолы, т — обрывки трахей на поверхности вителлярия, ф — концевой филламент, я — яйцо, як — яйцевая камера.

Рис. 1. Полусхематическое изображение изменений овариал в процессе полового созревания, яйцекладки и репродуктивной диапаузы амброзиевого листоеда.

прозрачные овариолы длиной 0.3—0.4 мм; в овариоле хорошо выражен только гермарий, его длина 0.2—0.3 мм (рис. 1, 1). Молодые ооциты, дифференцирующиеся в гермарии из префолликулярной ткани, переходят в вителлярий, в яйцевых камерах которого происходит их дальнейшее развитие. По мере созревания ооцитов до яйца их размер постепенно увеличивается, достигая наконец 0.75 мм (рис. 1, 5), а цвет меняется от молочно-белого к молочно-желтоватому, желтоватому и оранжевому. Постепенное накопление желтка в цитоплазме ооцитов приводит к тому, что они совершенно теряют свою первоначальную прозрачность. Таким образом, размер, цвет и степень прозрачности ооцитов могут служить хорошими критериями стадий их развития.

У репродуцирующих самок крупный, набитый ярко-оранжевыми яйцами яичник заполняет большую часть брюшка. В овариоле кроме зрелого яйца обычно присутствуют 2—3 ооцита разного размера (рис. 1, 3—5); общая длина овариолы с созревающими ооцитами варьирует от 0.4 до 0.8 мм, а с ооцитами и яйцом составляет около 1.5 мм. После овуляции в проксимальной части овариолы появляется бледно- или ярко-оранжевое желтое тело. У некоторых самок каждая яйцевая трубочка содержит желтое тело, но чаще всего число желтых тел бывает меньше числа яйцевых трубочек. Однако у некоторых откладывающих яйца самок желтых тел при вскрытии обнаружить вообще не удается. После яйцекладки наблюдаются и другие характерные изменения: ножка овариолы приобретает характерную складчатость, а на вителлярии появляются многочисленные обрывки трахей.

У самок, диапаузирующих с начала имагинальной жизни, яичники очень мелкие, хорошо замаскированные лопастями жирового тела. Развитие яичников останавливается на ранних стадиях, когда овариолы еще прозрачные, редко полупрозрачные, без яйцевых камер, реже с одной слабо выраженной камерой; длина овариолы в среднем 0.4 мм. Наблюдаемая картина дает основание считать, что у исходно диапаузирующих самок развитие яичников задерживается преимущественно на стадиях, предшествующих отложению желтка в ооцитах, вероятно, даже до перехода ооцита в вителлярий. Судя по описанию, примерно такое же состояние гонад свойственно самкам колорадского картофельного жука *Leptinotarsa decemlineata* Say, формирующим диапаузу с начала имагинальной жизни в эксперименте при короткодневном освещении (Wilde de et al., 1959) и в природных условиях (данные для Закарпатья — Беляева, 1966).

У жуков, диапаузирующих после некоторого периода репродуктивной активности, яичники могут находиться в разном состоянии, которое зависит от времени, прошедшего после прекращения яйцекладки. При этом следует отметить значительные индивидуальные различия в скорости осуществления структурных изменений в яичниках в связи с переходом жуков в диапаузное состояние; даже отдельные яйцевые трубочки одного яичника могут несколько отличаться по своему виду. Через 10—15 сут после прекращения яйцекладки в большинстве случаев овариолы еще увеличены, их длина варьирует от 0.5 до 0.8 мм, в вителлярии имеется по 2—3 яйцевые камеры с резорбирующимися непрозрачными ооцитами молочно-белого или желтовато-молочного оттенка (рис. 1, 7). К 30-м суткам овариолы укорачиваются до 0.4—0.6 мм, а единственная камера становится слабо выраженной или исчезает совсем (рис. 1, 8). Спустя 40 сут овариолы сокращаются до 0.4—0.5 мм, т. е. примерно до того же размера, который наблюдается у исходно диапаузирующих особей (рис. 1, 9); вителлярий обычно без расширений, однако в нем иногда прослеживаются остатки резорбированных ооцитов в виде беловатых или желтоватых плотных комочков и «пробочек». Изредка у таких самок в одном или даже обоих яичниках встречается по одному застрявшему яйцу. Характерная особенность яичников жуков, диапаузирующих после яйцекладки, состоит в присутствии в основании их яйцевых трубочек желтых тел, им также свойственны склад-

Некоторые критерии для определения физиологического состояния самок амброзиевого листоеда

Физиологическое состояние самок	Количество овариол	Состояние жирового тела
Репродукция	2—6	Белое, зернистое; оранжевое, желтое (лопасти)
Диapaуза после репродукции	7—9	Оранжевое, реже желтое (лопасти)
Диapaуза с начала имагинальной жизни	1, редко 2	Бело, зернистое; оранжевое, желтое (лопасти)

чатое строение ножки яйцевой трубочки и наличие обрывков трахей на наружной поверхности вителлярия. Желтые тела сохраняются долго, до 10 месяцев.

При вскрытии жуков, помимо яичников, анализировалось состояние жирового тела. Жировое тело молодых, недавно отродившихся жуков, в возрасте 2—3 сут отличается белым цветом и мелкозернистой структурой; с возрастом оно желтеет и примерно к 15—25-м суткам становится ярко-желтым или оранжевым. К этому времени жировое тело состоит из крупных лопастей разнообразной формы. У жуков отмечены три стадии развития жирового тела: 1) жировое тело отсутствует или развито слабо, выстилая вентральную часть полости брюшка; 2) жировое тело развито больше и заполняет все промежутки между органами; 3) при максимальном развитии жировое тело не только заполняет все промежутки между органами, но и толстым слоем прикрывает их сверху. Все сказанное относится как к самкам, так и к самцам.

Проведенные наблюдения позволяют предложить экспресс-метод для определения физиологического состояния жуков природной популяции; он основан на совокупности признаков жирового тела и яичников (овариол), которые устанавливаются путем вскрытия под биноклем (табл. 1). Этот метод прошел успешную проверку при изучении сезонной динамики физиологического состояния природной популяции листоеда в с. Шпаковское в 1984—1986 гг.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ПЕРЕЗИМОВАВШЕЙ ГЕНЕРАЦИИ

Сроки полового созревания и динамика яйцекладки перезимовавших жуков (сбор 9 мая, индивидуальное содержание) прослежены в 1986 г: Средняя продолжительность их полового созревания с момента сбора составила 14,4 сут; к началу опыта, 10 мая, 22 % самок были яйцекладущими; начали яйцекладку в последующие сутки, с 1-х по 10-е — 33 %, с 21-х по 30-е — 13 %, у 9 % она задержалась до 30—80-х суток ($n=68$). Календарные сроки созревания, яйцекладки и отмирания жуков после зимовки показаны на рис. 2. 25 % перезимовавших самок погибли, не приступая к яйцекладке, в течение мая—первой половины июня. Начало яйцекладки оказалось растянутым вплоть до 20 июля. Это, вероятно, служит свидетельством того, что не все жуки реактивировались зимой, а завершили этот процесс значительно позже, после выхода из почвы и периода питания. Именно к этой категории можно отнести тех самок, которым для созревания понадобилось более, чем 30 сут. Доля яйцекладущих самок достигла 30—40 % в течение мая и продолжала держаться на этом уровне до 20 июля, а затем начала снижаться.

Заслуживает внимания интересное явление, наблюдавшееся в лабораторных условиях среди перезимовавших жуков в 1986 г.: около 19 % самок от общего числа яйцекладущих ($n=68$) прерывали яйцекладку в разные календарные сроки на период от 8-х до 51-х суток; динамика яйцекладки таких самок представле-

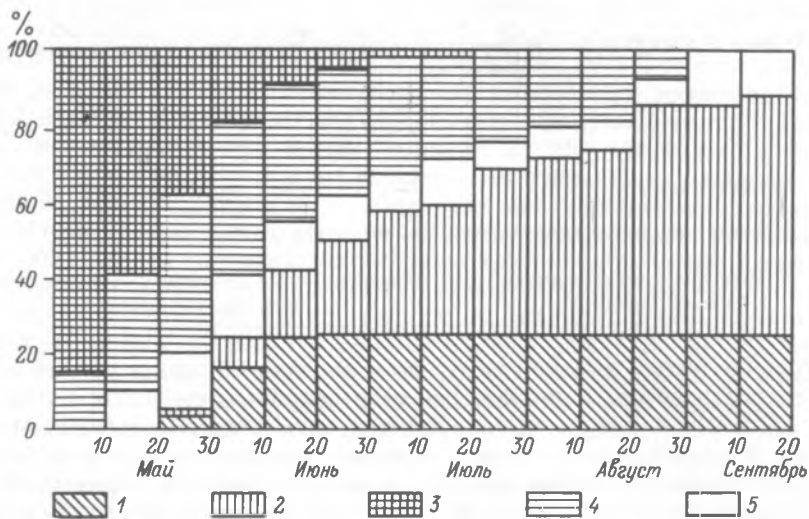


Рис. 2. Изменение физиологического состояния перезимовавших самок листоеда в 1986 г. в с. Шпаковское.

По горизонтали — сроки наблюдения, по вертикали — количество самок в разных физиологических состояниях. 1 — погибшие без яйцекладки, 2 — погибшие после яйцекладки, 3 — не начавшие яйцекладку, 4 — яйцекладущие, 5 — кончившие яйцекладку. Самки собраны в природе 9 мая 1986 г. Жуки содержались попарно в пробирках в лаборатории.

на на рис. 3. После возобновления яйцекладки часть жуков погибла, а другая перешла в состояние повторной осенне-зимней диапаузы.

После весенне-летнего периода яйцекладки большинство перезимовавших жуков погибло: в мае—1-й декаде июня доля их была еще мала (2—10%), затем она заметно увеличилась, достигнув к концу августа 60%. Однако не все прекратившие яйцекладку самки погибли: примерно у 14% самок сформировалась повторная осенне-зимняя диапауза.

Уже отмечавшаяся категория самок, прекративших яйцекладку, регулярно встречалась и в природных сборах жуков, пойманных в разное время на разных участках (табл. 2). Вскрытие природных жуков в день сбора или спустя разные сроки содержания их в лаборатории или в близких к природным условиях подтвердило широкое распространение этого процесса и позволило проследить его динамику. В зависимости от состояния овариол вскрытые самки делились условно на две группы — кончившие яйцекладку недавно (примерно 5—10 сут) и давно (более 10 сут). В сборах от 9 и 13 мая

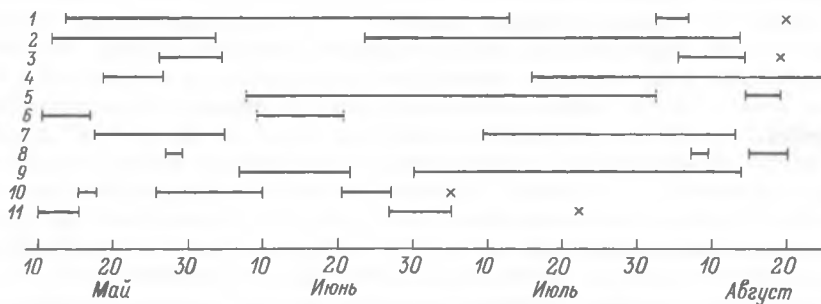


Рис. 3. Яйцекладка и весенне-летняя диапауза у перезимовавших самок амброзиевого листоеда в 1986 г.

По горизонтали — сроки наблюдения, по вертикали — отдельные самки (1—11). Сплошная линия — период яйцекладки, пробелы — состояние диапаузы. Крестики — время гибели самок.

Таблица 2

Характеристика физиологического состояния самок перезимовавшей генерации, собранных весной и летом 1986 г. в с. Шпаковское

№ п/п	Дата и место сбора	Дата вскрытия и условия содержания	Интервал, сутки	Число самок	Категории самок, %					Стадии жирового тела, % самок		
					диапаузирующие	созревающие	яйцекладущие	кончили яйцекладку		I	II	III
								недавно	давно			
1	Ороситель 1, 9 мая	9 мая	0	24	0	37	46	17	0	46	42	12
2	» »	27 мая, природные	18	27	22	0	22	45	11	30	48	22
3	» »	5 июня, природные	27	23	4	30	30	8	26	43	26	31
4	Там же, 13 мая	13 мая	0	30	7	20	66	7	0	57	33	10
5	» »	3 июня, природные	21	26	23	19	35	8	15	54	35	11
6	» »	5 июня, лаборатория	23	18	22	16	28	17	17	39	28	33
7	Там же, 16 мая	30 мая, природные	14	20	15	5	25	40	15	35	15	50
8	Там же, 25 мая	26 мая, лаборатория	1	18	15	32	12	41		29	56	15
9	Ороситель 2, 30 мая	31 мая	1	36	11	33	3	30	23	33	53	14
10	Дорога между полями 1 и 2, 1 июля	2 июня	1	34	5	9	0	47	39	20	62	18
11	Дорога на с. Изобильное, 4 июня	4 июня	0	32	0	15	19	47	19	63	31	6
12	СНИИСХ, 14 июня	18 июня	4	28	10	0	28	41	21	36	25	39
13	Поле эспарцета, 14 июня	18 июня, лаборатория	4	31	23	6	16	36	19	55	10	35
14	Около поля эспарцета, 14 июня	18 июня	4	30	7	10	36	40	2	77	17	6

Таблица 3

**Продолжительность яйцекладки и плодовитость амброзиевого листоеда
(по результатам лабораторных опытов)**

Дата сбора	Число самок		Средний период яйцекладки, сутки	Среднее число яиц, отложенных самкой за сутки	Общее количество яиц
	диапаузирующих	яйцекладущих			
Жуки I генерации, 1984 г.					
5 июля	12(33 %)	24	28.3±3 (4—50)	7.7±0.8 (2—35)	270±41 (13—360)
Перезимовавшие жуки, 1985 г.					
6 мая		38	48.4±4.4 (9—113)	8.2±0.5 (2—13)	427.9±51 (11—1062)
Жуки I генерации, 1985 г.					
3 июля	33(40 %)	50	20.4±1.7 (2—51)	7.2±0.5 (1—13)	169.6±19.3 (5—510)
Перезимовавшие жуки, 1986 г.					
9 мая		70	38.7±3.3 (1—98)	7.38±0.3 (2—15)	309.7±31 (9—1025)
Жуки I генерации, 1986 г.					
27 июля	14(16 %)	73	15.3±1.2	9.6±0.5	169.5±15.4

Таблица 4

**Сезонное изменение физиологического состояния самок амброзиевого листоеда I генерации
на основном участке в с. Шаповское в 1984 г.**

№ п/п	Дата сбора	Характер наблюдений и дата вскрытия	Число самок	Распределение по группам, %			Распределение по стадиям развития жирового тела, %			
				исходно диапау- зирующие	диапаузн- рующие после ре- продукции	репродуцирующие		I	II	III
						с яйцами	созре- вающие			
1	5 07	Виз.	37	27	—	73	—	—	—	—
2	8 07	24—31 07	56	32	25	30	13	52	42	6
3	18 07,1	1 08	19	68	11	0	21	43	47	10
4	18 07,2	1 08	18	50	17	22	11	50	50	0
			37 *	59	14	11	16	46	49	5
5	18 07,1	Виз.	46	46	—	54	—	—	—	—
6	18 07,2	Виз.	45	52	—	48	—	—	—	—
			91 *	48	—	52	—	—	—	—
7	29 07,1	29 07	19	89	0	0	11	32	58	10
8	31 07,2	31 07	25	12	0	84	4	80	20	0
			44 *	45	0	48	7	60	36	4
9	9 08,1	13 08	28	79	7	7	7	11	36	53
10	9 08,2	13 08	31	19	32	26	23	45	48	7
			59 *	47	20	17	16	29	42	29
11	26 08—11 09	19 09	58	84	16	0	0	18	22	60
12	24 07	Виз.	41	86	0	14	0	—	—	—

Примечание. Виз. — визуальное наблюдение. I — зона 1, место массового отрождения и питания жуков; 2 — зона 2, место массовой яйцекладки жуков. В остальных случаях материал по зонам не дифференцирован. № 16 — жуки с незатвердевшими покровами собраны на выгоне. * — суммарные данные по первой и второй зонам.

количество их еще мало — 7—17 % (табл. 2, № 1, 4); однако процесс прекращения яйцекладки среди этих жуков прогрессировал к концу мая—началу июня — 23—56 % (табл. 2, № 2, 3, 5, 6). В сборах жуков из разных мест, сделанных во второй половине мая—первой половине июня (табл. 2, № 7—14), эта категория самок занимала существенное место: суммарное количество самок, кончивших яйцекладку в это время, варьировала от 41 до 86 %. Наибольший интерес представляют самки, кончившие яйцекладку давно: в отдельных сборах число их колебалось от 15 до 39 %. Их овариолы находились в таком состоянии, которое характерно для особей, диапаузирующих после репродукции. Анализ их жировых запасов показал, что 37 % самок имели I стадию, 37 % — II и 26 % — III стадию развития жирового тела. Таким образом, совокупность двух критериев — состояния яичников и жирового тела — позволяет считать, что к концу мая—июню 1986 г. определенная часть перезимовавших жуков перешла в состояние летней диапаузы, наступившей после некоторого периода яйцекладки. Причины этого явления пока остаются неясными.

Из других особенностей перезимовавших жуков следует отметить значительное развитие у них жирового тела. Суммарная доля самок с II и III стадией жирового тела варьировала в сборах из разных мест и в разные сроки от 23 до 80 %, но преимущественно составляла около 50 % и более (табл. 4). Это могло быть следствием неполного расходования жировых запасов во время зимовки жуков или результатом накопления их в процессе весенне-летнего питания в случае отсутствия яйцекладки. Первое объяснение кажется более вероятным и согласуется с наблюдениями за зимующими жуками в лабораторных условиях.

Что касается количественной характеристики репродуктивных способностей перезимовавшей генерации, то в 1986 г. ежесуточная плодовитость самки составляла 7.33 ± 0.3 яйца, продолжительность яйцекладки 38.7 ± 3.3 сут, а общее число отложенных после зимовки самкой яиц 309.7 ± 31 (табл. 3).

ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ЖУКОВ I ЛЕТНЕЙ ГЕНЕРАЦИИ

В условиях Ставропольского края первые жуки I летней генерации появляются во второй половине июня, тогда как массовое отрождение приурочено к июлю. Наблюдение за их физиологическим состоянием проведено в 1984—1986 гг. (Виноградова, 1988). В качестве типичного примера в табл. 4 представлены данные о сезонном изменении физиологического состояния самок листоеда, собранных на основном участке в 1984 г. Динамика созревания, яйцекладки и перехода самок в состояние осенне-зимней диапаузы в условиях лаборатории показана на рис. 4. Данные о плодовитости и продолжительности яйцекладки индивидуально содержавшихся самок за все три года приведены в табл. 3.

У амброзиевого листоеда оказалась сильно выраженной склонность к моноциклическому развитию. В 1984 г. в I летней генерации уже 27—32 % самок, отродившихся в конце июня, формируют диапаузу с самого начала имагинальной жизни (табл. 4, № 1, 2). Среди жуков, собранных на основном участке 18 июля, согласно результатам вскрытия, в среднем диапаузирует 59 % самок, а в соответствии с визуальными наблюдениями за индивидуально содержавшимися жуками — 48 % (табл. 4, № 5 и 8). Такая же доля исходно диапаузирующих самок сохранялась среди жуков, собранных в конце июля—начале августа. Среди жуков более поздних сборов, в конце августа—начале сентября, диапаузировала уже основная часть — 84 % (табл. 4, № 11). Этот сбор, вероятно, представлял смешанную популяцию из жуков I и II генерации. Есть все основания считать, что вся II генерация состоит исключительно из жуков, диапаузирующих с начала имагинальной жизни. Тот факт, что

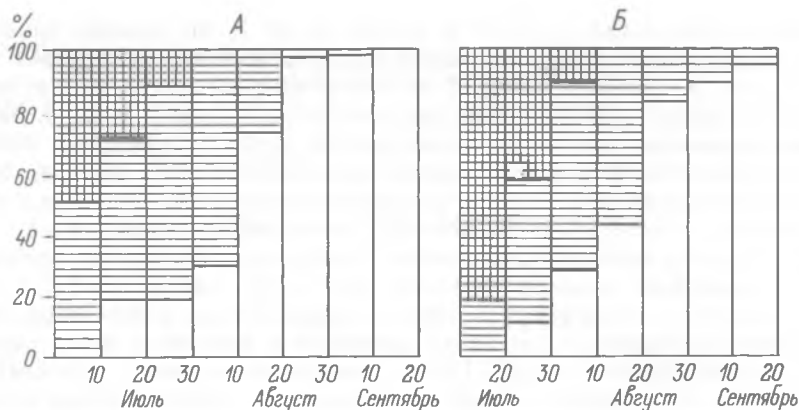


Рис. 4. Изменение физиологического состояния самок листоеда I летней генерации в 1984 г. Обозначения как на рис. 2. А — 24 самки собраны в природе 5 июля, Б — 38 самок собраны 18 июля. Жуки находились в лаборатории.

во многих случаях диапауза наступает в самое благоприятное для размножения время, позволяет считать, что у какой-то части популяции тенденция к моноциклизму наследственно закреплена и не контролируется внешними условиями.

Среди жуков, собранных 5 и 18 июля, к размножению в год отрождения приступили соответственно 41 и 52 % самок. Календарные сроки полового созревания, яйцекладки и ее прекращения у этих двух групп жуков в лабораторных условиях довольно близки (рис. 4, А и Б). Хотя сроки начала яйцекладки несколько варьировали, к концу июля большинство самок уже реализовало свои репродуктивные способности (88 и 55 % соответственно). Тот факт, что некоторая часть особей, до 15—20 %, приступила к яйцекладке только в августе, т. е. спустя месяц и более после отрождения из куколок, свидетельствует о задержке их полового созревания, которую можно рассматривать как летнюю диапаузу, или эстивацию. Одновременно с разворачивающимся процессом яйцекладки небольшая часть самок, до 10—15 %, уже со второй половины июля прекращает яйцекладку вследствие перехода в осенне-зимнюю диапаузу. Доля самок, перешедших из активного в диапаузное состояние, увеличилась к середине августа до 40—75 %, и к 1-й декаде сентября все самки уже диапаузировали.

Очень близкая картина сезонного изменения физиологического состояния жуков получилась в результате вскрытия природных жуков. Из жуков, собранных 8 июля, содержавшихся на улице и вскрытых в конце июля, 68 % размножались; однако в течение июля 25 % самок прекратили яйцекладку в связи с наступлением диапаузы (табл. 4, № 2). Из жуков, собранных 18 июля, к концу июля 59 % самок диапаузировали с начала жизни, и еще у 14 % диапауза наступила после периода репродукции (табл. 4, № 5). Среди жуков более поздних сборов также присутствовала определенная часть, в среднем 20 %, диапаузивавших после яйцекладки. Таким образом, зимующий запас листоеда формируется за счет особей I и II генераций, при этом из I генерации на зимовку идут как исходно диапаузирующие, так и особи, перешедшие к диапаузе после некоторого периода репродукции.

Сборы жуков на основном участке проводились дифференцированно, в двух местах: в зоне их массового отрождения, где они активно питались (зона 1), и в зоне с менее поврежденной амброзией, куда они мигрировали для яйцекладки (зона 2). В результате вскрытий удалось установить физиологическое состояние немигрирующей и мигрирующей фракций листоеда. К середине июля в обеих зонах доля исходно диапаузирующих особей была примерно

Т а б л и ц а 5

Степень развития жирового тела у самок листоеда, содержащихся в пробирках в лаборатории (по результатам вскрытия 20 сентября 1986 г.)

Характеристика жуков	Число самок	Распределения жуков в зависимости от стадии развития жирового тела, %		
		I	II	III
I генерация:				
диапаузирующие с начала имагинальной жизни,	25	4	32	64
диапаузирующие после периода репродукции (яйцекладка кончилась в августе)	29	0	31	69
Перезимовавшая генерация (яйцекладка кончилась в августе)	21	28	38	34

равна: 68 и 50 %, 46 и 52 % соответственно (табл. 4, № 3, 4, 6, 7). Однако уже с конца июля в зоне I начали преобладать диапаузирующие жуки вследствие перемещения недиапаузирующих в зону 2 (табл. 4, № 9, 10, 12, 13). Таким образом, высказанное ранее мнение о том, что мигрируют преимущественно яйцекладущие жуки (Ковалев, Медведев, 1983), нашло новое фактическое подтверждение.

Результаты вскрытия природных жуков дали возможность проследить не только сроки торможения репродуктивной активности, но и формирования жировых запасов, необходимых для благополучной зимовки. Во второй половине июля доля самок на I, начальной, стадии ожирения варьировала в пределах 46—60 %, на II — 36—49 %, и только единичные особи имели максимально развитое жировое тело. К концу августа—началу сентября положение резко изменилось, и уже 60 % самок имели максимальную степень ожирения, характерную для типичной диапаузы (табл. 4, № 11).

Как показали вскрытия индивидуально содержащихся жуков I генерации 1986 г., обе фракции самок — диапаузирующие как с начала имагинальной жизни, так и после репродукции, оказались одинаково хорошо подготовленными к зимовке: 64—69 % особей имели III стадию ожирения, а остальные — II (табл. 5).

Репродуктивный потенциал I летней генерации 1984 г. характеризовался следующими показателями: жуки, собранные в природе 5 июля, откладывали в среднем 28.3 ± 3 сут, по 7.7 ± 0.8 яиц в сутки; общая яйцепродукция самки составляла 270 ± 41 яйцо (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Вскрытия, проведенные в процессе наблюдений за созревающими, размножающимися и диапаузирующими самками листоеда, позволили изучить функциональные изменения яичников у каждой группы особей. У самок, диапаузирующих сразу после отрождения из куколок, развитие яичников останавливается на самых ранних стадиях, до начала вителлогенеза: овариолы мелкие (0.4 мм), прозрачные, реже полупрозрачные; вителлярый обычно без яйцевых камер, иногда с одной слабо выраженной камерой. У жуков, диапаузирующих после репродукции, состояние яичников различается в зависимости от времени, прошедшего после яйцекладки. У них могут наблюдаться все стадии резорбции ооцитов, а после завершения этого процесса, через

25—40 сут, овариолы сокращаются примерно до того размера, который имеют исходно диапаузирующие жуки. Яичники диапаузирующих после репродукции жуков отличаются складчатой структурой ножки овариолы, присутствием множественных обрывков трахей на поверхности вителлярия и желтых тел в основании овариолы; последние сохраняются до 10—12 месяцев. Описанные для *Z. suturalis* различные состояния овариол (рис. 1) в общем напоминают картину развития яичников у другого вида амброзиевого листоеда *Z. exclamionis* (Gerber et al., 1979). На основании состояния овариол и жирового тела предложен метод для определения физиологического состояния самок природных популяций. Метод прошел успешную проверку во время изучения сезонного хода основных явлений в жизни природной популяции в Ставрополье. С его помощью установлены календарные сроки наступления и прекращения разных форм репродуктивной диапаузы, а также проанализирован состав зимующей популяции.

В результате проведенных в 1984—1986 гг. лабораторных и полевых наблюдений выявлены основные закономерности сезонного развития листоеда — сроки размножения и формирования диапаузы и число генераций. В Ставрополье жук может развиваться в двух генерациях: I летняя генерация отрождается во второй половине июня—июле; значительно менее многочисленная II генерация отрождается в конце августа—начале сентября; последнюю составляют исключительно диапаузирующие особи. В I генерации в год отрождения к размножению приступает только около половины самок: 41 % в 1984 г. и 60 % — в 1985 г. Согласно лабораторным опытам, их средняя ежесуточная плодовитость варьировала незначительно — от 7.2 до 7.7 яйца в сутки. Гораздо сильнее изменялись два других показателя, характеризующих репродуктивный потенциал вида: средняя продолжительность яйцекладки варьировала от 11.6 до 28.3 сут, а общее число отложенных яиц от 100 до 270 яиц на самку. Такие различия наблюдались между жуками одной генерации, но разных сроков отрождения, и между одинаковыми генерациями двух лет (Виноградова, 1988). У жуков этой генерации очень выражена склонность к моноциклическому развитию; около половины самок с начала имагинальной жизни, т. е. с июня—июля, находилась в состоянии диапаузы. Тот факт, что эта диапауза формировалась у части особей в самое благоприятное для развития время, дает основание считать, что она наступала независимо от внешних условий. В I генерации имела место и летняя диапауза, которая проявлялась в задержке полового созревания на месяц и более, в результате чего жуки начинали яйцекладку только в августе; в 1984 г. такие самки составляли 15—20 %, а в 1985 г. — до 30 %. После некоторого периода репродуктивной активности в августе—начале сентября под влиянием осеннего сокращения длины дня и понижения температуры у жуков наступала осенне-зимняя диапауза. Эти же факторы индуцировали факультативную диапаузу и у части наиболее поздно отродившихся жуков I генерации и у всех — II; эта диапауза формировалась с самого начала имагинальной жизни.

Таким образом, зимующая популяция листоеда включала жуков I и II генераций, диапаузовавших с начала имагинальной жизни, и жуков I генерации, перешедших в состояние диапаузы после репродукции. Есть все основания полагать, что главная роль в формировании зимующего запаса принадлежит жукам I генерации. Как показали вскрытия, обе категории жуков, диапаузирующих с начала имагинальной жизни и после репродукции, успешно заканчивали подготовку к зимовке к первой половине сентября, к этому времени их жировое тело достигало II и III стадии развития.

На следующий год, в конце апреля—начале мая, после зимовки в почве листоед выходит на поверхность и приступает к питанию проростками амброзии. Перезимовавшим самкам свойственна значительная индивидуальная изменчивость сроков созревания яичников и начала яйцекладки, что хорошо про-

слеживалось в лаборатории на фоне оптимальных температур. Яйцекладка одних самок начиналась уже в конце апреля, тогда как у других задерживалась до 2-й декады июля. Согласно наблюдениям за динамикой численности яиц на опытных участках в 1983 г., пик яйцекладки перезимовавшей генерации приурочен ко второй половине мая (Резник, 1985). В соответствии с нашими данными, бóльшая часть репродуктивного потенциала листоеда реализуется после его зимовки. Средняя ежесуточная яйцепродукция перезимовавших самок составляла в 1984 г. 13.9 (по неопубликованным данным С. Я. Резника) ($n=9$), в 1985 г. — 8.2 и в 1986 г. — 7.3 яйца в сутки. Средняя продолжительность периода яйцекладки была соответственно 76.9, 48.4 и 38.7 сут, а общее число отложенных самкой яиц — 1066, 427.9 и 309.7. Данные о плодовитости ставропольской популяции листоеда согласуются с тем, что известно для этого вида на его родине, в Северной Америке. Так, по лабораторным наблюдениям Пайпера, в штате Огайо, США, ежесуточная плодовитость самки была равна 13 (0—37) яиц, период яйцекладки — 33 (22—42) сут, а общая плодовитость самки — 165 (145—563) яиц (Piper, 1975).

Основная часть самок перезимовавшей популяции после завершения яйцекладки погибает. В 1985 и 1986 гг. доля погибших самок нарастала от 2—4 % в мае до 35—40 % в июле и до 65—75 % в сентябре (Виноградова, 1988). Однако некоторые особи были способны переходить в состояние повторной осенне-зимней диапаузы: в 1984 г. они составили 11 % (по данным С. Я. Резника), в 1985 г. — 10.7 % и в 1986 — 12 %. Определенная часть перезимовавших самок вообще не откладывала яиц и погибла в период с 20 мая до 20 июня; такие самки составили в 1985 г. 23 % и в 1986 г. — 25 %.

Проведенные исследования обнаружили у амброзиевого листоеда большую склонность к репродуктивной диапаузе, что ранее в литературе не отмечалось. Диапауза проявляется в разнообразных формах и имеет место практически в течение всего года, включая и летний сезон. Именно с этим обстоятельством связаны большая изменчивость периода яйцекладки и плодовитость жуков, которая отмечалась в пределах одной генерации, разных генераций одного года и идентичных генераций разных лет. Наряду с осенне-зимней диапаузой амброзиевый листоед имеет и летнюю диапаузу. Согласно литературным данным, летняя диапауза наиболее часто встречается именно на имгинальной стадии жесткокрылых (Masaki, 1980). Для листоеда в первую очередь надо назвать облигатную летне-зимнюю диапаузу, наступающую в июне—июле и продолжающуюся фактически до весны следующего года. Она отличается не только продолжительностью, но и большой прочностью; эта форма диапаузы имеет большое адаптивное значение, обеспечивая заблаговременное формирование зимующего запаса и воспроизводство популяции на следующий год. Это обстоятельство особенно важно в условиях Ставрополя, где II генерация листоеда в значительной степени уничтожается хищниками. Скорее всего, причины наступления этой диапаузы имеют эндогенный характер.

У небольшой части перезимовавших самок репродуктивная диапауза сохраняется вплоть до июля, свидетельствуя о том, что процессы реактивации не успевают завершиться в осенне-зимний период и продолжают в весенне-летний. Эти наблюдения в сочетании с результатами специальных экспериментов по фототермической реактивации зимующих самок (Виноградова, 1988) позволяют предполагать, что эндогенные элементы играют большое значение и в процессах прекращения диапаузы листоеда.

В 1986 г. у значительной части перезимовавших самок наблюдалась весенняя и летняя диапауза в виде более или менее длительных перерывов в яйцекладке, продолжавшихся от 10 сут до двух месяцев. Это привело к снижению общей продолжительности яйцекладки и общего количества отложенных яиц, в результате чего в природе в мае не было обычного пика яйцекладки.

Хотя причины наступления диапаузы в это время пока не нашли объяснения, сам этот факт очень интересен и свидетельствует о большой изменчивости и пластичности стратегии сезонного развития листоеда.

Наконец, у некоторой части самок I генерации (15—30 %) летняя диапауза формируется сразу после отрождения из куколки, отодвигая начало и сокращая длительность репродуктивной активности.

Как уже указывалось ранее, факультативная осенне-зимняя диапауза индуцируется внешними факторами в поздне-летний период с начала имагинальной жизни жуков или после репродукции. Отмечены единичные случаи (около 10 %) формирования повторной диапаузы у перезимовавших самок, однако успешное перенесение второй зимовки такими особями кажется маловероятным.

В целом лабораторно-полевое исследование амброзиевого листоеда в Ставропольском крае показало большую пластичность стратегии его сезонного развития. Разнообразие проявлений имагинальной диапаузы, большая длительность и устойчивость основных форм диапаузы обеспечивают листоеду надежное приспособление как к продолжительным и регулярным, сезонным, так и к кратковременным ухудшениям условий существования. Полученные данные не только объясняют причины его быстрой и успешной акклиматизации в новых местах, но и служат хорошей экологической предпосылкой для дальнейшего расширения его ареала в будущем путем естественного или искусственного расселения.

В особенностях сезонного развития амброзиевого листоеда много общего с колорадским жуком *Leptinotarsa decemlineata* Say. Их объединяет прежде всего выраженная склонность к моноциклическому развитию, на которую указывали многие исследователи (Горышин, 1959; Wilde de et al., 1959; Арапова, Заславский, 1980; Горышин и др., 1985, 1986). Например, в популяции колорадского жука из лесостепной зоны СССР в эксперименте при условиях длинного дня и температуры 25 °C диапаузирует 40—50 % самок, а в полевых опытах среди наиболее рано отродившихся жуков I генерации у большей части также формируется диапауза. Амброзиевого листоеда и колорадского жука сближает также разнообразие форм имагинальной диапаузы, различающихся продолжительностью, календарными сроками и биологическим значением. Ушатинская (1981) у колорадского жука отмечает шесть категорий физиологического покоя; у амброзиевого листоеда обнаружено тоже шесть форм репродуктивной диапаузы. Правда, названные виды листоедов несколько различаются по конкретным проявлениям каждой из них.

ЛИТЕРАТУРА

- Арапова Л. И., Заславский В. А. Фотопериодические реакции двух популяций колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* // Зоол. журн. 1980. Т. 59, № 7. С. 1033—1039.
- Беляева Т. Г. Эндокринные железы колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) и их роль в половом созревании и имагинальной диапаузе // Экология и физиология диапаузы колорадского жука. М., 1966. С. 245—263.
- Виноградова Е. Б. Особенности репродукции и формы имагинальной диапаузы у полосатого амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. в Ставрополье // Энтомол. обозрение. 1988. Т. 67, вып. 3. С. 468—478.
- Горышин Н. И. Фотопериодическая реакция колорадского жука // Труды по изучению колорадского жука и разработке мер борьбы с ним. М., 1959. С. 278.
- Горышин Н. И., Волкович Т. А., Саулич А. Х., Шахова Н. Н. Экспериментальный анализ сезонного развития колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в лесостепной зоне. 1. Особенности фотопериодической реакции // Зоол. журн. 1985. Т. 64, № 9. С. 1249—1358.
- Горышин Н. И., Волкович Т. А., Саулич А. Х., Шахова Н. Н. Экспериментальный анализ сезонного развития колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) в лесостепной зоне. 2. Полевые опыты и фенологические наблюдения // Зоол. журн. 1986. Т. 65, № 4. С. 528—539.
- Ковалев О. В., Медведев Л. Н. Теоретические основы интродукции амброзиевых листо-

- едов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в СССР для биологической борьбы с амброзией // Энтомол. обозрение. 1983. Т. 62, вып. 1. С. 17—32.
- Резник С. Я. Факторы, определяющие избирательность при яйцекладке амброзиевого полосатого листоеда (*Zygogramma suturalis*) // Зоол. журн. 1985. Т. 64, № 2. С. 234—244.
- Ушатинская Р. С. Состояние активной жизнедеятельности и физиологического покоя колорадского жука, их место и роль в жизненном потенциале вида // Колорадский картофельный жук, *Leptinotarsa decemlineata*. М., 1981. С. 202—250.
- Gerber G., Neil G., Westdal P. The reproductive cycles of the sunflower beetle *Zygogramma exclamationis* (Coleoptera, Chrysomelidae) in Manitoba // Canad. J. Zool. 1979. Vol. 57. P. 1934—1943.
- Masaki S. Summer diapause // Annu. Rev. Entomol. 1980. Vol. 25. P. 1—25.
- Piper G. L. The biology and immature stages of *Zygogramma suturalis* (Fabricius) (Coleoptera, Chrysomelidae) // Ohio J. Sci. 1975. Vol. 1. P. 19—24.
- Wilde J. de, Duinijer C. S., Mook L. Physiology of diapause in the adult Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // J. Insect Physiol. 1959. Vol. 3. P. 75—85.

S U M M A R Y

In 1984—1986 laboratory and field study of seasonal development characteristics of the ragweed beetle in Stavropol area has been made. Basing on the fat body condition and functional changes in female's ovaries during the diapause, maturation and after the oviposition, a method of determination of physiological state of the natural beetle population has been worked out. Mainly the beetle has two generations at this place. The main component of the hibernating population is the first generation. Nearly 80 % of the overwintering individuals and 50 % of those of the first generation start breeding. In different years average daily fertility varies from 7.2 to 13.9 eggs per female. Average oviposition period varies from 11.6 to 76.9 days and all fertility varies from 100 to 1066 eggs depending on the generation and the terms of emergence. Such variability occurs because of the high beetle's tendency to the reproductive diapause. The beetle has the diversity of the diapause: the spring, summer, summer—winter and winter ones. The female can diapause before, during and after the oviposition. A few females have repeated diapause. High plasticity of the seasonal development strategy of the beetle is one of the reasons of its successful acclimatization and is also a good ecological precondition for further natural or artificial settling.

ВЛИЯНИЕ АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА НА АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ АМБРОЗИИ ПОЛЫННОЛИСТНОЙ

В. Я. Марьюшкина, О. В. Ковалев

Амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia* L., сем. Asteraceae Juss.) — заносный карантинный сорняк, распространенный преимущественно в южных областях СССР, где наносит значительный ущерб сельскому хозяйству и здоровью людей (Протопопова, 1973; Адо, 1978). Для подавления сорняка разработаны агротехнические и химические меры борьбы (Васильев, 1970; Стрелков, Новинский, 1973; Бенков и др., 1977; Коляда, Марьюшкина, 1982), однако применение их не дало желаемого эффекта — снижения засоренности до хозяйственно неощутимых пределов. Причина этого — отсутствие естественных врагов сорняка, которые регулировали бы его численность. Поэтому для биологического подавления амброзии полыннолистной в 1978 г. в СССР был интродуцирован амброзиевый полосатый листоед (*Zygogramma suturalis* F., Coleoptera, Chrysomelidae) (Ковалев, 1981). В результате наблюдений было отмечено, что, уничтожая заросли амброзии, листоед тем самым ускоряет демультипликативный процесс на бросовых землях (Ковалев, 1986). Механизм этого процесса не совсем ясен. Можно лишь предположить, что с одной стороны, при уничтожении жуком амброзии полыннолистной освобождаются экологические ниши, которые немедленно заполняются другими видами. С другой стороны, возможно, что экзометаболиты амброзии прямо или косвенно (через микроорганизмы почвы) ингибируют другие виды. При уничтожении сорняка амброзиевым листоедом количество физиологически активных веществ во внешней среде снижается, что может оказывать стимулирующее действие на другие виды растений (Марьюшкина, 1982, 1983). Кроме того, имеются данные, что экскременты насекомых, богатые витаминами, играют роль катализатора биохимических процессов в почве и оказывают влияние на прорастание семян ряда видов растений (Мордкович, 1982). Вполне допустимо, что выделения амброзиевого листоеда также могут оказывать стимулирующее влияние на прорастание и рост видов растений, которые являются представителями более поздних стадий сукцессионного процесса.

Однако для проверки наших предположений необходимо прежде исследовать, изменяется ли аллелопатическая активность амброзии полыннолистной при повреждении ее амброзиевым полосатым листоедом. Аллелопатическую активность амброзии полыннолистной и почвы из-под нее исследовали в биотестах на кресс-салате по Гродзинскому (1965), почвы — на пшенице по модифицированному методу Нейбауэра—Шнейдера (Гродзинский, Гродзинский, 1973).

В результате исследований установлено, что в целом аллелопатическая активность надземной части амброзии полыннолистной довольно высокая. Корни обладают слабым ингибирующим эффектом или даже стимулируют пророст корней кресс-салата (табл. 1). В динамике наблюдается повышение аллелопатической активности надземной части сорняка в течение вегетационного периода, что вполне согласуется с полученными ранее данными (Марьюшкина, 1982). При повреждении жуком резко повышается аллелопатическая активность растения. С увеличением степени поврежденности она снижается и особенно резко у совсем ослабленных растений с баллом поврежденности 5. Подобное явление было отмечено и на листьях древесных растений (Скворцов, 1964). Объясняется оно тем, что усиливается доступ кислорода в поврежденные ткани, в результате чего активизируются окислительные ферменты. Растение усиленно продуцирует и выделяет фитонциды в количестве и составе, не свойственном неповрежденному растению. Таким образом растение защищает себя от нападения вредителей. Однако при увеличении степени поврежденности расте-

Динамика аллелопатической активности амброзии полыннолистной различной степени поврежденности, в % к контролю (кресс-салат, 1 : 10)

Дата анализа	Контроль — вода (К)	Поврежденность (в баллах)						Достоверно различающиеся пары
		0	1	2	3	4	5	
25 V	100	73	47	33	33	40	40	К—0, К—1, К—2, К—3, К—4, К—5, 0—1, 0—2, 0—3, 0—5, 0—4, 1—2
17 VII	100	$\frac{37}{95}$	$\frac{11}{105}$	$\frac{26}{90}$	$\frac{26}{105}$	$\frac{26}{95}$	$\frac{32}{100}$	Все, кроме 2—3, 2—4, 3—4
29 IX	100	—	$\frac{0}{133}$	$\frac{8}{167}$	$\frac{17}{175}$	$\frac{25}{167}$	$\frac{42}{167}$	Все Все, кроме 2—4, 2—5, 4—5

Примечание. 25 V — анализировали целые растения; в остальных опытах над чертой — надземная часть растения, под чертой — корни. $p=0.95$, достоверность разницы здесь и далее определялась по Стьюденту.

ние истощается, защитные функции его ослабевают и аллелопатическая активность соответственно снижается.

Чтобы проверить, действительно ли именно повреждение вызывает такую реакцию растений, а не другие возможные факторы, которые порой трудно учесть, исследуя растение в полевых условиях, мы решили смоделировать степени поврежденности амброзии жуком. Для этого пинцетом пообрывали пластинки листьев у опытных растений. Поврежденность создавали в соответствии с 5-бальной шкалой (Ковалев, Черкашин, Резник, 1983). Через три недели отобрали для биотестов подопытные растения и, для сравнения, неповрежденные. Установлено, что действительно резкое увеличение аллелопатической активности амброзии полыннолистной при слабом (1 балл) повреждении вызвано именно этим фактором. Кривая 2 по своей конфигурации очень близка к кривой 1 (рис. 1). При биотестировании почвенных образцов из-под

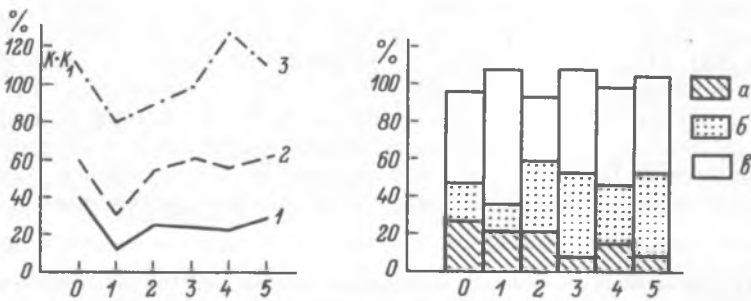


Рис. 1. Аллелопатическая активность амброзии полыннолистной (надземная часть) и почвы из-под нее в зависимости от степени поврежденности.

По оси абсцисс — балл поврежденности, по оси ординат — прирост корней кресс-салата. 1 — растения, поврежденные жуком; 2 — моделирование поврежденности; 3 — почва. К — контроль (вода), К₁ — контроль почвы (черный пар).

Рис. 2. Аллелопатическая активность вегетативных органов амброзии полыннолистной в зависимости от степени поврежденности.

По горизонтали — балл поврежденности, по вертикали — прирост корней кресс-салата в % к контролю. а — листья, б — стебли, в — корни.

растений амброзии, поврежденных жуком, была получена подобная зависимость.

Из литературных данных известно, что при повреждении растений аллелопатически активные вещества более всего накапливаются в органах и тканях, прилегающих к месту повреждения (Скворцов, 1964; Токин, 1974). Находящиеся далеко от места повреждения органы содержат очень мало фитонцидов. При проверке этого на амброзии полыннолистной было установлено, что в начальной фазе повреждения действительно повышалась аллелопатическая активность как листьев, так и стеблей (рис. 2). Затем, в меру увеличения степени поврежденности, фитонциды все больше концентрируются в листьях. Аллелопатическая активность стеблей снизилась и оставалась у сорняка с 2—5 баллами поврежденности примерно на одном уровне. Корни реагировали несколько иначе. Их аллелопатическая активность была незначительной. Интересно, что в начальной фазе повреждения намечается тенденция к стимуляции, что, вероятно, связано с усилением притока аллелопатически активных веществ к месту повреждения и снижением их концентрации в корнях. Было также установлено изменение габитуса амброзии полыннолистной с увеличением степени поврежденности. На табл. 2 приведены соотношения масс различных вегетативных органов сорняка, которые показывают, что уменьшение ассимиляционной поверхности листьев ведет за собой снижение массы стеблей, а масса корней при этом изменяется в гораздо меньшей степени. Следовательно, на единицу площади под растениями четвертого и, особенно, пятого баллов поврежденности попадет значительно меньше колінов. Вероятно, поэтому почва из-под амброзии четвертого и пятого баллов в биотестах на кресс-салате проявила некоторый стимулирующий эффект (см. рис. 1).

Однако было бы неправильным ставить знак равенства между полученными на кресс-салате данными и тем, как будут реагировать другие виды, например пшеница, на происходящие в почве изменения. Чтобы дать ответ на этот вопрос, провели прямое биотестирование почвы из-под амброзии полыннолистной на проростках озимой пшеницы. Из отобранных из-под амброзии разной степени поврежденности образцов взяли навески по 50 г, смешали пополам с промытым речным песком. Увлажнили одинаковым количеством воды и высадили предварительно пророщенные семена пшеницы. Через 10 дней опыт сняли и провели учет следующих параметров: высоты надземной части, длины корней, массы надземной части и массы корней. В результате однофакторного дисперсионного анализа данных было установлено, что коліны, содержащиеся в почве, не оказали существенного влияния на прирост в высоту надземной части и рост корней в длину ($F_{\text{факт.}} < F_{05}$). Пики ингибирования прироста надземной массы были достоверными ($F_{\text{факт.}} = 28$ при $F_{05} = 2.85$) и пришлись на третий и, особенно, на четвертый баллы поврежденности. Масса корней во всех опытных вариантах существенно не различалась, обнаруживая лишь тенденцию к снижению в варианте 3 (рис. 3), но зато выявлена существенная разница всех опытных вариантов с контролем (пар). Фактическое дисперсионное отношение

Т а б л и ц а 2

Соотношения массы вегетативных органов амброзии полыннолистной при различной поврежденности амброзиевым листоедом

Балл поврежденности	Соотношения				Балл поврежденности	Соотношения			
	нч : к	л : с	с : к	л : к		нч : к	л : с	с : к	л : к
0	7.9	1.1	4.0	3.9	3	5.8	1.2	2.7	3.1
1	6.8	1.1	3.3	3.5	4	6.1	1.2	2.9	3.2
2	6.6	1.2	3.0	3.5	5	3.7	0.9	2.0	1.7

П р и м е ч а н и е. нч — надземная часть, л — листья, с — стебли, к — корни.

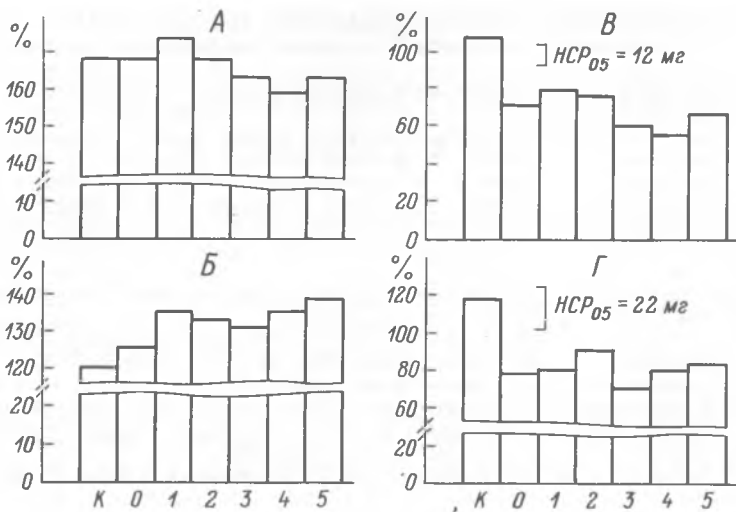


Рис. 3. Аллелопатическая активность почвы из-под амброзии полыннолистной разной степени поврежденности в биотесте на проростках озимой пшеницы.

По горизонтали — балл поврежденности, по вертикали — прирост озимой пшеницы. Параметры: А — высота надземной части, Б — длина корней, В — масса надземной части, Г — масса корней. NCP_{05} — наименьшая существенная разность. К — контроль.

составило 7.8 при $F_{05}=2.85$. Выявленное в опыте достоверное ингибирование массы, как надземной части, так и корней пшеницы, свидетельствует о том, что выделения сорняка вносят свой существенный вклад в снижение урожая этой ценнейшей культуры. С другой стороны, разное отношение тест-объектов к выделениям амброзии полыннолистной говорит о необходимости проверки полученных нами предварительных данных на произрастающих совместно с ней или сменяющих ее видах как в лабораторных, так и в полевых опытах.

Итак, полученные данные позволяют нам сделать предварительный вывод, что амброзиевый листоед, питаясь листьями амброзии полыннолистной, тем самым вызывает изменения габитуса растения и его аллелопатической активности, что подтверждается биопробами на разных тест-объектах. Изменение аллелопатической активности почвы из ризосферы амброзии, вызванное различной степенью поврежденности сорняка, свидетельствует, что в ускорении сукцессии при уничтожении амброзии полыннолистной листоедом определенную роль играет аллелопатический фактор. Несовпадение пиков ингибирования у разных тест-объектов служит еще одним подтверждением положения Гродзинского (1973) о различной аллелопатической толерантности разных видов растений. Поэтому кроме универсальных биотестов на кресс-салате, позволяющих в целом судить об аллелопатической активности выделений амброзии полыннолистной, необходимы исследования аллелопатических взаимоотношений ее с видами, которые сменяют амброзию в процессе сукцессии. Важно также определить роль аллелопатического фактора в этих весьма сложных взаимоотношениях, которые включают в себя и конкуренцию, и аллелопатию, и дифференциацию ниш.

ЛИТЕРАТУРА

Адо А. Д. Общая аллергология. М., 1978. 462 с.
 Бенков Б., Дочева Д., Михайлова А. Амброзие и борбата с тех // Раст. защита. 1977. Т. 25, № 6. С. 39—42.
 Васильев Д. С. Рекомендации по борьбе с амброзией полыннолистной. Краснодар, 1970. 21 с.
 Гродзинский А. М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев, 1965. 199 с.

- Гродзінський А. М. Основи хімічної взаємодії рослин. Київ, 1973. 205 с.
- Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев, 1973. 590 с.
- Ковалев О. В. Интродукция и акклиматизация фитофагов амброзий (*Ambrosia* L., Asteraceae) в СССР // Вопросы общей энтомологии. Л., 1981. С. 9—11. (Тр. ВЭО; Т. 63).
- Ковалев О. В. Опыт и некоторые итоги биологического метода борьбы с заносными сорняками на примере подавления амброзий // Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва. 1986. Т. 68. С. 153—156.
- Ковалев О. В., Черкашин В. Н., Резник С. Я. Временные методические указания по применению листоедов рода *Zygogramma* Chevг. (Coleoptera, Chrysomelidae) в биологической борьбе с амброзиями (*Ambrosia artemisiifolia* L., *A. psilostachya* D. C.). Л., 1983. 20 с.
- Коляда В. К., Марьюшкина В. Я. Борьба с амброзией полыннолистной // Защита растений. 1982. № 6. С. 42.
- Марьюшкина В. Я. Аллелопатический потенциал амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) // Докл. АН УССР. Сер. Б. 1982. № 3. С. 67—68.
- Марьюшкина В. Я. Аллелопатичний вплив *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub. на ріст та розвиток *Ambrosia artemisiifolia* L. // Укр. ботан. журн. 1983. № 1. С. 47—49.
- Мордкович В. Г. Степные экосистемы. Новосибирск, 1982. 205 с.
- Протопопова В. В. Адвентивні рослини лісостепу та степу України. Київ, 1973. 190 с.
- Скворцов С. С. Летучие выделения растений и их роль в защитных реакциях против микроорганизмов: Автореф. дис. . . д-ра биол. наук. Ленинград, 1964. 31 с.
- Стрелков Ю. Н., Новинский Ю. С. Усилить борьбу с амброзиями // Защита растений. 1973. № 6. С. 44—46.
- Токин Б. П. Целебные яды растений. Л., 1974. 343 с.

S U M M A R Y

Data on variability of allelopathic activity of the common ragweed damaged by the beetle is given. In biotests on cress it is shown that a small damage of the common ragweed by the beetle increases allelopathic activity. Inhibition of cress roots growing by extractions from the upper parts of weed is 11 % (in intact — 37 %). With the increase of the damage degree inhibiting decreases up to 26—32 %. Such dependance was obtained during biotests of soil extractions under the common ragweed of different damage degree (accordingly 83, 108, 92—125 %). During straight biotests of the same samples on the winter wheat sprouts true inhibiting of the upper parts growing on the soil from medium damage degree of the common ragweed is given. It proves specific influence of allelopathically active substances on different plant species. In general all samples in biotests on wheat as well as in biotests of the upper part of the common ragweed on cress showed the true inhibition in comparison with the control tests which again proves high allelopathic activity of the common ragweed.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ПАТОГЕНОВ И ЭНТОМОФАГОВ
У ЛИСТОЕДОВ РОДА *ZYGOGRAMMA* CHEVR.
И КОЛОРАДСКОГО ЖУКА *LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* SAY
(COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) В СТАРОМ И НОВОМ СВЕТЕ

О. В. Ковалев, А. В. Присный

Интродукция амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. в СССР (Ковалев, 1979; Ковалев и др., 1983, 1986) оказалась тесно связанной с проблемой поиска эффективных естественных врагов колорадского жука. Можно предположить, что многочисленные попытки, кончавшиеся неудачей на протяжении половины столетия, акклиматизации в странах Европы североамериканских энтомофагов колорадского жука (клопов, тахин, жужелиц), могут быть успешными в новом ареале амброзиевого листоеда и одновременно иметь негативные последствия для биологической борьбы с амброзией. Действительно, поиски энтомофагов колорадского жука долгое время проводились в умеренной зоне Северной Америки, куда вредитель проник лишь в середине прошлого столетия. Все обнаруженные здесь энтомофаги колорадского жука являются широкими олигофагами или полифагами, связанными с массовыми видами листоедов трибы *Doryphorini* и, в частности, с видами рода *Zygogramma*. Переход к питанию новым видом этой трибы при расселении колорадского жука с юго-запада на восток Северной Америки был естественным. При интродукции в Европу таких энтомофагов ошибочно предполагалась длительная эволюция их специфичности с колорадским жуком.

Изучение эволюции естественных врагов листоедов-дорифорин невозможно без филогенетического анализа их родов. Прежде всего, триба *Doryphorini*, характерная исключительно для Нового Света, является по происхождению неотропической (Медведев, 1981). Два близких молодых рода *Leptinotarsa* и *Zygogramma* легко выводятся из рода *Calligrapha*. Оба рода насчитывают по 48 видов, и оба имеют центр наибольшего видового разнообразия в Мексике: 36 видов *Leptinotarsa* и 35 видов *Zygogramma* (Медведев, 1981; Ковалев, Медведев, 1983). Таким образом, Мексиканское нагорье является ареной интенсивного формообразования этих листоедов. Удивительные аналогии прослеживаются в филогенетической истории и расселении по Северной Америке двух самых молодых видов в этой группе — колорадского жука и амброзиевого листоеда (Ковалев, Медведев, 1983). Становление *Leptinotarsa decemlineata* как вида убедительно показано для антропогена (Медведев, 1981) в процессе проникновения неотропических форм в Неарктику по мере отступления льдов.

Формирование *Z. suturalis* связано с эволюцией в антропогене одного из самых продвинутых видов амброзий — *Ambrosia artemisiifolia* L., широкое расселение которой в Северной Америке относится к периоду появления открытых пространств после отступления ледников. Центр же формообразования амброзий связан с аридными районами Сonorы.

Таким образом, исключительная экологическая пластичность колорадского жука и амброзиевого листоеда, их легкая адаптация к различным условиям в районах расселения объясняются сходной эволюцией этих молодых видов на самой северной границе продвижения неотропических видов в Неарктику. Поэтому так обеднен комплекс специфических естественных врагов видов обоих родов в Неарктике: неизвестны патогены (вирусы, бактерии, простейшие), мало видов паразитоидов. Несомненно, что целенаправленные поиски в центре видового разнообразия этих родов существенно дополняют такой список.

Первая находка в Америке узкого олигофага рода *Leptinotarsa* — яйцееда *Edovum puttleri* Gris. (Hymenoptera, Eulophidae) (Grissell, 1981; Puttler, Long, 1983; Obrycki et al., 1985) дает надежду на поиск новых специфических пара-

зитов и патогенов колорадского жука в центре происхождения и наибольшего видового разнообразия рода *Leptinotarsa*. Интродукция таких видов, как *E. puttleri*, в Евразию не представляет опасности для акклиматизировавшегося амброзиевого листоеда.

С другой стороны, находка энтомофторовых грибов (*Entomophthora* sp.) на амброзиевом листоеде может оказаться перспективной для возможного отбора патогенных штаммов в борьбе с колорадским жуком, для которого энтомофторовые грибы до сих пор неизвестны.

Работа по выявлению энтомофагов и патогенов амброзиевого листоеда в районах его акклиматизации на Северном Кавказе в значительной мере облегчалась тем, что аналогичные исследования в полном объеме были проведены одним из авторов ранее для колорадского жука (Присный, 1984). Оригинальные методические подходы и методика экспериментов оказались в равной мере пригодными для изучения обоих объектов.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ РАБОТЫ ПО ВЫЯВЛЕНИЮ ХИЩНИКОВ И ПАТОГЕНОВ ПОЛОСАТОГО АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА

МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ И УСЛОВИЯ

Прочно укоренившееся в литературе понятие «энтомофаг какого-либо вида» в конкретном значении дискредитировано большим количеством неверно интерпретируемых фактов, прежде всего в прикладных исследованиях. Например, стало принятым называть энтомофагом колорадского жука любой вид хищника или паразитоида, который способен нанести повреждение его яйцам, личинкам, куколкам или взрослым особям ротовыми органами или даже безуспешно пытающийся заразить этого листоеда, откладывая яйца на поверхность его тела или производя уколы яйцекладом. При этом не принимается во внимание, регистрируется ли данное отношение в естественных условиях, искусственных условиях, приближенных к естественным, или же в искусственных условиях с некорректной постановкой опытов. Под последним имеются в виду игнорирование степени реальной пространственно-временной сопряженности развития и активной жизнедеятельности энтомофага и его жертвы (или хозяина), преодоление естественной трофической ориентации принудительным воспитанием на заданном корме и др. Сюда же следует отнести регистрируемые случаи нехарактерного поведения некоторых энтомофагов, питание колорадским жуком у которых носит лишь кратковременный (или разовый) характер и вызвано чаще всего экстремальными условиями.

В настоящей работе в число энтомофагов амброзиевого листоеда и колорадского жука мы включаем облигатных и факультативных зоофагов (в том числе и фитозоофагов), естественная трофическая ориентация которых позволяет им питаться этими листоедами в порядке закономерного перехода на доминирующей в сообществе вид из числа потенциальных жертв. При этом новая пищевая связь формируется только как онтогенетическая адаптация и в пределах Палеарктики характерна лишь для полифагов. Важно подчеркнуть, что распространение широких олигофагов, трофически связанных с листоедами трибы *Doryphorini* в историческом плане, ограничено Северной и Южной Америкой. Олигофаги палеарктических листоедов для перехода на дорифорин должны были бы выйти за рамки филогенетической адаптации, что, по-видимому, невозможно.

Дополнительным, но не менее значимым ограничением является требование учета пространственно-временной сопряженности развития жертвы или хозяина и его энтомофага. В реальной обстановке лишь те аборигенные энтомофаги будут играть существенную роль в динамике численности интродуцированного

фитофага, которые являются постоянными компонентами сообщества, где происходит его развитие.

В экспериментальной части работы характер и объем проведенных опытов и учетов строились на основе принятия следующих исходных посылок: амброзиевый листоед имеет комплекс морфологических, этологических и физиологических запретных механизмов, обуславливающих его участие в определенной, относительно фиксированной пищевой цепи, не встречающейся в районе исследований; местные виды многоядных энтомофагов, выполняя буферную роль в сообществах, переходят на питание доминирующим видом из числа потенциальных жертв. В реальных условиях может развиваться несколько форм взаимоотношений между местными энтомофагами и амброзиевым листоедом: 1) энтомофаги не имеют «запрета» на питание листоедом (некоторые неспециализированные, в том числе факультативные, хищные оофаги и многие некростоофаги); 2) «запрет» существует, но он может быть в большей или меньшей степени преодолен (большая группа многоядных облигатных и в меньшей мере факультативных зоофагов); 3) энтомофаг не может преодолеть существующий «запрет» на вторжение в чужеродную пищевую цепь (большинство специализированных энтомофагов, особенно паразитоидов).

МЕТОДИКА СБОРА МАТЕРИАЛА И ПОСТАНОВКИ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

Весь комплекс работ по выявлению энтомофагов и патогенов амброзиевого листоеда проведен в Ставропольском крае в зоне максимальной плотности акклиматизированного фитофага и районах широкого распространения амброзии полыннолистной в период с 1983 по 1986 г. Программой работ в первые годы предусматривалось изучение возможной роли патогенных грибов как фактора смертности в локальных популяциях листоеда на фоне его сверхвысокой плотности в уединенной популяционной волне (Ковалев, Вечерин, 1986). Результаты этих исследований в данной работе не рассматриваются. В последующие годы проводились изучение комплекса хищников-энтомофагов в биоценозах со значительным участием амброзии, выявление энтомофагов амброзиевого листоеда, наблюдения в естественных условиях и при принудительном лабораторном кормлении. В 1985 г. кроме упомянутых работ использовался метод поведенческих тестов.

Отлов хищников для экспериментов производился в полях, лесополосах, на обочинах дорог, залежах, засоренных амброзией и заселенных листоедом, и в аналогичных биотопах без амброзии. Кроме ручного выборочного сбора для отлова применялись энтомологический сачок (учетные кошениа по 50 взмахов в одной пробе и выборочные кошениа) и почвенные ловушки без фиксирующей жидкости.

Для выяснения способности хищных насекомых и паукообразных включать в рацион амброзиевого листоеда или переключаться на устойчивое питание им были применены лабораторные поведенческие тесты, ранее опробованные на энтомофагах, использующих в пищу колорадского жука. Поведенческие тесты основываются на регистрации характерных дополнительных элементов пищевого поведения хищников, проявляющихся при поедании ими новых (в качественном отношении) жертв. Показателем новизны и приемлемости жертвы являются первая последовательность реакций на нее и характер отклонений в этой последовательности от стереотипа поведения в условиях длительного принудительного скармливания данной жертвы. К числу дополнительных элементов пищевого поведения относятся выдавливание гемолимфы жертвы в субстрат, очистка ротовых органов в процессе питания с временным прекращением питания или после преждевременного полного прекращения питания, торможение повторных пищевых реакций или двигательной активности. В дли-

Последовательность элементов пищевого поведения некоторых насекомых-энтомофагов

Вид хищника	Интервал от начала опыта, в сут	Место отлова хищника			Вид жертвы и стадия	Длительность совместного пребывания
		с амброзией	граница	без амброзии		
Отряд Hemiptera						
<i>Aptus mirmicoides</i> Costa	1	+			А. л., л-3	1 мин
	2	+			К. ж., л-3	1 мин
					А. л., л-3	4 ч
<i>Zicrona caerulea</i> L.	1	+			А. л., л-3	2 мин
	1			+	А. л., л-4	80 мин
	3				А. л., л-3	10 ч
	5				А. л., л-3	5 мин
	6				А. л., л-3	2 мин
<i>Nabis pseudoferus</i> Kom.	1	+			К. ж., л-3	1 мин
	3				А. л., л-3	3 мин
	5				А. л., л-4	10 мин
<i>N. pseudoferus</i>	1	+			А. л., л-3	5 с
<i>N. ferus</i> L.	1	+			А. л., л-3	1 мин
	2	+			А. л., л-3	12 ч
	4				А. л., л-3	45 мин
					А. л., л-3	1 мин
Отряд Coleoptera						
<i>Calosoma auropunctatum</i> Hbst.	1			+	А. л., л-3	1 мин
<i>C. auropunctatum</i>	1			+	А. л., в	1 мин
<i>C. auropunctatum</i>	1		+		А. л., л-4	1 мин
					А. л., л-4	1 мин
<i>C. auropunctatum</i>	1			+	А. л., л-4	15 мин
<i>C. auropunctatum</i>	1	+			А. л., л-4	20 мин
					А. л., в	20 мин
					К. ж., л-4	1 мин
<i>Broscus cephalotes</i> L.	1			+	К. ж., л-4	2 мин
					А. л., л-4	1 мин
<i>Pterostichus melanarius</i> Ill.	1			+	К. ж., л-4	2 мин
					А. л., в _{тр}	1 мин
					Я. л., в _{тр}	1 мин
<i>Amara eurynota</i> Pz.	1			+	К. ж., в _{тр}	10 мин
					А. л., в _{тр}	2 мин
<i>Philonthus fuscipennis</i> Mnnh.	1			+	А. л., л-2	5 с
	3				А. л., л-3	30 с
	5				А. л., л-3	1 мин
<i>Ph. fuscipennis</i>	1			+	А. л., л-4	1 с
	3				А. л., л-4	1 с
	4				А. л., л-3	5 с
					А. л., л-4	30 с
<i>Ph. varius</i> Gyll.	1			+	А. л., л-2	2 ч
	2				А. л., л-2	48 ч
	4				А. л., л-2	24 ч
<i>Silpha obscura</i> L.	1			+	А. л., л-3	30 мин
					А. л., в _{тр}	10 мин
					Совка, гусе-ница	3 мин
	3				А. л., л-4	60 мин
<i>Adonia variegata</i> Gz.	1	+			А. л., я	30 ч
<i>A. variegata</i>	1	+			А. л., я	30 ч
<i>A. variegata</i>	1			+	А. л., я	30 ч
<i>Chrysopa carnea</i> Steph. (личинки)	1	+			А. л., л-2	2 мин

Вид хищника	Интервал от начала опыта, в сут	Место отлова хищника			Вид жертвы и стадия	Длительность совместного пребывания
		с амброзией	граница	без амброзии		
	3				А. л., л-3	15 мин
	5				А. л., л-3	30 мин
	6				А. л., л-4	2 мин
					К. ж., я	1 мин
<i>Ch. carnea</i>	1				А. л., л-3	24 ч
<i>Ch. carnea</i>	1		+	+	А. л., я	15 мин
					А. л., л-2	36 ч

Примечание. А. л. — полосатый амброзиевый листоед *Zygogramma suturalis* F.; К. ж. — колорадский жук с указанием возраста; в — взрослые особи; в_т — травмированные взрослые особи. «+» — наличие элемента поведения, «-» — элемент поведения не проявляется.

тельных опытах ежедневно регистрировалось физиологическое состояние хищников (на основании внешних проявлений активности).

Садки для контрольных особей подбирались соответственно их размерам и подвижности с учетом обеспечения оптимальной возможности контакта хищника и жертвы (площадь основания садков — 6—80 см²). Тестированию подвергнуты 63 особи 28 видов насекомых и 7 особей разных видов паукообразных.

Поскольку ни данная методика, ни получаемые с ее помощью результаты ранее не публиковались, мы сочли необходимым привести здесь первичные данные по поведенческим тестам (для некоторых видов), которые сами по себе очень показательны (табл. 1). Из сведений, не отраженных в схеме последовательности элементов пищевого поведения, хотелось бы упомянуть о принципиальном сходстве отрицательной реакции на «вкус» амброзиевого листоеда (дополнительный элемент поведения) у таких разных групп хищников, как пауки, клопы, жуки и златоглазки. Реакция заключается в очистке ротовых органов от изливающейся на них гемолимфы жертвы. Причем пауки и жуки захватывают и пережевывают субстрат (песок или землю), златоглазки (личинки) вытирают жвалы о растения, а клопы чистят хоботок передними ногами. Сходные реакции хищников наблюдаются и при преодолении запрета на питание колорадским жуком.

В течение всего периода исследований проводился сбор взрослых жуков и личинок с признаками поражения патогенами. Численность больных и погибших особей учитывалась отдельно в зеленом ярусе и на поверхности почвы на стандартных учетных площадках (0.1 м²). Данные по особенностям распространения эпизоотии в популяции амброзиевого листоеда проходят стадию обработки и поэтому в данной статье не обсуждаются. Проводились также попытки перезаражения грибными болезнями амброзиевого листоеда от других пораженных насекомых. Все они не дали положительных результатов и в результатах экспериментов не приводятся.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ РАБОТ

Характеризуя биоценозы, засоренные амброзией полыннолистной, следует отметить значительную обедненность их энтомофагами, особенно герпетобионтами. Так, на части экспериментального полигона, включающей поле эспарцета (80 га), лесополосу с залежью и обочиной дороги (2.5 га) и картофельное

Контакт		Элементы пищевого поведения					Дата гибели (от начала опыта), в сут	Примечания
случайный	активный	Нападение	Питание	Дополнительные элементы поведения	Повторное нападение	Продолжение питания		
	+	+	+			+		
+		+	+			+		
+		+	+			+		
+		+	+			+		
							Оуклилась на 8-е сутки	
+						-		
+		+	+			+		
+						-		
							3	

Leptinotarsa decemlineata Say; Я. л. — ясный листоед *Chrysolina fastuosa* Scop.; я — яйца; л-2, л-3, л-4 — личинки, «(+)-» — слабое или кратковременное выражение элемента поведения, «+!» — резкое или длительное

поле (1 га), в конце июля—начале августа 1985 г. зарегистрировано до 150 видов паукообразных (пауки и сенокосцы) и насекомых — хортобионтов и герпетобионтов. Из них до 50 видов ($\frac{1}{3}$) — облигатные и факультативные энтомофаги, большей частью — хортобионты (около 30 видов). На картофельных же полях в разных регионах, где амброзия отсутствует, отмечалось по 250—300 видов насекомых и пауков, около половины которых составляли энтомофаги, — в большинстве (до $\frac{3}{4}$) герпетобионты (Коваль, 1973; Присный, 1982).

Всего за период исследований в районе высокой численности амброзиевого листоеда нами отмечено 32 вида облигатных и 18 видов факультативных зоофагов (в основном — энтомофагов) насекомых и паукообразных, 44 из которых — хортобионты. Для 46 видов энтомофагов и 4 массовых видов фитофагов получены экспериментальные данные об отношении к амброзиевому листоеду как возможной жертве (табл. 2): 11 из них не реагируют на листоеда как на возможный корм (пауки сем. Tetragnathidae, Erigonidae, Lycosidae, взрослые мягкотелки *Rhagonicha fulva*, растительоядные клопы, кузнечик *Phaneroptera falcata*), а 17 видов обнаруживают устойчивые отрицательные пищевые реакции. Для сравнения можно отметить, что в аналогичной работе с энтомофагами из агроценоза картофеля пищевая связь с колорадским жуком отмечалась для большей доли видов. При этом в чистых от сорняков полях свыше 60 % видового состава энтомофагов составляли герпетобионтные жуки, регулярно питающиеся колорадским жуком.

К настоящему времени нами зарегистрировано 24 вида членистоногих, способных в естественных условиях переходить на питание амброзиевым листоедом в местах повышенной плотности его населения. Но только 8 из них могут иметь существенное значение в динамике численности листоеда. Несомненно, что с расширением ареала амброзиевого листоеда в Старом Свете этот список увеличится и по объему приблизится к довольно полно представленному ниже списку энтомофагов колорадского жука. Уже на основе полученных данных можно с уверенностью говорить о принципиальной близости как основных, так и второстепенных групп энтомофагов, обсуждаемых видов листоедов. Причем это довольно справедливо для ситуаций, складывающихся и на американском континенте, и в Евразии.

Касаясь конкретного участия выявленных энтомофагов амброзиевого листоеда в динамике его численности, следует выделить как наиболее важных из них хищных клопов (*Zicrona caerulea*, *Orius niger*, *Nabis pseudoferus*), личинок златоглазок *Chrysopa carnea*, жуков стафилинид *Philonthus fuscipennis*

<i>Phaneroptera falcata</i> Poda			+?						+
<i>Leptophyes albovittata</i> Koll.			+			+		+	(+)
<i>Tesselana vittata</i> Ch.			+			+			(+)
Сем. Oecanthidae	1								
Отряд Dermaptera									
Сем. Forficulidae	1								
<i>Forficula auricularia</i> L.		+?				+			(+)
Сем. Labiidae	1								
Отряд Hemiptera									
Сем. Pentatomidae	1								
<i>Zicrona coerulea</i> L.		+				+	+		+!
Сем. Nabidae	4								
<i>Nabis ferus</i> L.		+				+			+
<i>N. pseudoferus</i> Kom.		+				+	+		+!
<i>Aptus mirmicoides</i> Costa		+				+	+		+
Сем. Anthocoridae	2								
<i>Orius niger</i> Wolff.		+					+	+	
Сем. Miridae	2								
<i>Deraeocoris ruber</i> L.		+				+		+	
<i>Lygus rugulipennis</i> Popp.			+						+?
<i>Adelphocoris lineolatus</i> Goeze.				+			+		+
<i>Chlamydatus pullus</i> Reut.				+?			+	+?	
Сем. Lygaeidae	2								
<i>Tropidothorax leucopterus</i> Gz.					+	+			+
<i>Corizus hyoscyami</i> L.					+	+			+
Отряд Coleoptera									
Сем. Carabidae	23								
<i>Calosoma auro-punctatum</i> Hbst.		+				+			(+)
<i>Brosicus cephalotes</i> L.		+				+			+
<i>Pterostichus melanarius</i> Ill.		+				+			+
<i>Pseudophonus rufipes</i> Deg.			+			+			+
<i>Ps. griseus</i> Panz.			+			+			+
<i>Ophonus calceatus</i> Duft.			+			+			+
<i>Anisodactylus signatus</i> Pz.			+			+			+

Таблица 2 (продолжение)

Группы и контрольные виды	Зарегистрировано видов облигатных и факультативных энтомофагов в очагах амброзии	Типы питания			Методика получения данных		Запрет на питание		
		энтомофаги		фитофаги	поведенческие тесты	наблюдение в поле	отсутствует	преодолевается	не преодолевается
		облигатные	факультативные						
<i>Amara similata</i> Gyll.			+		+				+
<i>A. eurynota</i> Panz.			+		+				+
Сем. Staphilinidae	2								
<i>Philonthus fuscipennis</i> Mnnh.		+			+			+	
<i>Ph. varius</i> Gyll.		+			+			+	
Сем. Silphidae	3								
<i>Silpha obscura</i> L.			+		+			(+)	
<i>S. carinata</i> Hbst.			+		+			(+)	
Сем. Dermestidae	1								
<i>Dermestes lanarius</i> Ill.			+		+			(+)	
Сем. Cantharidae	2								
<i>Cantharis</i> sp. (I ₅₋₆)	1	+			+			+	
<i>Rhagonycha fulva</i> Scop.		+			+				+
Сем. Coccinellidae	8								
<i>Coccinula septempunctata</i> L.		+			+	+			+
<i>C. distincta</i> Fald.		+			+	+			+
<i>Propylaea 14-punctata</i> L.		+			+	+			+
<i>Coccinula 14-pustulata</i> L.		+			+	+			+
<i>Adonia variegata</i> Gz.		+			+	+		(+)	
<i>Hippodamia 13-punctata</i> L.		+			+	+			+
Отряд Neuroptera									
Сем. Chrysopidae	3								
<i>Chrysopa carnea</i> Steph.		+			+	+		+	

Примечание. «+?» — требует уточнения. Остальные обозначения как в табл. 1.

и клещей-краснотелок рода *Allotrombium*. Очень показательными для подтверждения сказанного являются учеты численности энтомофагов на следующих участках поля эспарцета: 1) сильно засоренном амброзией и заселенном листоедом и 2) освобожденном от амброзии. Учеты проводились по обе стороны от границы амброзии и охватывали параллельные полосы шириной 25 м. На каждую пробу (50 взмахов) на участках с амброзией и без нее приходилось соответственно в среднем особей/м²: *Orius niger* — 7.5 : 1.1, *Zicrona caerulea* — 3.2 : 0, *Nabis* spp. — 2.6 : 1.8, *Chrysopa carnea* (личинки) — 2.5 : 2.0, Coccinellidae — 3.5 : 3.5. Одновременный визуальный учет на этих же участках дал следующие результаты (особей/м²): *Z. caerulea*, *Nabis* spp. — 1.0—1.5 : 0.0; *Allotrombium* sp. — 2.5 : 0.0; *Bembidion* sp. — 0.0 : 1.0—1.5; *Philonthus* spp., *Silpha obscura* — 1.0—1.5 : 0.0. Таким образом, отмечается явное увеличение численности видов, переходящих на питание амброзиевым листоедом в местах его высокой численности, в то время как виды, не включающие его в свой рацион, имеют иной характер распределения.

В процессе проведения исследований была зарегистрирована эпизоотия в популяции амброзиевого листоеда на участке максимальной плотности. Распространению эпизоотии благоприятствовал микроклимат, создавшийся в густом травостое эспарцета и амброзии. За короткое время распространившись на территории почти в 10 га, она вызвала гибель до 10 % находящихся здесь взрослых жуков. Предварительное определение патогена показало принадлежность его к энтомофторовым грибам рода *Zoophthora* Watka. До сих пор в мировой литературе поражения листоедов этой группой патогенов не отмечалось. Известны эпизоотии у жуков-щелкунов и долгоносиков, вызывавшиеся соответственно грибами *Entomophthora elateroides* (Tur.) и *E. phytonomi* (Bose, Menta, 1953; Puttler et al., 1979; Carner, 1980). Намного меньшее значение как фактор смертности для амброзиевого листоеда имеет боверия (*Beauveria bassiana* (Bals.)), которая спорадически поражает жуков. Поражение не носит массового характера и определяется в первую очередь благоприятным сочетанием микроклиматических условий.

Таким образом, учитывая результаты экспериментальных работ с амброзиевым листоедом и располагая обширными материалами по энтомофагам колорадского жука, мы имеем возможность произвести тщательный анализ значения отдельных видов и групп хищников, паразитов и патогенов как факторов, ограничивающих реализацию репродуктивного потенциала этих видов. Начать анализ целесообразно со списка видов (с. 92—94), составленного с учетом ограничений, приведенных при описании методических подходов. За основу списка взяты перечни энтомофагов колорадского жука и листоедов рода *Zygogramma*, опубликованные ранее (Trouvelot, 1932; Feytaud, 1937, 1938, 1939; Богданов-Катьков, 1947; Яковлев, 1960; Кайтазов, 1963; Коваль, 1970; Дядечко, 1973; Kaczmarek, 1975; Санин, 1976; Сорокин, 1977; Clausen, 1977; Goeden, Ricker, 1979; Neill, 1982; Гусев, 1983; Присный, 1984). Случаи выведения видов из списка ниже оговариваются отдельно, здесь же отметим, что при подготовке рукописи вопросы трофической ориентации специально обсуждались ведущими специалистами по отдельным группам, за что О. Л. Крыжановскому, И. М. Кержнеру, В. А. Рихтер, А. В. Горохову, В. А. Тряпицыну (ЗИН АН СССР) и Э. Т. Ворониной и В. А. Павлюшину (ВИЗР) авторы приносят самую глубокую благодарность.

С учетом известных сведений их по биологии, фенологии и численности приводимых в списке видов и групп энтомофагов и патогенов мы можем дать краткую характеристику их значения в динамике численности колорадского жука и амброзиевого листоеда.

СПИСОК ЭНТОМОФАГОВ И ПАТОГЕНОВ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА
И ПОЛОСАТОГО АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА,
ЗАРЕГИСТРИРОВАННЫХ НА ТЕРРИТОРИИ ЕВРОПЫ

Класс ACARIMORPHA
Отряд Acariformes

Сем. Trombididae

- | | | | |
|---|---|-------|-------|
| { | 1. <i>Allotrombium fuliginosum</i> Hermann. | К. ж. | |
| | 2. <i>Allotrombium</i> sp. | К. ж. | А. л. |
| | 3. <i>Sericotrombium holosericeum</i> L. | К. ж. | |
| | 4. <i>S. latum</i> Koch. | К. ж. | |
| | 5. <i>Trombidium</i> sp. | К. ж. | |

Класс ARACHNIDA

Отряд Opiliones

Сем. Phalangidae

- | | | |
|---------------------------------------|-------|-------|
| 6. <i>Phalangium opilio</i> L. | К. ж. | |
| 7. <i>Ph. cornutum</i> L. | К. ж. | |
| 8. <i>Opilio parietinus</i> (De Geer) | К. ж. | А. л. |

Отряд Araneomorpha

Сем. Araneidae

- | | | |
|---------------------------------------|-------|-------|
| 9. <i>Araneus quadratus</i> Cl. | К. ж. | |
| 10. <i>A. cucurbitinus</i> (Cl.) | К. ж. | |
| 11. <i>Argiope bruennichi</i> (Scop.) | К. ж. | А. л. |
| 12. <i>Meta segmentata</i> Cl. | К. ж. | |

Сем. Thomisidae

- | | | | |
|---|-----------------------------------|-------|-------|
| { | 13. <i>Xysticus kochi</i> (Thor.) | К. ж. | А. л. |
| | 14. <i>Xysticus</i> sp. | | А. л. |

Сем. Lycosidae

- | | | |
|---------------------------------------|-------|--|
| 15. <i>Trochosa terricola</i> (Thor.) | К. ж. | |
|---------------------------------------|-------|--|

Сем. Therididae

- | | | |
|--|-------|-------|
| 16. <i>Theridium lunatum</i> (Cl.) | К. ж. | |
| 17. <i>Th. tepidariorum</i> C. L. Koch | К. ж. | |
| 18. <i>Th. lineatum</i> Clerck. | К. ж. | |
| 19. <i>Th. ovatum</i> Cl. | К. ж. | А. л. |
| 20. <i>Teutana grossa</i> (C. L. Koch) | К. ж. | |

Класс ENTOGNATHA

Отряд Diplura

Сем. Japygidae

- | | | |
|----------------------|-------|--|
| 21. <i>Japyx</i> sp. | К. ж. | |
|----------------------|-------|--|

Класс INSECTA

Отряд Mantoptera

Сем. Mantidae

- | | | |
|--------------------------------|-------|--|
| 22. <i>Mantis religiosa</i> L. | К. ж. | |
|--------------------------------|-------|--|

Отряд Orthoptera

Сем. Tettigoniidae

- | | | |
|---|-------|-------|
| 23. <i>Decticus albifrons</i> F. | К. ж. | |
| 24. <i>D. verrucivorus</i> L. | К. ж. | |
| 25. <i>Tettigonia viridissima</i> L. | К. ж. | |
| 26. <i>Tesselana vittata</i> Ch. | К. ж. | А. л. |
| 27. <i>Leptophyes albovittata</i> Koll. | | А. л. |
| 28. <i>Saga pedo</i> Pall. | К. ж. | |

Отряд Dermaptera

Сем. Forficulidae

- | | | |
|-------------------------------------|-------|-------|
| 29. <i>Forficula auricularia</i> L. | К. ж. | |
| 30. <i>F. tomis</i> Kol. | К. ж. | А. л. |

Отряд Hemiptera

Сем. Miridae

- | | | | |
|---|--------------------------------------|-------|-------|
| * | 31. <i>Campylomma verbasci</i> M.-D. | К. ж. | |
| | 32. <i>Chlamydatus pullus</i> Reut. | К. ж. | А. л. |
| | 33. <i>Deraeocoris ruber</i> L. | К. ж. | А. л. |
| | 34. <i>Lygus pratensis</i> L. | К. ж. | А. л. |
| | 35. <i>L. rugulipennis</i> Popp. | К. ж. | |

Сем. Anthocoridae

- | | | |
|----------------------------------|-------|-------|
| 36. <i>Anthocoris nemorum</i> L. | К. ж. | |
| ** 37. <i>Orius niger</i> Wolff. | К. ж. | А. л. |
| 38. <i>O. majusculus</i> Reutt. | К. ж. | |

Сем. Nabidae

- | | | | |
|-------------------------------------|-----------------------------------|-------|-------|
| * | 39. <i>Nabis ferus</i> L. | К. ж. | |
| | * 40. <i>N. punctatus</i> Costa | К. ж. | |
| | ** 41. <i>N. pseudoferus</i> Kom. | К. ж. | А. л. |
| | * 42. <i>N. rugosus</i> L. | К. ж. | |
| 43. <i>Aptus mirimicoides</i> Costa | | А. л. | |

Сем. Reduviidae

- | | | |
|--------------------------------------|-------|--|
| 44. <i>Rhynocoris iracundus</i> Poda | К. ж. | |
|--------------------------------------|-------|--|

Сем. Pentatomidae

- | | | | |
|-----|---|-------|-------|
| *** | 45. <i>Arma custos</i> F. | К. ж. | |
| | ** 46. <i>Pinthaeus sanguinipes</i> F. | К. ж. | |
| | *** 47. <i>Picromerus bidens</i> L. | К. ж. | |
| | ** 48. <i>Rhacognathus punctatus</i> L. | К. ж. | |
| | *** 49. <i>Zicrona caerulea</i> L. | К. ж. | А. л. |

Отряд Coleoptera

Сем. Carabidae

- | | | | |
|---|---------------------------------|-------|--|
| * | 50. <i>Abax ater</i> Vill. | К. ж. | |
| | 51. <i>Agonum assimile</i> Pk. | К. ж. | |
| | 52. <i>A. dorsale</i> Pont. | К. ж. | |
| | 53. <i>A. gracilipes</i> Duft. | К. ж. | |
| | 54. <i>A. lugens</i> Duft. | К. ж. | |
| | 55. <i>A. micans</i> Nic. | К. ж. | |
| | 56. <i>A. viridicupreum</i> Gz. | К. ж. | |
| | 57. <i>Amara eurynota</i> Pz. | К. ж. | |

58. <i>A. aulica</i> Pz.	K. ж.		117. <i>H. unicolor</i> L.	K. ж.	
59. <i>Anisodactylus signatus</i> Pz.	K. ж.		118. <i>H. uncinatus</i> Ill.	K. ж.	
60. <i>A. binotatus</i> F.	K. ж.		119. <i>H. purpurascens</i> Hbst.	K. ж.	
61. <i>Bembidion lampros</i> Hbst.	K. ж.		120. <i>H. ventralis</i> Mars.	K. ж.	
62. <i>B. quadrimaculatum</i> L.	K. ж.		121. <i>Pachylister inaequalis</i> Ol.	K. ж.	
63. <i>Brachinus ejaculans</i> F.-W.	K. ж.		Сем. Silphidae		
64. <i>B. crepitans</i> L.	K. ж.		122. <i>Silpha carinata</i> Hbst.	K. ж.	А. л.
65. <i>B. explodens</i> Duft.	K. ж.		* 123. <i>S. obscura</i> L.	K. ж.	А. л.
** 66. <i>Brosicus cephalotes</i> L.	K. ж.		124. <i>S. tristis</i> Ill.	K. ж.	
* 67. <i>Calosoma denticolle</i> Gebl.	K. ж.		125. <i>Xylodrepa quadripunctata</i> L.	K. ж.	
* 68. <i>C. auro-punctatum</i> Hbst.	K. ж.	А. л.	126. <i>Thanatophilus sinuatus</i> F.	K. ж.	
* 69. <i>C. inquisitor</i> L.	K. ж.		127. <i>Ablattaria laevigata</i> F.	K. ж.	
70. <i>C. sycophanta</i> L.	K. ж.		128. <i>Nicrophorus vespillo</i> L.	K. ж.	
* 71. <i>Calathus halensis</i> Schall.	K. ж.		129. <i>N. vespilloides</i> Hbst.	K. ж.	
* 72. <i>C. juscipes</i> Pz.	K. ж.		130. <i>N. antennatus</i> Rtt.	K. ж.	
73. <i>C. melanocephalus</i> L.	K. ж.		131. <i>N. sepultor</i> Charp.	K. ж.	
74. <i>C. micropterus</i> Duft.	K. ж.		132. <i>N. germanicus</i> L.	K. ж.	
75. <i>Carabus auratus</i> L.	K. ж.		133. <i>Nicrophorus</i> sp.	K. ж.	А. л.
76. <i>C. besseri</i> F.-W.	K. ж.		Сем. Staphylinidae		
* 77. <i>C. cancellatus</i> Ill.	K. ж.		134. <i>Ocyopus ater</i> Grav.	K. ж.	
* 78. <i>C. campestris</i> F.-W.	K. ж.		135. <i>O. globulifer</i> Four.	K. ж.	
* 79. <i>C. convexus</i> F.	K. ж.		136. <i>O. olens</i> Müll.	K. ж.	
80. <i>C. coriaceus</i> L.	K. ж.		137. <i>O. ophthalmicus</i> Scop.	K. ж.	
81. <i>C. exellens</i> F.	K. ж.		138. <i>O. similis</i> F.	K. ж.	
** 82. <i>C. haeres</i> F.-W.	K. ж.		139. <i>Ontholestes murinus</i> L.	K. ж.	
** 83. <i>C. hampei</i> Küst.	K. ж.		140. <i>Creophilus maxilloso</i> L.	K. ж.	
84. <i>C. hortensis</i> L.	K. ж.		141. <i>Philonthus politus</i> L.	K. ж.	
* 85. <i>C. granulatus</i> L.	K. ж.		142. <i>Ph. carbonarius</i> Gyll.	K. ж.	
* 86. <i>C. scabriusculus</i> Ol.	K. ж.		* 143. <i>Ph. fuscipennis</i> Mnnh.	K. ж.	А. л.
* 87. <i>C. violaceus</i> F.	K. ж.		144. <i>Ph. splendens</i> F.	K. ж.	
88. <i>C. ullrichi</i> Germ.	K. ж.		145. <i>Quedius picipennis</i> Payk.	K. ж.	
* 89. <i>Cicindela germanica</i> L.	K. ж.		Сем. Dermestidae		
90. <i>C. campestris</i> L.	K. ж.		146. <i>Dermestes murinus</i> L.	K. ж.	
91. <i>Harpalus affinis</i> Schrnk.	K. ж.		147. <i>D. lanarius</i> Ill.	K. ж.	
92. <i>H. caliginosus</i> Fab.	K. ж.		Сем. Cantharidae		
93. <i>H. distinguendus</i> Duft.	K. ж.		148. <i>Phausis splendidula</i> L.	K. ж.	
94. <i>H. flavescens</i> Pill.	K. ж.		149. <i>Cantharis livida</i> L.	K. ж.	
95. <i>Ophonus azureus</i> F.	K. ж.		150. <i>C. rustica</i> Fall.	K. ж.	
* 96. <i>Pseudoophonus rufipes</i> Deg.	K. ж.		151. <i>C. oculata</i> Gebl.	K. ж.	А. л.
* 97. <i>Poecilus crenuliger</i> Chd.	K. ж.		Сем. Coccinellidae		
** 98. <i>P. cupreus</i> L.	K. ж.		152. <i>Adalia bipunctata</i> L.	K. ж.	
99. <i>P. lepidus</i> Leske	K. ж.		153. <i>Adonia variegata</i> Gz.	K. ж.	А. л.
100. <i>P. lissoderus</i> Chd.	K. ж.		154. <i>Chilocorus renipustulatus</i> L.	K. ж.	
* 101. <i>P. punctulatus</i> Schall.	K. ж.		155. <i>Coccinella quinquepunctata</i> L.	K. ж.	
* 102. <i>P. sericeus</i> F.-W.	K. ж.		156. <i>C. septempunctata</i> L.	K. ж.	
* 103. <i>P. versicolor</i> Sturm.	K. ж.		157. <i>C. distincta</i> Fald.	K. ж.	
* 104. <i>Pterostichus chamaeleon</i> Motsch.	K. ж.		158. <i>Coccinula quatuordecimpustulata</i> L.	K. ж.	
* 105. <i>P. longicollis</i> Duft.	K. ж.		159. <i>Hippodamia tredecimpunctata</i> L.	K. ж.	
* 106. <i>P. macer</i> Marsh.	K. ж.		160. <i>H. septemmaculata</i> Deg.	K. ж.	
** 107. <i>P. melanarius</i> Ill.	K. ж.	А. л.	161. <i>Propylaea quatuordecimpunctata</i> L.	K. ж.	
108. <i>P. melas</i> Greutz.	K. ж.		162. <i>Semiadalia undecimnotata</i> Schneid.	K. ж.	
* 109. <i>P. niger</i> Schall.	K. ж.		163. <i>S. notata</i> Laich.	K. ж.	
110. <i>P. puncticollis</i> Dej.	K. ж.		Сем. Histeridae		
111. <i>Atholus corvinus</i> Germ.	K. ж.		111. <i>Atholus corvinus</i> Germ.	K. ж.	
112. <i>Hister quadrinotatus</i> Scr.	K. ж.		112. <i>Hister quadrinotatus</i> Scr.	K. ж.	
* 113. <i>H. bipustulatus</i> Ol.	K. ж.		* 113. <i>H. bipustulatus</i> Ol.	K. ж.	
114. <i>H. cadaverinus</i> Hbst.	K. ж.		114. <i>H. cadaverinus</i> Hbst.	K. ж.	
115. <i>H. quadrimaculatus</i> L.	K. ж.		115. <i>H. quadrimaculatus</i> L.	K. ж.	
116. <i>H. duodecimstriatus</i> Schrnk.	K. ж.		116. <i>H. duodecimstriatus</i> Schrnk.	K. ж.	

Отряд **Neuroptera**Сем. **Chrysopidae**

- *** 164. *Chrysopa carnea* Steph. К. ж. А. л.
 165. *Ch. formosa* Brauer К. ж.
 * 166. *Ch. phylochroma* Wesm. К. ж.
 * 167. *Ch. perla* L. К. ж.
 *** 168. *Ch. sinica* Tjed. К. ж.

Отряд **Hymenoptera**Сем. **Mymaridae**

169. *Anaphes pratensis* Först. К. ж.?

Сем. **Formicidae**

170. *Formica pratensis* Retz. К. ж. А. л.
 171. *F. rufa* L. К. ж.
 172. *F. cinereofusca* Karaw. К. ж.
 173. *Tetramorium caespitum* L. К. ж.

Отряд **Diptera**Сем. **Tachinidae**

174. *Winthemia quadripustulata* Fabr. К. ж.?

Класс **NEMATODA**Отряд **Mermithida**Сем. **Mermithidae**

175. *Hexameris cornuta* К. ж.
 Gleiss.
 ** 176. *H. albicans* Siebold. К. ж.

Отряд **Rhabditida**Сем. **Alloionematidae**

177. *Neoapectana* sp. К. ж.

Отряд **Diplogasterida**Сем. **Diplogasteridae**

178. *Pristionchus uniformis* К. ж.
 Fed. et Stan.

Класс **MICROSPORIDIA**Отряд **Nosematidida**Сем. **Nosematidae**

179. *Nosema leptinotarsae* К. ж.
 Lipa

Класс **DEUTEROMYCETES**Порядок **Moniliales**Сем. **Moniliaceae**

180. *Beauveria effusa* К. ж.
 (Beauv.)
 181. *B. doryphorae* Patay. К. ж.
 *** 182. *B. bassiana* (Bals.) Vuill. К. ж. А. л.
 183. *B. tenella* Siem. К. ж.
 * 184. *Metarhizium anisopliae* К. ж.
 (Metsch.) Sorok.
 185. *Paecilomyces farinosus* К. ж.
 (Dicks.) Brown et Smith.
 186. *P. fumosoroseus* (Wize.) К. ж.
 Brown et Smith.
 187. *Aspergillus elegans* Gasp. К. ж.
 188. *A. flavipes* Bain et Sart. К. ж.
 189. *A. sclerotiorum* Huber К. ж.
 190. *A. ochraceus* Wilh. К. ж.
 191. *A. petrakii* Vörös. К. ж.
 192. *Verticillium* sp. К. ж.
 193. *Scopulariopsis brevicaulis* (Sacc.) Bain. К. ж.
 194. *Penicillium* sp. К. ж.

Сем. **Tuberculariaceae**

195. *Fusarium* sp. К. ж.

Класс **PHYCOMYCETES**Порядок **Entomophthorales**Сем. **Entomophthoraceae**

- ** 196. *Entomophthora* (*Zoophthora*) sp. А. л.

Класс **SCHIZOMYCETES**Порядок **Eubacteriales**Сем. **Bacilliaceae**

- ** 197. *Bacillus thuringiensis* К. ж.
 Berl.

Примечание. * — энтомофаги, имеющие второстепенное значение среди факторов смертности самостоятельно или в комплексе видов. ** — энтомофаги, входящие в группу основных регуляторов численности, но способные производить существенное снижение численности только в комплексе видов. *** — наиболее активные энтомофаги, способные самостоятельно вызывать заметную смертность в популяциях листоедов.

ОЦЕНКА ОРГАНИЗМОВ РАЗЛИЧНЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП КАК ЕСТЕСТВЕННЫХ ВРАГОВ КОЛОРАДСКОГО ЖУКА И АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА В ЕВРАЗИИ

1—5. Сем. Trombidiidae — Клещи-красотелки

Взрослые клещи-красотелки ведут хищный образ жизни, питаются преимущественно мелкими малоподвижными насекомыми, в том числе их яйцами. Свои жертвы красотелки находят как на поверхности почвы, так и на расте-

ниях. Учитывая неоднократные указания на питание яйцами колорадского жука и амброзиевого листоеда, постоянное присутствие в луговых сообществах и агроценозах, а также многоядность, следует полагать, что эта группа хищников в комплексе с другими оофагами может заметно снижать численность яиц листоеда в раннелетний период, когда численность других энтомофагов в растительном ярусе еще не высока.

Здесь следует сразу остановиться несколько подробнее на особенностях оценки роли оофагов, высасывающих содержимое яиц. Такие оценки при общих учетах, несмотря на кажущуюся простоту, редко соответствуют действительности, поскольку длительность сохранения поврежденных яиц на листьях растений специально не определялась. Поэтому в тех случаях, когда они сохраняются долго, в учет непроизвольно попадает накопленная сумма поврежденных яиц, а в тех случаях, когда остатки яиц доедаются другими зоофагами или уничтожаются вместе с поедаемой листоедами листвой, учитывается лишь сохранившаяся их часть. Сказанное одинаково справедливо также для случаев высасывания яиц клещами и личинками златоглазок.

Указания на клещей-уропод (сем. Uropodidae) (Бровдий, 1977; Гусев, 1983) требуют проверки, так как большинство видов этой группы использует взрослых жуков для расселения. На симбиоз их с навозниками из сем. Scarabaeidae (уроподы уничтожают яйца двукрылых — пищевых конкурентов навозных жуков) указывает Тишлер (1971).

6—8. Отряд Opiliones — Сенокосцы

Отряд включает относительно небольшое число видов, часть из которых — представители сем. Phalangidae — отмечены как энтомофаги колорадского жука и амброзиевого листоеда. Распространены довольно широко и обычно не редки. По характеру питания сенокосцы — многоядные хищники, но круг жертв ограничивается мелкими слабо склеротизованными насекомыми и их яйцами, возможно также моллюсками, поскольку поглощаемая пища предварительно измельчается клещевидными придатками пальп, обычно не получающих мощного развития. Как энтомофаги листоедов не могут иметь серьезного значения, хотя в опытах легко переходят на питание их яйцами и личинками первого возраста.

9—20. Отряд Araneomorpha — Настоящие пауки

Указанные в списке Гусева (1983) виды сем. Amaurobiidae и Clubionidae не включены в наш список на том основании, что для первого из них, характерного для агроценозов, дается ошибочная ссылка на первоисточник, а название второго, судя по фотографии в первоисточнике (Сорокин, 1977), требует уточнения.

Пауки сем. Araneidae лишь условно могут быть отнесены к энтомофагам колорадского жука и амброзиевого листоеда, поскольку попадание в их вертикально расположенные сети таких насекомых в естественных условиях наблюдается чрезвычайно редко и имеет случайный характер. Кроме того, в наших экспериментах последствия высасывания колорадского жука некоторыми видами рода *Araneus* носили характер отравления.

Среди пауков-волков (Lycosidae) лишь один вид отмечен как энтомофаг колорадского жука на основании единственного указания (Сорокин, 1977). Пауки-бокоходы (Thomisidae) довольно обычны на листьях и цветах растений, а нередко и на поверхности почвы. Из размеры, характер нападения на жертв и ярус активной жизнедеятельности создают предпосылки для регулярного питания листоедами вообще и личинками рассматриваемых видов в частности. Как энтомофаги могут иметь второстепенное значение.

Тенетники сем. Theridiidae по сравнению с вышеуказанными группами более агрессивны, нападают часто на крупных жуков и их личинок. В поисках жертв могут покидать временно свою сеть. Отличаются очень широкими пищевыми связями, всегда многочисленны в биоценозах, но относятся к числу видов с медленным пищеварением и соответственно весьма низкой прожорливостью. Сказанное в полной мере относится ко всем видам, приведенным в списке. Поэтому эта группа пауков имеет небольшое значение как потенциальный фактор смертности в популяциях обоих видов листоедов, несмотря на то что попадание амброзиевого листоеда в сети тенетников неоднократно отмечалось.

22. Отряд Mantoptera — Богомолы

Отмеченный как энтомофаг колорадского жука *Mantis religiosa* встречается относительно редко и не может входить в число заметных регуляторов численности листоеда.

23—28. Отряд Orthoptera — Прямокрылые

Из списка энтомофагов, несмотря на неоднократные указания в литературе, исключены сверчки (сем. Gryllidae). Для них характерна фитофагия, хотя в условиях принуждения они могут питаться животным кормом, в том числе, ограниченно, и яйцами колорадского жука. Только условно в обсуждаемый список можно внести и кузнечиков (сем. Tettigoniidae), несмотря на то что, например, *Tesselana vittata* может длительное время использовать личинок колорадского жука как основной корм. Численность приведенных видов в агроценозах обычно невысока, а основным кормом являются растения.

29—30. Отряд Dermaptera — Уховертки

Указания на питание уховерток яйцами листоедов основаны на результатах лабораторных экспериментов.

31—49. Отряд Hemiptera — Клопы

Из списка исключены упоминающиеся в литературе типичные фитофаги, для которых питание животной пищей является скорее аномалией поведения: *Adelphocoris lineolatus* Goeze, *Eurydema ornata* L., *Palomena viridissima* Poda, а также обитающий в кроне деревьев *Troilus luridus* F. В целом среди хортобионтов клопы имеют наиболее важное значение как энтомофаги вошедших в европейские биоценозы дорифорин. По характеру пищевой специализации клопы распадаются на несколько групп. В первую входят многоядные хищники и фитофаги средних размеров, способные нападать на яйца и личинок младшего возраста листоедов. Их контролирующая роль наименьшая среди клопов, приведенных в списке. Ко второй группе можно отнести мелких антокорид. Будучи весьма многочисленными в биоценозах, в том числе в агроценозах, особенно в середине лета, и имея широкие пищевые связи, они в отдельных случаях входят в число главнейших оофагов колорадского жука и амброзиевого листоеда. Наконец, в третью группу попадают хищники-полифаги, трофически ориентированные на аборигенных листоедов. Это сравнительно крупные виды сем. Pentatomidae, способные нападать даже на личинок старших возрастов. Им принадлежит ведущая роль среди хортобионтов в осуществлении контроля численности популяций листоедов, даже если значение смертности не достигает высокого уровня.

Более половины видов, включенных в наш список энтомофагов колорадского жука и амброзиевого листоеда, относится к этому отряду. Центральным по значимости и обилию видов является сем. Carabidae — 61 вид. При этом многие виды жужелиц из ранее опубликованных списков (Гусев, 1983 и др.) исключены. Например, виды родов *Anthracus*, *Asaphidion*, *Acupalpus*, *Badister*, *Cymindis*, *Metabletus* и *Microlectes* являются типичными обитателями поверхности почвы. Размеры их тела в большинстве случаев невелики, что не позволяет им эффективно нападать даже на личинок листоедов младших возрастов, если те случайно окажутся на поверхности почвы. Поэтому было бы ошибкой относить этих хищников к числу энтомофагов листоедов-хортобионтов вообще. Виды рода *Notiophilus* — специализированные коллемболоеды. Необоснованно были отнесены к энтомофагам листоедов *Clivina collaris*, *C. fossor* и *Dyschirius globosus* — мелкие геобионты.

Мы не включаем также упомянутых ранее в списках фитофагов: 3 вида рода *Amara* и *Diachromus germanus*. В роде *Bembidion* из прежде указываемых мы оставляем только два вида, которых удавалось в садках заставить питаться яйцами колорадского жука. В реальных же условиях все бегунчики не могут считаться его энтомофагами, поскольку зеленый ярус не входит в их зону поиска пищи. Не останавливаясь детально на всем многообразии жужелиц, вошедших в итоговый список, отметим, что в него входят облигатные и факультативные зоофаги, часто широко распространенные и многочисленные в сообществах, имеющих широкие пищевые связи. Именно многоядные жужелицы выступают в роли регуляторов численности тех фитофагов, которые хотя бы на одной из стадий развития связаны с поверхностью почвы. Следует тем не менее учитывать, что немногие виды жужелиц способны самостоятельно сколько-нибудь заметно влиять на численность колорадского жука и амброзиевого листоеда. Лишь наиболее многочисленные из них выступают как второстепенные энтомофаги: *Broscus cephalotes*, *Poecilus cupreus*, *Pterostichus melanarius*, *Carabus hampei*. В то же время комплекс жужелиц каждого конкретного биоценоза должен быть отнесен к ведущим контролирующим факторам.

Сем. Histeridae полностью представлено облигатными зоофагами. В большинстве случаев карапузиков можно отнести к личинкоедом, но кратковременность сопряженной с развитием листоедов активности взрослых особей и невысокая их численность в сообществах не позволяют допустить даже второстепенного значения всего набора видов в динамике численности колорадского жука и амброзиевого листоеда.

Мертвоеды (Silphidae) и кожееды (Dermestidae) активны на поверхности почвы в течение почти всего теплого периода, но особенность их трофики (факультативная зоофагия при преимущественной некрофагии) не позволяет активно переключаться на питание листоедами в период сопряженности ярусов их жизнедеятельности.

Многие стафилиниды (Staphylinidae) легко справляются с личинками амброзиевого листоеда и колорадского жука, что иногда можно наблюдать даже в полевых условиях, однако еще не до конца ясные специфические черты их трофической ориентации мешают им регулярно питаться листоедами вообще.

Относительно значения сем. Coccinellidae как яйцеедов амброзиевого листоеда и колорадского жука существуют противоречивые мнения. Мы считаем, что в большинстве случаев эти афидофаги не должны приниматься в расчет при оценках роли хортобионтов в динамике численности интродуцированных дорифорин.

Совсем иное положение занимают златоглазки. Их личинки, особенно *Chrysopa carnea*, бесспорно и повсеместно входят в число факторов, определяющих общий уровень смертности в популяциях листоедов. Это связано с экологической и пищевой пластичностью наиболее массовых видов и их высокой прожорливостью. Златоглазки легко и быстро переходят на доступный для них корм, и этот момент весьма положителен при оценке их как энтомофагов колорадского жука. Что же касается амброзиевого листоеда, то отрицательная роль златоглазки не так велика, как может показаться. Подъем численности личинок златоглазок наступает во второй половине лета, на которую приходится небольшой пик численности яйцекладки первого поколения амброзиевого листоеда. Но эта яйцекладка охватывает лишь небольшую часть самок, для большинства самок характерна имагинальная диапауза. Появившиеся личинки листоеда на значительной части ареала амброзии в Евразии не могут завершить развитие второго поколения и не влияют на плотность амброзии в этот период.

169—173. Отряд Hymenoptera — Перепончатокрылые

Сведение о выведении из яиц колорадского жука мимариды *Anaphes pratensis*, вероятно, ошибочно. Но вот общественные муравьи могут сыграть существенную роль на первых этапах колонизации амброзиевого листоеда, когда выделенный для колонизации участок залежи с амброзией обычно имеет обедненную фауну других фитофагов. Муравьи уносят в гнезда личинок листоеда, поэтому следует избегать мест с колониями муравьев при расселении амброзиевого листоеда.

Кроме того, некоторые складчатокрылые осы (*Vespidae*, *Eumenidae*) могут изредка заготавливать личинок листоедов для питания своих личинок.

174. Отряд Diptera — Двукрылые

Единственный вид двукрылых *Winthemia quadripustulata* Fabr. упоминается в списках ошибочно, так как это многоядный паразит гусениц бабочек в Европе, преимущественно совок. Паразитирование на колорадском жуке невозможно.

175—178. Класс Nematoda — Нематоды

Случайная находка Е. Б. Виноградовой нематод из сем. *Mermithidae* в жуках амброзиевого листоеда, обнаруженных только при вскрытии насекомых, свидетельствует, что заражение ими таких массовых видов, как листоеды-дорифорины, в Европе обычное явление. Однако, как показали работы по колорадскому жуку, существенного значения для листоедов эти нематоды не имеют.

179—197. Энтомопатогены — простейшие, грибы и бактерии

В обширной литературе, посвященной энтомопатогенам колорадского жука в Европе, отсутствует весьма существенная группа — энтомофторовые грибы. Находка *Entomophthora* sp. в популяции амброзиевого листоеда, как уже упоминалось, интересна тем, что энтомофторовые грибы не известны для дорифорин и, в частности, для колорадского жука ни в Америке, ни в Европе. В популяции амброзиевого листоеда заражение обнаружено уже в шестом поколении после интродукции при достижении листоедом критических плотностей. Можно допустить, что первые поколения колорадского жука после завоза в Европу также заражались энтомофторовыми грибами, однако стано-

вление неспецифической устойчивости в процессе адаптации этого листоеда к прессу инсектицидов и других систем мероприятий привело к формированию специфической устойчивости.

Позвоночные животные

Крайне противоположные мнения по поводу питания позвоночных колорадским жуком отразились в орнитологической литературе. По мнению Головановой (1977), поедание птицами колорадского жука случайное, и после одной-двух проб молодые особи перестают обращать внимание на насекомых. Смертность птенцов воробья резко повышается при кормлении колорадским жуком (Голованова, Леуша, 1975). Однако в результате изучения питания 15 видов птиц (Хохлов и др., 1983) обнаружено большое число жуков этого вида в желудках прежде всего куриных (серой куропатки и фазанов), и сделан вывод о возможности питания колорадским жуком многих видов птиц. Орнитологом Е. П. Соколовым (ЗИН АН СССР) изучалось по нашей просьбе питание птиц амброзиевым листоедом. Взрослые насекомые обнаружены в желудках перепелов. Предполагается, что отношение птиц к листоедам-дориформинам даже в одном районе в разные периоды может меняться, и это не однозначно для всего ареала вида.

В нашей экспедиции в Ставропольском крае зоологом О. В. Жеребцовой (ЗИН АН СССР) поставлена серия экспериментов для выяснения особенностей питания такого многоядного вида, как белогрудый еж (*Erinaceus concolor* Martin): ежи поедали амброзиевого листоеда без каких-либо отрицательных последствий, но съедали не всех предложенных жуков. В случае выбора ежи всегда предпочитали амброзиевого листоеда колорадскому жуку. Взрослых особей последнего они, как правило, не трогали даже в отсутствие другого корма или оставляли недоеденными после первой пробы.

В Западной Европе случайное питание колорадским жуком отмечено (Feytaud, 1939) для жабы (*Bufo bufo* L.), ежа (*Erinaceus europeus* L.), бурозубки (*Sorex araneus* L.), воробья (*Passer domesticus* L.), скворца (*Sturnus vulgaris* L.), вороны (*Corvus corone* L.), дрозда (*Turdus merula* L.), перепела (*Coturnix coturnix* L.), куропатки (*Perdix perdix* L.) и фазана (*Phasianus colchicus* L.), а также для озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) в Белоруссии (Рудяк, 1976).

ЕСТЕСТВЕННЫЕ ВРАГИ ЛИСТОЕДОВ РОДОВ *LEPTINOTARSA* И *ZYGOGRAMMA* НА АМЕРИКАНСКОМ КОНТИНЕНТЕ

Начиная с двадцатых годов нашего столетия, в США и Канаде ведутся интенсивные поиски энтомофагов и патогенов колорадского жука, но список перспективных видов весьма ограничен. Не обнаружено специфических вирусов, бактерий, грибов и простейших. Не только для колорадского жука, но и для всего рода *Leptinotarsa* не описано узких олигофагов, специфичность которых была бы ограничена пределами этого рода. Многие виды известных энтомофагов связаны не только с многочисленными видами листоедов трибы *Dogurphorini*, но и с другими таксонами жуков (см. список на с. 100—101).

Однако находки хальцид-яйцеедов *Edovum puttleri* и *Erixestus winnemana* для лептинотарз и зигограмм предполагают существование специфических паразитоидов и патогенов в центрах видового разнообразия этих листоедов.

В работах по интродукции энтомофагов колорадского жука сильное влияние оказывала концепция доминирующей роли климатических аналогов районов сбора и выпуска, поэтому поиски проводились в умеренной зоне Северной Америки, близкой по климату Средней Европе. Кроме того, колорадский жук

как самый молодой вид рода вряд ли может иметь сформировавшуюся фауну специфических энтомофагов.

Однако экологический спектр фауны энтомофагов дорифорин на американском континенте резко отличен от европейского. Прежде всего результатом сопряженной эволюции насекомых-энтомофагов с листоедами являются паразитоиды — внутренние паразиты яиц (*E. puttleri*, *Er. winnemana*), личинок и жуков (Tachinidae), а также эктопаразиты и специализированные хищники листоедов (Pentatomidae, Carabidae). При общем сходстве доминирующих групп энтомофагов — клопов и жужелиц — для Америки и Европы мы здесь встречаем глубокую специализацию в питании листоедами в таких родах, как *Lebia*, *Perillus*, *Podisus* и др. Но особенно выделяется уровень специфичности у большинства видов тахин (Tachinidae), эффективность заражения личинок и имаго дорифорин которыми достигает 80—90 %. Среди европейских тахин вряд ли следует ожидать частых случаев перехода на завезенных дорифорин.

До сих пор все попытки интродуцировать американских тахин в Европу для борьбы с колорадскими жуками были безуспешными. Следует ли ожидать эффективности в случае удачной акклиматизации какого-либо из этих видов? Нам представляется сомнительной рентабельность работ по интродукции видов родов *Adoryphorophaga* и *Doryphorophaga*. Эти виды перешли на колорадского жука с других дорифорин, они мало эффективны в Америке, но опасны для амброзиевого листоеда.

Еще одна доминирующая группа насекомых-энтомофагов на дорифоринах в Америке — кокциnellиды (Coccinellidae) — отличается от списка европейских широким участием родов и видов. Это связано со значительным различием доминирующих в экосистемах фитофагов в Америке и Европе, с которыми связана эволюция питания коровок, в частности, с господством листоедов — дорифорин, отсутствующих в Старом Свете.

И конечно, особо показательна фауна перепончатокрылых — паразитоидов-хальцид (Eulophidae, Pteromalidae) — этап длительной сопряженной эволюции наездников и их хозяев. Необходим целенаправленный поиск новых видов хальцид, развивающихся на дорифоринах в Мексике и Центральной Америке.

Завершают наш список два вида широко распространенных в Северной Америке нематод *Chondronema passali* и *Howardula benigna*, паразитирующих на различных насекомых.

СПИСОК ЭНТОМОФАГОВ И ПАТОГЕНОВ ЛИСТОЕДОВ РОДОВ
LEPTINOTARSA И *ZYGOGRAMMA* НА ТЕРРИТОРИИ АМЕРИКИ¹

Класс ACARIMORPHA		Класс INSECTA	
Отряд Acariformes		Отряд Hemiptera	
Сем. Uropodidae		Сем. Reduviidae	
1. <i>Uropoda americana</i> Biley	Ld	4. <i>Pselliopus cinctus</i> F.	Ld
		5. <i>Reduvius raptorius</i> Say	Ld
		6. <i>Sinea diadema</i> F.	Ld
		7. <i>S. confusa</i> Caudell	Zt
		Сем. Pentatomidae	
		8. <i>Arma spinosa</i> Dellus	Ld
		9. <i>A. cinica</i> Say	Ld
		10. <i>Acrosternum hilaris</i> Say	Ld
		11. <i>Euschistus punctipes</i> L.	Ld
		12. <i>E. variolaris</i> Pal. de Beauv.	Ld
		13. <i>Euthyrhynchus floridanus</i> L.	Ld
Класс ARACHNIDA			
Отряд Opiliones			
Сем. Phalangidae			
2. <i>Leiobunum dorsatum</i> Say	Ld		
Отряд Aranei			
Сем. Araneidae			
3. <i>Araneus reoumuri</i> Scop.	Ld		

¹ Вид жертвы: Ld — *Leptinotarsa decemlineata* Say, Lu — *L. undecemlineata* Stål, Ze — *Zygo-gramma exclamationis* F., Zs — *Z. suturalis* F., Zt — *Z. tortuosa* Rog.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для территории Европы мы приводим список энтомофагов и патогенов колорадского жука и амброзиевого листоеда, включающий до 200 видов. Естественно, он может быть увеличен примерно в 1,5 раза или, напротив, уменьшен в 2 раза, что не должно служить основой для разногласий. Объем списка в значительной мере определяется позицией авторов в данном вопросе, выбором методических подходов и методик для исследований. Из всего приведенного списка следует выделить около 80 видов, трофические особенности которых создают предпосылки для сравнительно регулярного питания интродуцированными листоедами. В состав этой группы входит лишь до 20 видов хищников и патогенов, способных оказывать заметное воздействие на численность популяций листоедов. Это обычно широко распространенные и часто встречающиеся организмы, трофически связанные с аборигенными листоедами или жуками вообще.

Для отдельных территорий приведенные численные значения уменьшаются в 3—4 раза, т. е. на практике следует учитывать около 20 видов хищников и патогенов, в числе которых, как правило, 4—6 потенциально значимых.

По мере расширения ареалов в Евразии у обоих завезенных листоедов несомненно будут зарегистрированы и другие естественные враги, но ими окажутся преимущественно экологические заместители уже известных видов, и поэтому не следует ожидать существенного повышения смертности колорадского жука и амброзиевого листоеда за счет пока не известных видов хищников и патогенов. В частности, для колорадского жука смертность от комплекса природных факторов в первом поколении лишь в отдельных точках может превышать 80 % исходной численности.

В Америке известно более 70 видов хищников и паразитов у листоедов родов *Leptinotarsa* и *Zygogramma*. Около 15 из них характеризуются как важные регуляторы уровня численности фитофагов. Причем наиболее эффективными энтомофагами здесь являются паразитоиды из семейств Tachinidae и Pteromalidae, специализированные хищники и эктопаразиты из семейств Pentatomidae и Scarabidae. Важно подчеркнуть, что распространены они только в Америке. Экологический спектр фауны энтомофагов дорифорин на американском континенте резко отличен от европейского ведущей ролью внутренних паразитов яиц, личинок и имаго, полностью отсутствующих в Европе. На нашем континенте определяющую роль играют хищники полифаги, способные более или менее регулярно переходить на питание иноземными листоедами. Однако их онтогенетические трофические адаптации не имеют ничего общего с филогенетическими адаптациями хищников на родине фитофага, способных эффективно регулировать уровень численности популяции. Причем на американском континенте это в полной мере справедливо лишь в пределах первичных ареалов листоедов. Несомненно, с центрами видового разнообразия родов дорифорин должен быть связан и поиск пока не известных патогенов: до сих пор не известны специфические вирусы, бактерии, грибы или простейшие для лептинотарз. Факультативное же поражение колорадского жука европейскими простейшими, грибами и бактериями и далее будет носить спорадический и временный характер.

Обнаружение специализированного яйцеда *Edovum puttleri* дает надежду на поиск новых специфических паразитов и патогенов лептинотарз, не представляющих опасности для расселения в Евразии амброзиевых листоедов. Необходим целенаправленный поиск хальцид, развивающихся на дорифоринах в Мексике и Центральной Америке. С другой стороны, находка энтомофторовых грибов на амброзиевом листоеде в СССР может оказаться перспективной для возможного отбора патогенных штаммов для борьбы с колорадским жуком, для которого патогены этой группы до сих пор не известны.

- Астахова Е. В. К изучению фауны пауков Харьковской и Полтавской областей // Вестн. Харьков. ун-та. 1974. Т. 105, № 5. С. 94—97.
- Богданов-Катков Н. Н. Колорадский картофельный жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say) и его карантинное значение. М.; Л., 1947. 198 с.
- Богущ П. П., Самерсов В. Ф. О роли местных энтомофагов в снижении численности колорадского жука в условиях Белоруссии // Карантин растений. М., 1967. Вып. 19. С. 103—113.
- Бровдий В. М. Жуки-листоеды. Хризомелины. Київ, 1977. 385 с.
- Голованова Э. Н. Птицы и колорадский жук // Защита растений. 1977. № 4. С. 48—49.
- Голованова Э. Н., Леуша Х. О. Поедание колорадского жука и его личинок птицами // Бюл. ВНИИ защиты раст. 1975. № 34. С. 69—71.
- Гусев Г. В. Естественные враги колорадского жука. 1. Энтомофаги — насекомые, паукообразные, черви и др. // Колорадский картофельный жук, *Leptinotarsa decemlineata* Say. М., 1981. С. 262—298.
- Гусев Г. В. Аннотированный список энтомофагов колорадского жука // Информ. бюл. ВПС/МОББ. 1983. 7. С. 6—34.
- Гусев Г. В., Сорокин Н. С. Энтомофаги колорадского жука // Защита растений. 1976. № 8. С. 50—51.
- Дядечко М. П. Энтомофаги, що обмежують чисельність колорадського жука // Основи біологічного методу захисту рослин. Київ, 1973. С. 50—62.
- Дядечко М. П., Страдинова Л. А., Гончаренко И. О. Враги колорадского жука // Защита растений. 1975. № 4. С. 51.
- Ковалев О. В. Биологическая борьба с сорными растениями в СССР // Состояние интродукции и акклиматизации перспективных энтомофагов, акарифагов и фитофагов важнейших вредителей и сорняков в странах — членах ВПС/МОББ. Киев, 1979. С. 55—58.
- Ковалев О. В., Вечернин В. В. Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтотомол. обозрение. 1986. Т. 65, № 1. С. 21—38.
- Ковалев О. В., Медведев Л. Н. Теоретические основы интродукции амброзиевых листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в СССР для биологической борьбы с амброзией // Энтотомол. обозрение. 1983. Т. 62, № 1. С. 17—32.
- Ковалев О. В., Резник С. Я., Черкашин В. Н. Методические особенности применения листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в биологической борьбе с амброзиями (*Ambrosia artemisiifolia* L., *A. psilostachya* D. C.) // Энтотомол. обозрение, 1983. Т. 62, № 2. С. 402—408.
- Ковалев О. В., Резник С. Я., Виноградова Е. Б. Методические указания по расселению и производственным испытаниям амброзиевых листоедов рода *Zygogramma* в биологической борьбе с амброзией полыннолистной и многолетней. Л., 1986. 28 с.
- Коваль Ю. В. Энтомофаги колорадского жука в агробиоценозе картофельного поля Черновицкой области УССР: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1970.
- Коваль Ю. В. Насекомые агробиоценоза картофельного поля Черновицкой области // Тр. ВНИИ защиты раст. 1973. 36. С. 26—32.
- Медведев Л. Н. Систематическое положение *Leptinotarsa decemlineata* Say в семействе Chrysomelidae, филогения, эволюция вида // Колорадский картофельный жук, *Leptinotarsa decemlineata* Say. М., 1981. С. 27—34.
- Присный А. В. Роль комплекса энтомофагов в снижении численности колорадского жука // Исслед. по энтомол. и акарол. на Украине: Тез. докл. II съезда УЭО. Ужгород, 1980. С. 199—200.
- Присный А. В. С учетом сезонности (о составе и сезонном развитии энтомокомплекса картофельного поля на Белгородщине) // Сел. зори. 1982. № 6. С. 44.
- Присный А. В. Оценка комплекса напочвенных хищных жуков как энтомофагов колорадского жука на примере юга Центрально-Черноземного района РСФСР: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1984. 23 с.
- Рудяк И. И. О поедании имаго колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) озерной лягушкой (*Rana gibibunda* Pallas) // Изв. АН БССР. Сер. биол. 1976. 6. С. 124.
- Санин В. А. Колорадский жук. М., 1976. 108 с.
- Сикура А. И., Сикура Л. В. Энтомопатогены — грибы, бактерии, простейшие, нематоды // Колорадский картофельный жук, *Leptinotarsa decemlineata* Say. М., 1981. С. 299—313.
- Сорокин Н. С. Колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say) и его энтомофаги в условиях Ростовской области // Бюл. ВНИИ защиты раст. 1976. № 37. С. 22—27.
- Сорокин Н. С. Энтомофаги колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) и их влияние на численность вредителя в условиях Ростовской области: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1977. 25 с.
- Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. М., 1971. 455 с.
- Хохлов А. Н., Бичеров А. П., Мельгунов И. Л. Колорадский жук в питании птиц // Защита растений. 1983. № 11. С. 38.
- Шувакина Е. Я. Златоглазка — хищник колорадского жука // Защита растений. 1969. № 6. С. 51.
- Bose S. K., Menta P. R. A new species of Entomophthora on beetles // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1953. Vol. 36, N 1. P. 52—56.

- Carner G. Entomophthora lampyridarum, a fungal pathogen of the Soldier Beetle Chauliognathus pennsylvanicus // Invert. Pathol. 1980. Vol. 36, N 3. P. 394—398.
- Clausen C. P. Introduced parasites and predators of arthropod pests and weeds: a world review. Agr. Handbook N 480. 1977. 551 p.
- Feytaud J. Recherches sur le doryphore. 3. Causes de reduction naturelles // Ann. Epiphyt. (N. S.). 1937. T. 3, N 1. P. 36—97.
- Feytaud J. Recherches sur le doryphore. 4. L'acclimatation d'insectes entomophages américains, ennemis du Leptinotarsa decemlineata Say // Ann. Epiphyt. (N. S.). 1938. T. 4, N 1. P. 27—93.
- Feytaud J. Les ennemis du doryphore en Europe // Intern. kongr. für Entom. Weimar, 1939. Bd 4. S. 2660—2662.
- Grissell E. E. Edovum puttleri n. g., n. sp. (Hymenoptera: Eulophidae), an egg parasite of the Colorado potato beetle (Chrysomelidae) // Proc. Entomol. Soc. Wash. 1981. Vol. 83, N 4. P. 790—796.
- Кайтазов А. Насекоми обитаващи картофината култура, като хищници на колорадския бръмбар // Раст. защита. 1963. 7. С. 24—26.
- Neill C. B. Bionomics of the sunflower beetle, Zygotogramma exclamationis (F.) (Coleoptera: Chrysomelidae), and its parasites in Manitoba: A thesis for the degree of Doctor of Philosophy. Winnipeg, 1982. 7 p.
- Obrycki J., Tauber M. J., Tauber C. A., Gollands B. Edovum puttleri (Hymenoptera: Eulophidae), an exotic egg parasitoid of the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae): responses to temperature zone conditions and resistant potato plants // Environ. Entomol. 1985. Vol. 14, N 1. P. 48—54.
- Puttler B., Long S. H. Host specificity tests of an egg parasite Edovum puttleri (Hymenoptera: Eulophidae), of the Colorado potato beetle, Leptinotarsa decemlineata Say (Coleoptera: Chrysomelidae) // Proc. Entomol. Soc. Wash. 1983. Vol. 85, N 2. P. 384—387.
- Puttler B., Hostetter D. L., Long S. H., Munson R. E., Huggans I. L. Distribution of the fungus Entomophthora phytonomi in larvae of the alfalfa weevil in Missouri // J. Econ. Entomol. 1979. Vol. 77, N 2. P. 220—221.
- Trouvelot B. Recherches sur les parasites et predateurs attaquant le doryphore en Amérique du Nord et envoi en France des Premières colonies des espèces les plus actives // Ann. Epiphyt. 1932. Vol. 17, N 6. P. 408—445.

S U M M A R Y

A list of entomophages and pathogenes of the two species of closely related leaf beetles — the Colorado potato beetle and ragweed leaf beetle (*Zygotogramma suturalis* F.) that are spreading in Eurasia is given for America and Europe. Representatives of all taxonomic groups feeding on the leaf beetles from fungi to insects and vertebrates: more than 80 species in America and more than 200 in Europe are discussed. The study of predatory arthropods ability to include in their ration introduced insects was made with the help of some laboratory behavior tests. The closeness of all groups of entomophages of the Colorado potato beetle and *Z. suturalis* in Eurasia is discovered. For some Eurasian territories it is recommended to take into account about 20 species of predators and pathogenes among which only 4 or 6 are potentially important. The fauna spectrum of entomophages of the beetles of Doryphorini tribe on the American continent differs from the entomophages fauna in the Old World by domineering of internal parasites, eggs, larvae, pupae, and imago that are not represented in Europe. For the biological control of the Colorado potato beetle the search of specific parasites and pathogenes that are not dangerous for settling of the ragweed beetle in Eurasia is approved.

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ СИСТЕМЫ «ЛИСТОЕД—АМБРОЗИЯ»

ОБНАРУЖЕНИЕ И ОПИСАНИЕ ЯВЛЕНИЯ ОБРАЗОВАНИЯ УЕДИНЕННОЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ВОЛНЫ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ НАСЕКОМЫХ

О. В. Ковалев, В. В. Вечернин

ВВЕДЕНИЕ

Считалось общепринятым, что при интродукции нового вида в свободную экологическую нишу процесс его расселения происходит более или менее равномерно без возникновения каких-либо характерных явлений (Theogy... 1976; Ecological entomology, 1984).

С 1978 г. Зоологический институт АН СССР проводит работы по интродукции и акклиматизации в СССР амброзиевого листоеда, завезенного из Северной Америки (Ковалев, 1979, 1981; Ковалев, Медведев, 1983; Ковалев и др., 1983а, 1983б) для биологического подавления карантинных сорняков амброзий. В 1985 г. на седьмом году акклиматизации шестого и седьмого поколений листоеда в результате исследований расселения листоеда в очагах амброзии полыннолистной на опытных участках ЗИН АН СССР и в посевах сельскохозяйственных культур в Ставропольском крае обнаружен неизвестный ранее процесс — формирование устойчивой незатухающей волны насекомых, движущейся без изменения формы с постоянной скоростью (Ковалев, Вечернин, 1986). Эту волну, для описания которой нами была разработана новая математическая модель, мы называем уединенной популяционной волной (УПВ). Для нее характерна необычная концентрация насекомых в узкой полосе — до 5000 особей на м². При перемещении этой волны по засоренному амброзией полю в ее тылу остается пространство полностью уничтоженной амброзии. На рис. 1 карты посевов видно, что движение УПВ напоминает распространение степного пожара. При этом скорость движения фронта волны достигает 3 м/сут (рис. 2).

Уединенные волны, движущиеся без изменения формы, в последнее время интенсивно изучаются в различных системах, в том числе и биологических (Кринский, Жаботинский, 1981; Скотт, 1983; Гутман, 1984). В одной из первых работ в этом направлении, названном позднее «автоволнами» (Жаботинский, Заикин, 1977; Иваницкий и др., 1979), была разработана модель (Колмогоров и др., 1937), получившая название КПП (по первым буквам фамилий авторов). Наиболее употребительные базисные математические модели автоволн приведены в обзоре Кринского и Жаботинского (1981). Другое направление исследований связано с применением солитоноподобных решений для описания процессов, протекающих в биологических объектах (Давыдов, 1984). Существенным отличием между этими двумя классами (солитонами и автоволнами), видимо, может служить тот факт, что солитоны могут проходить друг сквозь друга, в то время как движение автоволн связано с необратимым изменением среды, по которой происходит движение автоволны, и аналогичный процесс прохождения невозможен. Другим характерным отличием автоволн от

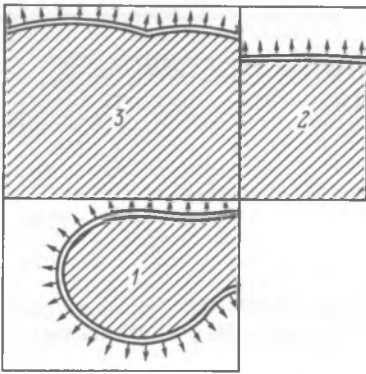


Рис. 1. Движение уединенной популяционной волны (УПВ) амброзиевого листоеда по засоренным амброзией поlynно-листной (*Ambrosia artemisiifolia*) посевам многолетних трав совхоза «Пелагиадский» Ставропольского края.

1 — эспарцет (80 га), 2 — эспарцет (45 га), 3 — люцерна (90 га). Положение фронтов УПВ приведено по состоянию на 15 июля 1985 г. Заштрихованы области, полностью освобожденные от амброзии.

солитонов может служить несимметричная форма автоволны — практически бесконечно крутой передний фронт и крутой, но более низкий задний, что неизбежно вытекает из характерных черт базовых математических моделей автоволн (Кринский, Жаботинский, 1981) (рис. 3,3). Имеется еще целый ряд отличий солитонов от автоволн, на них мы остановимся ниже. Заметим, что термин «солитон» иногда применяется в широком смысле для обозначения любой уединенной волны, движущейся без изменения формы с постоянной скоростью.

Начиная с 70-х годов в период бурного развития теоретических исследований по проблеме уединенных волн делались неоднократные попытки математически обосновать существование уединенных волн в популяции (Николис, Пригожин, 1979; Базыкин, 1984; Иванов, 1984). Однако эти исследования носили обычно чисто теоретический характер и не были связаны с наблюдением в природе и описанием конкретных уединенных популяционных волн. Даже в широко обсуждавшемся в литературе случае образования автоволн в сообществах коллективных амеб (Маркман, Домбровский, 1983; Базыкин, 1984)

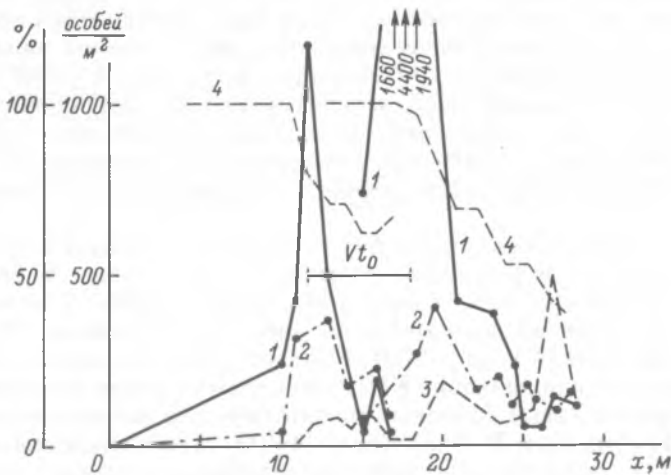


Рис. 2. Детальная структура уединенной популяционной волны (УПВ) амброзиевого листоеда. По результатам экспериментальных наблюдений на участке эспарцета 2 (см. рис. 1) показано положение волн 4 и 6 VII 1985 ($t_0=2$ сут, что отвечает скорости (V) движения волны около 3 м/сут).

По оси абсцисс — расстояние от опорной точки в направлении, перпендикулярном фронту волны; по оси ординат: слева — поврежденность амброзии, справа — число особей листоеда на m^2 . 1 — УПВ жуков, 2 — плотность подхваченных волной личинок, 3 — плотность яиц на данном участке, 4 — поврежденность амброзии. Стрелки с цифрами — количество жуков в УПВ.

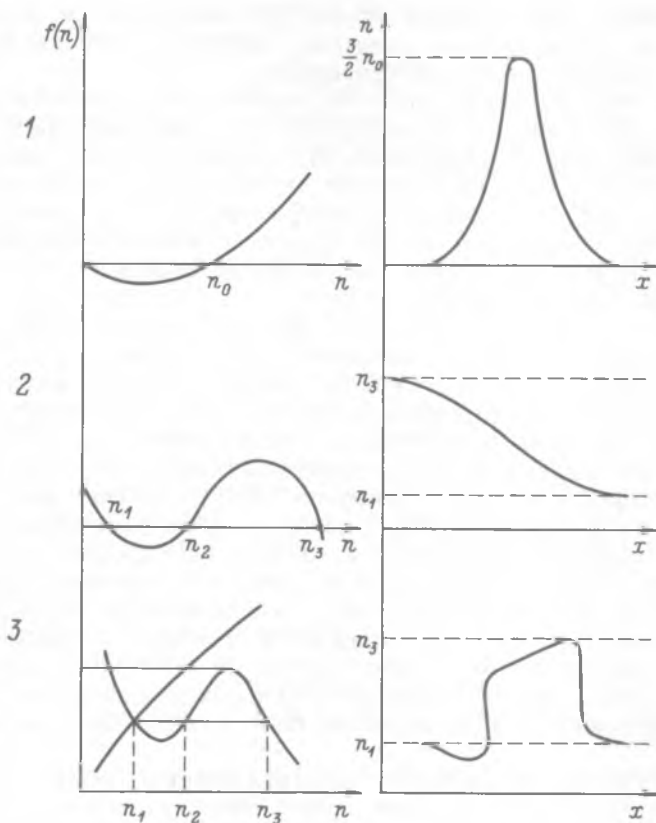


Рис. 3. Вид функции $f(n)$ (слева) и форма волны (справа) для: 1 — уединенной популяционной волны (УПВ) — формулы (4) — (6); 2 — однокомпонентной автоволновой модели; 3 — многокомпонентной автоволновой модели (3 — по: Кринский, Жаботинский, 1981).

n_0, n_1, n_2, n_3 — характерные значения плотности субстрата волны в соответствующих моделях.

автоволновой процесс является лишь сигнальной системой, проявляющейся посредством химических реакций в экстремальных условиях.

В результате ни одна из этих математических моделей не оказалась пригодной для описания обнаруженного нами явления образования уединенной популяционной волны интродуцированных насекомых.

Для описания обнаруженного нами явления образования уединенной популяционной волны насекомых нами предложена новая простая математическая модель, задаваемая системой дифференциальных уравнений (1) — (4) (см. ниже). Решением этой модели для случая прямолинейного фронта является уединенная волна, сохраняющая при движении свою форму и скорость (см. рис. 3,1 и 4). Эта волна обладает как свойствами автоволны, так и свойствами солитонов, занимая некоторое особое положение. Как и в случае автоволн (8), происходит необратимое изменение среды, по которой движется УПВ, — это полное уничтожение амброзии, и поэтому в отличие от солитонов невозможно прохождение двух УПВ друг сквозь друга. В то же время УПВ насекомых имеет симметричную или близкую к симметричной форму, характерную для солитонов (Давыдов, 1984), а не автоволн (рис. 3,3). Свойства автоволны целиком определяются свойствами среды, по которой она движется, и не зависят от свойств источника. Для формирования же УПВ насекомых необходимо достижение ими некоторой критической плотности в начальной области расселения, позволяющее обеспечить необходимое число насекомых

на единицу ширины фронта волны (около 5000 жуков/м, см. расчеты ниже). Т. е., как и для формирования солитона, необходим начальный «импульс» с амплитудой, большей некоторой критической.

Остановимся еще на одном свойстве, отличающем солитоны от автоволн. Солитоны могут существовать только в сильно нелинейных средах без диссипации. В реальных природных объектах это требование может быть выполнено только приближенно. Поскольку солитон не получает дополнительной энергии от среды, по которой он движется, а потери энергии в реальном случае полностью исключить невозможно, то все солитоны являются устойчивыми лишь на уровне точности математической модели. На практике всегда есть их, хотя бы слабое, затухание. Автоволна же существует только благодаря постоянному притоку энергии из среды, по которой она движется. Поэтому в области, где создана подходящая среда, автоволна будет реально распространяться без всякого затухания, так как потери на диссипацию будут компенсироваться притоком энергии из среды. Уединенная популяционная волна занимает и в этом отношении промежуточное положение. С одной стороны, как и в случае автоволн, энергия для поддержания жизнедеятельности насекомых черпается ими из среды, по которой происходит движение УПВ, — за счет поедания насекомыми растений амброзии. С другой стороны, подобно солитонам, устойчивость УПВ является лишь приближенной. Она может существовать лишь благодаря одновременному присутствию нескольких факторов: наличию процесса поиска насекомыми пищи (растений амброзии), существованию периодов развития личинок или созревания имаго и нелинейной зависимости динамического баланса между рождаемостью и смертностью от плотности насекомых. Как описано ниже, в конце июня — начале августа необходимый баланс между этими факторами разрушается, и УПВ перестает быть устойчивой и начинает расплываться.

Как мы уже упоминали, движение солитона никак не меняет свойств среды, в которой оно происходит, и солитоны могут проходить друг сквозь друга без изменения формы, приобретая лишь некоторый фазовый сдвиг. Движение же автоволны связано с необратимым изменением среды, по которой распространяется автоволна, что неизбежно следует хотя бы из того же факта, что энергия для поддержания автоволны черпается из среды. Поэтому, вообще говоря, повторное прохождение автоволны невозможно. Однако, если через некоторое время свойства среды, обеспечивающие возможность прохождения по ней автоволны, восстанавливаются, то в этом случае возможно повторное и даже многократное прохождение автоволны в данной среде.

Проиллюстрируем сказанное на классическом примере горения (рис. 3, 3). В данном случае при горении горючего вещества среды происходит одновременное выделение вещества, препятствующего процессу (так называемого ингибитора). Его накопление приводит к прекращению процесса горения в данном месте и перемещению зоны горения, что и вызывает образование автоволны. Поэтому автоволна, изображенная на рис. 3, 3, фактически состоит из двух волн — волны возгорания и следующей за ней волны гашения, вызванной накоплением ингибитора в процессе горения. Если при этом горючее вещество среды не успевает сгореть полностью, то после рассасывания ингибитора по такой среде возможно повторное прохождение автоволны. Так может происходить до тех пор, пока не будет исчерпан весь запас горючего вещества в среде.

УПВ насекомых в этом отношении подобна автоволне. После ее прохождения среда претерпевает необратимое изменение — это полное уничтожение кормового растения (амброзии), что делает невозможным немедленное повторное прохождение УПВ. Однако если в почве сохраняется еще некоторый запас семян амброзии, то это приводит к восстановлению среды — появлению растений амброзии на следующий год. Это делает возможным и повторное прохож-

дение УПВ. Так будет продолжаться до тех пор, пока не будет исчерпан весь запас семян амброзии в почве.

Сравним нашу модель (1) — (4) с базовой однокомпонентной автоволновой моделью (см. обзор: Кринский, Жаботинский, 1981), широко используемой при изучении нового класса автоволновых процессов. Сама формулировка нашей модели отлична от всех базовых моделей автоволн (Кринский, Жаботинский, 1981) и не сводится к ним. Новые по сравнению с базовой моделью свойства в нашей модели возникли за счет того, что в формуле для потока насекомых (2) к диффузионному члену, описывающему хаотическое расползание жуков, добавлен член, пропорциональный градиенту плотности корма, эффективно описывающий способность насекомых к поиску пищи. Именно наличие этого члена обеспечивает существование точного решения в виде УПВ. Поэтому УПВ можно назвать также самоорганизующейся УПВ. Как видно из сравнения с автоволновыми моделями (Кринский, Жаботинский, 1981) (рис. 3), возникновение УПВ в нашей модели происходит при более простом виде функции $f(n)$ — квадратичный полином. Автоволна в однокомпонентной модели может образовываться лишь при более сложном виде $f(n)$ — кубический полином. Возникновение же локализованной автоволны, имеющей форму импульса, возможно лишь в более сложных многокомпонентных моделях.

Отметим, что в работе Иванова (1984) также добавлялся в формулу для потока насекомых (2) член, пропорциональный градиенту плотности пищи, однако уравнения модели имели несколько иной вид. В результате в отличие от УПВ найденная там численными методами уединенная волна могла существовать и без добавления этого члена (т. е. когда $B = 0$). В то время как в нашей модели уединенная популяционная волна без добавления этого члена, отражающего эффективность поиска пищи насекомыми, существовать не может. Коренным образом отличается и наша формула для скорости УПВ от формулы из работы Иванова (1984), так как там скорость волны считается зависящей от рождаемости и смертности и не зависящей от коэффициента B .

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ УПВ

Математическая основа для описания волновых процессов в биологических системах была заложена в известной работе Колмогорова—Петровского—Пискунова (Колмогоров и др., 1937). Позднее аналогичные идеи получили широкое развитие и привели к созданию целого класса автоволновых моделей (см., например, обзор: Кринский, Жаботинский, 1981). Как и авторы (Колмогоров и др., 1937), мы будем использовать для описания процесса расселения листоеда по полю, засоренному амброзией, уравнение нелинейной диффузии

$$dn/\partial t = -\vec{\nabla} \vec{I} + f(n). \quad (1)$$

Здесь $n(\vec{r}, t)$ и $\vec{I}(\vec{r}, t)$ — плотность и поток насекомых соответственно, а $f(n)$ — рождаемость минус смертность на единицу площади в единицу времени.

Вектор потока насекомых равен

$$\vec{I} = -D \vec{\nabla} n + B \vec{\nabla} p. \quad (2)$$

Здесь первый член, пропорциональный градиенту плотности насекомых, описывает обычный процесс диффузии — хаотического расползания насекомых (D — коэффициент диффузии). Второй член, пропорциональный градиенту плотности пищевого растения — амброзии, отражает эффективность поиска насекомыми пищи, т. е. тот факт, что насекомые перемещаются из мест, где

плотность амброзии ниже, в те места, где она выше (B — коэффициент эффективности поиска пищи). Через $\rho(\vec{r}, t)$ мы обозначили плотность кормового растения — амброзии. Формула, аналогичная (2) для потока насекомых, использовалась, например, в работе Николиса и Пригожина (1979).

К уравнениям (1) и (2) необходимо добавить уравнение, описывающее уменьшение плотности амброзии под влиянием питания насекомых

$$\partial \rho / \partial t = -A n. \quad (3)$$

Здесь A — количество амброзии, съедаемой одной особью за единицу времени. Смысл уравнения (3) чрезвычайно прост: количество амброзии, съедаемой на единице площади за единицу времени, равно количеству, съедаемому одной особью, умноженному на число особей на единице площади.

Уравнение (1) — (3) в совокупности представляют собой формулировку математической модели, которая описывает новое явление — уединенную популяционную волну насекомых. Если теперь подставить уравнение (2) в (1), то модель будет задаваться следующей системой дифференциальных уравнений в частных производных:

$$\begin{cases} \partial n / \partial t = D \Delta n - \nabla \cdot (B \nabla \rho) + f(n) \\ \partial \rho / \partial t = -A n, \end{cases} \quad (4)$$

где Δ — оператор Лапласа. Здесь, как обычно (Колмогоров и др., 1937; Кринский, Жаботинский, 1981), предполагается постоянство коэффициента диффузии.

Математический анализ модели (4) показал, что она может иметь решение в виде уединенной популяционной волны насекомых, движущейся с постоянной скоростью без изменения формы при условии, что в качестве нелинейной функции $f(n)$ мы выбираем любую функцию, имеющую вид, изображенный на рис. 3, 1. Простейшей функцией, имеющей этот вид, является квадратичный полином

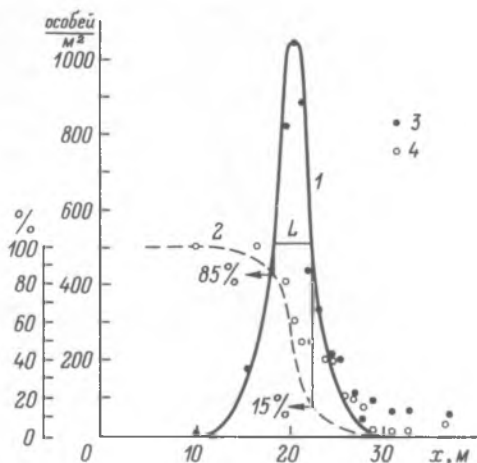
$$f(n) = E n^2 / n_0 - E n = E n (n - n_0) / n_0. \quad (5)$$

Первый член в этой формуле описывает рождаемость, второй — смертность. Очевидно, что смертность на единице площади в единицу времени должна быть пропорциональна числу насекомых, находящихся на этой площади, т. е. плотности насекомых — $n(\vec{r}, t)$. Коэффициент пропорциональности E при этом имеет смысл вероятности смерти данной особи в единицу времени, т. е. является коэффициентом смертности. На рис. 3, 1 и из формулы (5) видно, что первый член в (5), описывающий рождаемость, доминирует при больших плотностях насекомых. Реально это связано с тем, что молодые жуки, появляющиеся из почвы после завершения развития, выходят на поверхность в области, где уже вся амброзия уничтожена после прохождения УПВ. В результате, вне зависимости от точки выхода на поверхность, все они скапливаются на границе той области, где уничтожена амброзия, но именно в этой области максимальное значение имеет и плотность старых жуков. Поэтому эффективно можно считать, что приток молодых жуков происходит наиболее интенсивно в областях, где велико значение n . Этот факт и отражают график $f(n)$ на рис. 3, 1 и формула (5): при больших n доминирует рождаемость. Коэффициент n_0 имеет простой смысл — это такая критическая плотность насекомых, при которой рождаемость равна смертности, т. е. когда приток новых жуков, выходящих из почвы, в точности компенсирует смертность старых жуков.

Решением математической модели (4) для случая прямолинейного фронта является уединенная волна, сохраняющая при движении свою форму и скорость. Приведем конкретный вид решения для двух случаев: для случая постоянного коэффициента поиска пищи B и для случая, когда $B = C n$. Первый

Рис. 4. Уединенная популяционная волна (1, 3) листоеда и вызываемая им волна поврежденности амброзии (2, 4): 1, 2 — теоретический расчет по модели (см. формулы (6) и (11)), 3, 4 — результаты экспериментальных наблюдений на массиве эспарцета 1 (см. рис. 1) 9 июля 1985 г.

По оси абсцисс — расстояние от опорной точки в направлении, перпендикулярном фронту волны; по оси ординат: слева — поврежденность амброзии, справа — число особей листоеда на м². L — ширина волны.



вариант описывает ту ситуацию, когда поток насекомых, вызванный наличием градиента плотности пищи (второй член в формуле (2)), зависит лишь от величины этого градиента. Второй вариант описывает ситуацию, когда этот поток пропорционален еще и плотности насекомых.

В случае, когда $B = \text{const}$, форму волны удастся вычислить в явном виде. Исходя из системы уравнений (4), находим следующее выражение для формы УПВ:

$$n(x, t) = \frac{3n_0}{2 \text{ch}^2 \left[\frac{1}{2} \sqrt{\frac{E}{D}} (x - x_0 - Vt) \right]} \quad (6)$$

где x — координата, перпендикулярная фронту волны, а V — скорость волны, которая оказывается в этом случае равной

$$V = \sqrt{AB}. \quad (7)$$

Видно, что скорость волны постоянна и к тому же не зависит от рождаемости и смертности. Она зависит лишь от величины коэффициента A , характеризующего скорость поедания насекомыми амброзии, и коэффициента B , характеризующего эффективность поиска ими пищи.

Графически формы волны (6) показаны на рис. 3, 1 и рис. 4. Видно, что волна в этом случае имеет симметричную форму.

Исследование случая $B = Cn$ приводит к сходным результатам. Хотя получить замкнутые выражения для формы и скорости волны типа (6) и (7) в этом случае уже невозможно, можно, однако, найти численное решение нашей математической модели с помощью ЭВМ. Анализ, проведенный с помощью ЭВМ, показал (рис. 5), что, несмотря на появление незначительной асимметрии, форма волны в целом остается близка к симметричной (6). Скорость волны также однозначно определяется из уравнений модели (4), однако точно найти ее величину можно лишь численно на ЭВМ (приближенно оценить скорость в этом случае можно по формуле $V = \sqrt{2ACn_0}$).

Приведем теперь некоторые соотношения, получающиеся в нашей модели для случае $B = \text{const}$ и характеризующие процесс движения УПВ. Обозначим через ρ_0 плотность фитомассы амброзии, уничтожаемой листоедом. Она связана с коэффициентами нашей модели (4) следующим образом:

$$\rho_0 = 6n_0 \sqrt{\frac{AD}{BE}}. \quad (8)$$

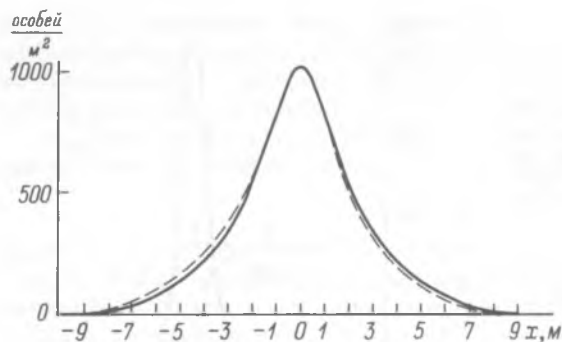


Рис. 5. Вид формы уединенной популяционной волны.

Сплошная линия — симметричная форма волны для случая $V = \text{const}$, формула (6); прерывистая линия — асимметричная форма волны для случая $V = Cn$ (результат решения на ЭВМ уравнения (20) с граничными условиями (15)).

Общее число насекомых на единицу ширины фронта в УПВ равно

$$N = 6n_0 \sqrt{\frac{D}{E}} \quad (9)$$

и является постоянным. Из формул (7), (8) и (9) вытекает также простое соотношение

$$N = p_0 V / A. \quad (10)$$

Исходя из (6) и (3), можно вычислить и пораженность амброзии в процентах, вызываемую прохождением волны листоеда:

$$П(x, t)(\%) = \frac{1}{2} \left\{ 1 - \text{th} \left[\frac{1}{2} \sqrt{\frac{E}{D}} (x - x_0 - Vt) \right] \right\} \cdot 100 \%. \quad (11)$$

График этой функции представлен на рис. 4 прерывистой линией. Если обозначить через L ширину УПВ на половине высоты, то

$$L = 4 \sqrt{\frac{D}{E}} \ln(\sqrt{2} + 1). \quad (12)$$

Пораженность амброзии перед приходом основной массы жуков и после ее прохода, согласно расчетам, составляет соответственно 15 и 85 %, причем в полосе ширины L будет находиться 70 % общего числа особей листоеда (рис. 4).

Подчеркнем, что данная модель применима лишь для определенного периода расселения жуков (конец июня—июль), когда плотность амброзии перед фронтом волны — p_0 и число жуков в волне — N можно считать примерно постоянными. Позднее происходят изменения в поведении листоеда, что приводит к расплыванию волны (в конце июля—августе), и она уже не описывается математической моделью (4).

Заметим, что все характерные свойства решения в нашей модели возникли за счет того, что в формуле для потока насекомых (2) к диффузионному члену, описывающему хаотическое расползание жуков, добавлен член, пропорциональный градиенту плотности корма, эффективно описывающий способность насекомых к поиску пищи. Именно наличие этого члена и обеспечивает существование решения в виде УПВ. Поэтому УПВ можно назвать также самоорганизующейся УПВ.

Существует простой способ, позволяющий наглядно убедиться, что в нашей математической модели (4) действительно существует решение в виде уединенной волны, движущейся без изменения формы с постоянной скоростью, для

случая, когда функция $f(n)$ имеет вид, изображенный на рис. 3, 1, — это метод механической аналогии. Он также позволяет понять, почему в однокомпонентной автоволновой модели (Кринский, Жаботинский, 1981), несмотря на более сложный вид функции $f(n)$, существует лишь решение в виде автоволны перехода (рис. 3, 2). Остановимся на этом вопросе подробнее.

Условие прямолинейности фронта волны означает, что величины n и p в (4) зависят лишь от x и не зависят от y , если ввести систему координат, где ось x направлена перпендикулярно фронту волны, а ось y — параллельно фронту ($r = (x, y)$). Тот факт, что мы ищем решение в виде волны, движущейся без изменения формы с постоянной скоростью V , математически можно сформулировать как требование того, что n и p в (4) зависят не по отдельности от x и t , а лишь от их комбинации $x - x_0 - Vt = \xi$, которую мы обозначим через ξ . В этом случае система дифференциальных уравнений в частных производных (4) сводится к системе обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} -Vn' = Dn'' - (Bp')' + f(n) \\ Vp' = An, \end{cases} \quad (13)$$

где штрих обозначает дифференцирование по ξ . Подставляя второе уравнение в первое, получаем следующее уравнение для $n(\xi)$:

$$Dn'' + Vn' - \frac{A}{V}(Bn)' + f(n) = 0. \quad (14)$$

Наконец, требование того, чтобы решение (14) имело вид уединенной волны, математически означает, что мы должны искать решение этого уравнения, удовлетворяющее еще следующим граничным условиям:

$$\lim_{\xi \rightarrow \pm \infty} n(\xi) = 0. \quad (15)$$

Уравнение (14) совместно с граничными условиями (15) однозначно определяет форму и скорость волны. Проще всего убедиться в этом, используя следующую механическую аналогию. Будем рассматривать уравнение (14) как уравнение Ньютона, описывающее движение материальной точки (частицы) с «массой» D под действием сил. Роль «координаты», характеризующей положение частицы, играет в этом случае n , а роль нового «времени» играет ξ . Ясно, что в этом случае n' — это «скорость» частицы, а n'' — это ее «ускорение». Условие (15) в этих терминах означает, что в далеком прошлом частица выходит из начала координат и в далеком будущем должна туда же вернуться. Перейдем к рассмотрению «сил», которые действуют на частицу и определяют характер ее движения.

Рассмотрим сначала случай $B = \text{const}$. В этом случае (14) можно переписать в виде

$$Dn'' = -\left(V - \frac{AB}{V}\right)n' - f(n). \quad (16)$$

Мы видим, что на частицу действуют две силы — потенциальная и сила вязкого трения, пропорционального «скорости» частицы. Роль «коэффициента вязкости» играет

$$\sigma = V - AB/V. \quad (17)$$

Вид потенциала легко определяется по виду «потенциальной силы» $F_{\text{пот}} = -f(n)$:

$$U(n) = \int f(n)dn. \quad (18)$$

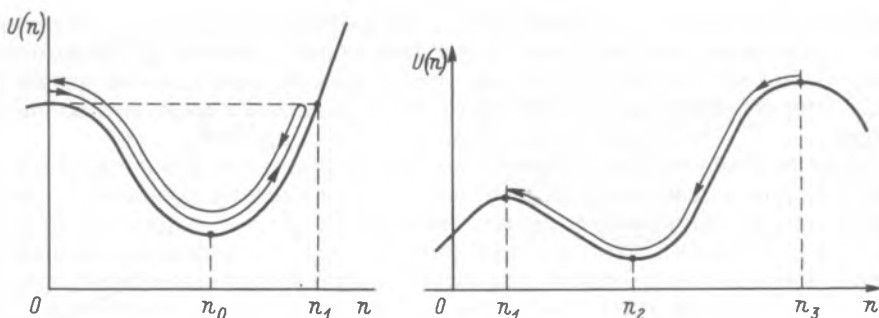


Рис. 6. Вид «потенциальной энергии» в модели УПВ.

U — вид «потенциальной энергии» в механической модели, используемой при математическом анализе данной биологической системы. Остальные обозначения как на рис. 3.

Рис. 7. Вид «потенциальной энергии» в однокомпонентной автоволновой модели (по: Кринский, Жаботинский, 1983; Гутман, 1984).

Обозначения как на рис. 3 и 6.

Для функции $f(n)$, используемой в нашей модели (рис. 3, 1), вид функции $U(n)$ изображен на рис. 6. Итак, наша задача сводится к следующей механической задаче. В далеком прошлом частица находилась в начале координат, т. е. на вершине потенциального холма, затем скатывается вправо в потенциальную яму (в область положительных значений n), доходит до дна потенциальной ямы (точка n_0), проходит ее, доходит до точки поворота (n_1), начинает движение в обратном направлении и в далеком будущем должна снова вернуться в начало координат, т. е. вкатиться на потенциальный холм и там остановиться. Ясно, что это возможно в том случае, если нет сил вязкого трения, («коэффициент вязкости» σ равен нулю). Из (17) видим, что это требование однозначно определяет скорость волны $V = \sqrt{AB}$, т. е. скорость волны определена из требования, чтобы в далеком будущем частица могла вернуться в начало координат ($n(\xi) \rightarrow 0$ при $\xi \rightarrow +\infty$ (15)). Форма же волны полностью определяется «траекторией» движения частицы — $n(\xi)$. Ясно, что она будет симметричной. Поскольку $\sigma = 0$, в силу (17) уравнение (16) легко интегрируется. Для случая, когда $f(n)$ задается аналитической формулой (5), решение имеет вид

$$n(\xi) = \frac{3n_0}{2 \operatorname{ch}^2\left(\frac{1}{2} \sqrt{\frac{E}{D}} \xi\right)}, \quad (6')$$

что и приводит к формуле (6).

Перейдем теперь к вопросу, почему в однокомпонентной автоволновой модели (Кринский, Жаботинский, 1981), несмотря на более сложный вид функции $f(n)$ (рис. 3, 2), возможна лишь автоволна перехода. Дело в том, что в этой модели в формуле для потока (2) есть только диффузионный член, что соответствует $B = 0$, и уравнение модели имеет вид (ср. (16))

$$Dn'' = -Vn' - f(n). \quad (19)$$

Роль «коэффициента вязкости» здесь играет сама скорость волны: $\sigma = V$. Ясно, что теперь решение с нулевой вязкостью означает, что и $V = 0$, т. е. невозможность получить решение в виде движущейся волны (что, впрочем, сразу следует из формулы (7) при $B = 0$). Поэтому, чтобы получить теперь решение с $V \neq 0$, приходится брать функцию $f(n)$ более сложного вида, изображен-

ного на рис. 3, 2. Такой функции $f(n)$ отвечает, согласно формуле (18), потенциал $U(n)$, изображенный на рис. 7.

Автоволне перехода (рис. 3, 2) отвечает следующая траектория движения частицы. В далеком прошлом частица находится на вершине правого потенциального холма (в точке n_3), затем она скатывается в потенциальную яму (n_2), и в далеком будущем она должна взобраться на вершину левого потенциального холма (n_1) и там остановиться. Ясно, что это возможно лишь при каком-то одном вполне определенном значении «коэффициента вязкости» σ . Если σ будет меньше нужного значения, то частица, взобравшись на вершину левого потенциального холма, не остановится там, а проскочит точку n_1 и скатится в область $n < 0$. Если же σ будет больше нужного значения, то частица при движении потеряет слишком много энергии и не сможет взобраться на левый потенциальный холм (в точку n_1). Таким образом, опять требование прихода частицы в точку n_1 при $\xi \rightarrow +\infty$ однозначно определяет σ , а следовательно, и скорость волны.

Вернемся к нашей модели и рассмотрим теперь случай $B = Cn$. В этом случае (14) принимает вид

$$Dn'' = -\left(V - \frac{2AC}{V}n\right)n' - f(n), \quad (20)$$

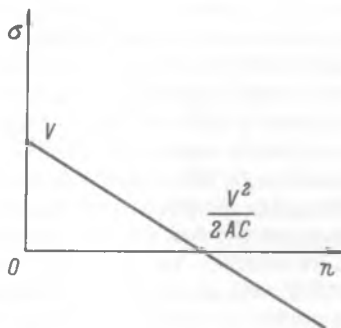
аналогичный уравнению (16). Однако здесь «коэффициент вязкости» σ оказывается зависящим от «координаты» n :

$$\sigma = V - \frac{2AC}{V}n, \quad (21)$$

т. е. уравнение (20) описывает движение частицы в потенциале $U(n)$, изображенном на рис. 6, да еще в присутствии силы вязкого трения с переменным (зависящим от точки) «коэффициентом вязкости» σ . График зависимости «коэффициента вязкости» σ от «координаты» n , отвечающий (21), приведен на рис. 8. Заметим, что при $n > V^2/(2AC)$ мы имеем отрицательный «коэффициент вязкого трения» $\sigma < 0$. Это означает, что в этой области «сила вязкого трения» $F_{\text{тр}} = -\sigma n'$ будет направлена не против скорости частицы (n'), а по ходу движения частицы. Она будет в этой области не тормозить, а, наоборот, разгонять частицу. Возможно ли в такой механической системе интересующее нас решение, когда частица в далеком прошлом выходит из точки $n = 0$ и в далеком будущем в нее возвращается (рис. 6)? Оно будет возможно, если потери энергии на трение в области, где $\sigma > 0$ ($n < V^2/(2AC)$), будут в точности компенсированы действием «ускоряющей силы трения» при $\sigma < 0$ в области $n > V^2/(2AC)$. Этой компенсации можно добиться, меняя размер области, где действуют тормозящие силы трения, т. е. меняя величину V . Таким образом, вновь величина скорости волны V однозначно определится из требования

Рис. 8. Зависимость «коэффициента вязкости» σ от «координаты» n для случая $B = Cn$ в модели УПВ.

n — плотность насекомых, которая в рассматриваемой механической модели играет роль «координаты» материальной точки. Точки пересечения прямой с осями координат анализируются в тексте.



возврата частицы в точку $n = 0$ при $\xi \rightarrow \infty$. Форма волны в этом случае уже будет иметь некоторую асимметрию. Это следует из того, что $\sigma > 0$ в окрестности точки $n = 0$. Легко вычислить асимптотический вид траектории частицы при скатывании с холма (из точки $n = 0$) и при вкатывании на него. Она имеет вид

$$n(\xi \rightarrow -\infty) \sim \exp(u_1 \xi) \quad (22a)$$

$$n(\xi \rightarrow +\infty) \sim \exp(u_2 \xi), \quad (22b)$$

где

$$u_{1,2} = -\frac{V}{2D} \pm \sqrt{\left(\frac{V}{2D}\right)^2 + \frac{E}{D}}, \quad (23)$$

причем $u_1 > 0$, $u_2 < 0$. Асимметрия волны следует из того факта, что $|u_1| < |u_2|$. Это означает, согласно (22), что передний фронт волны более крутой.

Симметричная траектория (6') для случая $B = \text{const}$ также имеет асимптотическое поведение вида (22), но в этом случае $u_{1,2} = \pm \sqrt{E/D}$ и $|u_1| = |u_2|$. Физически это означает, что поскольку в этом случае вязкого трения нет ($\sigma = 0$), то скатывание с холма (из числа координат) и вкатывание на него происходят совершенно одинаковым образом. Из (23) следует, что асимметрия волны и в случае $B = Cn$ будет мала, если выполнено соотношение $V \ll \ll 2\sqrt{ED}$.

Уравнение (20) в отличие от (16) не может быть проинтегрировано явно, поэтому мы решали его численными методами на ЭВМ.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИССЛЕДОВАНИЯ УПВ

Материалы настоящих исследований получены при проведении полевых работ комплексной экспедицией ЗИН АН СССР по разработке биологической борьбы с амброзией в Ставропольском крае, организуемой ежегодно с 1981 г. Основные учеты выполнены в июне—августе 1985 г. в месте расселения шестого и седьмого поколений амброзиевого листоеда в посевах сельскохозяйственных культур. Учеты проводились по стационарным и нестационарным трансектам. В частности, на поле эспарцета № 1 (рис. 1, 9) проведено 10 стационарных трансект длиной около 100 м поперек фронта волны листоеда. На каждой трансекте изучались пробные площадки площадью 0.1 м^2 , где подсчитывалось количество жуков, личинок и яиц листоеда, определялась поврежденность амброзии (в %) и взвешивалась ее фитомасса, а также фитомасса сельскохозяйственной культуры и других растений. Всего изучено около 900 пробных площадок.

Приведем сравнение теоретических расчетов (6) и (11) для УПВ, полученной из модели (4), с полученными экспериментальными данными (см. рис. 4). Наилучшее согласие достигается при следующем выборе параметров: $n_0 = 690$ жуков/ м^2 , $L = 4.5$ м, откуда по формуле (12) находим: $E/D = 0.61 \text{ м}^{-2}$.

По формуле (9) теперь можно определить общее число жуков на единицу ширины фронта волны $N = 5300$ жуков/м. Скорость волны экспериментально определялась путем многократных учетов на поле заднего фронта волны, ее величина для данного участка 9 июля составляла $V = 0.5$ м/сут. Плотность амброзии, поедаемой волной жуков (без учета питания личинок и яйцекладущих самок), на данном участке составляла $\rho_0 = 250$ г/ м^2 . Теперь можно из формулы (10) определить количество амброзии, съедаемой одним жуком в сутки в полевых условиях: $A = 0.024$ г/сут на одного жука. Этот результат подтверждается

Рис. 9. Схема экспериментального изучения УПВ на участке эспарцета 1 (см. рис. 1).

тр — трансекты, пр — провесы, прерывистая линия — фронт волны.

экспериментальными данными, полученными ранее при кормлении выборки жуков в лабораторных условиях, — 0.026 г/сут на одного жука. После этого из формулы (7) можно также определить и коэффициент $B=10$ жуков · м²/г · сут.

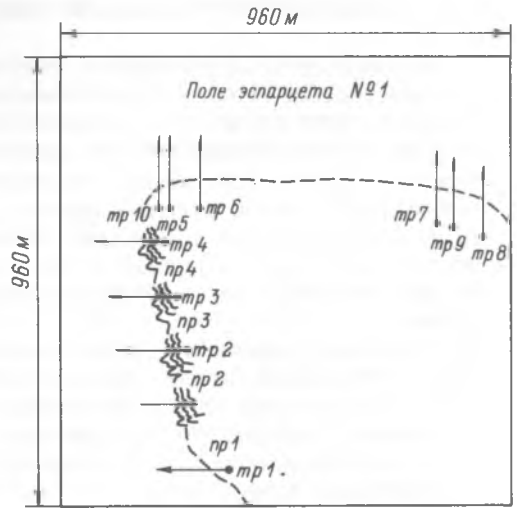
Из формулы (10) следует, что для образования УПВ, движущейся с некоторой скоростью V , необходима в полне определенная плотность жуков на единицу фронта волны. Ясно, что в первые годы расселения листоеда эта плотность, необходимая для образования УПВ, движущейся со скоростью V , не была достигнута, и лишь при весеннем расселении шестого поколения и появлении седьмого поколения в микроареале оказалось достаточное число особей, чтобы обеспечить требуемую плотность насекомых на единицу фронта волны. Оценку требуемой плотности насекомых легко произвести по формуле (10). Подставляя, например, значение $\rho_0=200$ г/м², $A=0.024$ г/сут и $V=0.5$ м/сут, находим требуемую для образования УПВ плотность $N=4200$ жуков на 1 м фронта волны.

Если плотность интродуцируемых насекомых еще не достигла такой большой величины, то и скорость движения волны будет ниже. Так, при $N=1000$ жуков на 1 м фронта при той же плотности амброзии скорость волны составляет всего 0.1 м/сут. Это приведет к тому, что волна (ширина которой составляет несколько метров) будет казаться неподвижной. Максимальная скорость, которая была зафиксирована для УПВ, — 3 м/сут на поле эспарцета № 2 (рис. 1, 2).

Отметим, что говорить о движущейся УПВ имеет смысл только в том случае, если величина ее продвижения за сутки (V) сравнима с ее шириной (L).

Подчеркнем также, что формула (10), по которой мы произвели оценку N , имеет простой физический смысл и не зависит от деталей математической модели, которой описывается УПВ.

Перейдем теперь к сравнению имеющегося экспериментального материала с результатами математической модели в случае $B=Cn$. Как мы уже отмечали, волна в этом случае имеет форму, близкую к симметричной, и на рис. 5 изображена прерывистой линией. Сплошной линией на этом же рисунке для сравнения показана симметричная волна (6), отвечающая случаю $B=const$. При нахождении решения нашей математической модели на ЭВМ для случая $B=Cn$ были использованы те же самые значения коэффициентов A , n_0 и E/D , что и в случае симметричной волны (см. выше). Коэффициент D брался равным 2.8 м²/сут. Это соответствует среднему удалению жуков от точки выпуска порядка 3 м за сутки, что подтверждается экспериментальными данными, полученными ранее (Ковалев и др., 1983б) при изучении перемещения жуков по густому лугу, — 30 см/ч. Прежнему значению скорости волны $V=0.5$ м отвечает значение коэффициента C , равное $8.7 \cdot 10^{-3}$ м⁴/г · сут. Из сравнения сплошной и прерывистой кривых на рис. 5 видно, что при скорости волны 0.5 м/с асимметрия волны еще очень мала. Однако анализ модели показывает, что для



волны, движущейся с большей скоростью, и асимметрия формы будет больше (23).

Отметим, что наше описание относится лишь непосредственно к волне самих жуков-листоедов. Реально, как это видно из рис. 2, волна жуков подхватывает и увлекает с собой некоторое количество личинок старших возрастов, встречающихся на ее пути. Кроме того, на всем пространстве перед волной с небольшой плотностью более или менее равномерно распространены ушедшие вперед яйцекладущие самки, а также имеется некоторая плотность отложенных ими яиц. Этим объясняется и несколько бóльшая, чем получается в расчетах, пораженность амброзии на переднем фронте волны (рис. 4), так как еще до прихода волны жуков часть амброзии выедается личинками и яйцекладущими самками.

Как мы уже упоминали, данная модель применима лишь для определенного периода расселения жуков (конец июня—июль), когда плотность амброзии перед фронтом волны — ρ_0 и число жуков в волне — N можно считать примерно постоянными. Позднее происходят изменения в поведении листоеда, что приводит к расплыванию волны (в конце июля—августе), и она уже не описывается математической моделью (1).

В заключение подчеркнем, что формирование движущейся УПВ амброзиевого листоеда возможно только в свободной экологической нише при интродукции вида и не проявляется на родине насекомого, имеющего специфических энтомофагов на всех стадиях своего развития.

НАУЧНОЕ И ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ОБНАРУЖЕНИЯ И ИЗУЧЕНИЯ УПВ

Полученные результаты позволяют пересмотреть существующие представления об эффективности интродукции насекомых — специфических естественных врагов сорных растений для биологической защиты растений. В настоящей работе показано, что основная особенность уединенной популяционной волны интродуцированного полезного вида заключается в полном уничтожении популяции сорного растения (на 100 %), что определяется фундаментальными свойствами УПВ. При этом подавление сорняка достигается без ущерба для окружающей среды.

Создание условий для формирования УПВ в посевах позволило поднять урожай сельскохозяйственных культур без дополнительного внесения капитальных средств. Для сильно засоренных посевов прибавка урожая достигла значительной величины. Например, в 1985 г. в совхозе «Пелагиадский» Ставропольского края на полностью очищенных от амброзии 709 га посевов прибавка урожая на 1 га составила: люцерны — 130, эспарцета — 64, кукурузы (зеленой массы) — 96 ц. При этом специальное расселение листоеда не применялось — это результат естественного расширения территории акклиматизации, нарастания численности и формирования УПВ.

Поддержание очень высокой численности в УПВ — десятков миллионов особей на территории в сотни гектаров — приводит к полному разрушению очагов амброзии и повышению урожая сельскохозяйственных культур.

Однако севооборот обычно разрушает формирующиеся УПВ в посевах. Поэтому мы рекомендуем выделять для накопления листоеда участки не менее 10 га в посевах многолетних трав. Расположение участка будет изменяться в процессе севооборота.

Отметим, что большая плотность насекомых, достигаемая в УПВ, позволяет механизировать работы по сбору амброзиевого листоеда для отправки больших партий насекомых в другие районы страны. Например, в 1985 г. с опытных участков Зоологического института АН СССР в Ставропольском крае отправ-

лено только в Краснодарский и Приморский края, помимо других районов, 3 млн жуков (120 кг).

Результаты, полученные в этой работе, открывают новые возможности поиска полезных организмов, способных образовывать уединенные популяционные волны, с целью использования интродукции этих организмов для разработки методов биологического подавления вспышек размножения вредных видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Более подробно некоторые аспекты образования УПВ разобраны в нашей предыдущей работе (Ковалев, Вечернин, 1986). В заключение отметим, что явление образования УПВ при интродукции нового вида в свободную экологическую нишу носит, по-видимому, универсальный характер. По крайней мере это относится к видам, способным давать резкие вспышки численности («экологические взрывы»). Последнее в свою очередь, видимо, характерно для видов с ярко выраженной способностью к агрегации (Taylor et al., 1978), которая позволяет интродуцируемому виду локально освободиться от пресса естественных регуляторов численности. Насколько можно судить по литературе (Элтон, 1960), явления, подобные УПВ, встречались и ранее, хотя в то время при анализе этих данных упускался волновой аспект явления. Наиболее близкий пример — вспышка размножения случайно завезенного в США так называемого японского жука *Popillia japonica* в 1916—1941 гг.

Однако наиболее яркие случаи УПВ мы обнаружили в литературе по биологической борьбе с сорняками. Например, интродукция листоеда *Chrysolina quadrigemina* из Европы в Северную Америку и Австралию в 1940—1950 гг. для биологического подавления зверобоя *Hypericum perforatum* сопровождалась формированием уединенной волны, специально не исследованной. Структура УПВ этого вида, скорость и длительность близки к таковым УПВ амброзиевого листоеда. Такой же эффективной оказалась УПВ жуков-слоников, интродуцированных из Южной Америки в Австралию, где успешно подавлены очаги сальвинии (Room et al., 1981).

Основная особенность УПВ жесткокрылых насекомых — формирование волны в период созревания взрослых особей и расплывание УПВ с началом миграционного процесса.

Интересным является анализ с точки зрения формирования УПВ процессов массового перемещения леммингов *Lemmus lemmus* L. на севере СССР и краснохвостой песчанки *Meriones erythrorus* Gray на юге СССР в районе Каспийского моря. В настоящей же работе установлено неизвестное ранее явление образования уединенной популяционной волны насекомых (амброзиевого листоеда), возникающее при интродукции их в свободную экологическую нишу и заключающееся в том, что в процессе расселения насекомых по новой территории в результате целенаправленного поиска ими пищи (амброзии) возникает самоорганизующаяся уединенная незатухающая волна насекомых, движущаяся с постоянной скоростью и характеризующаяся полным уничтожением кормового растения после своего прохождения.

ЛИТЕРАТУРА

- Базыкин А. Д. Роль математики в изучении динамики и структуры популяций // Системные принципы и эволюционные подходы в изучении популяций. Пушино, 1984. С. 16—23.
Гутман А. М. Дендриты нервных клеток. Вильнюс, 1984. 144 с.
Давыдов А. С. Солитоны в молекулярных системах. Киев, 1984. 288 с.
Жаботинский А. М., Заикин А. Н. Явление образования концентрационных автоволн // Открытия в СССР. М., 1977. С. 26—28.
Иваницкий Г. Р., Заикин А. Н., Жаботинский А. М., Кринский В. И. Обнаружение нового класса автоволновых процессов и исследование их роли. Пушино, 1979. 35 с.

- Иванов И. Н. Уединенные волны в теории популяций // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1984. № 5. С. 656—662.
- Ковалев О. В. Биологическая борьба с сорными растениями в СССР // Состояние интродукции и акклиматизации перспективных энтомофагов, акарифагов и фитофагов важнейших вредителей и сорняков в странах — членах ВПС/МОББ. Киев, 1979. С. 55—58.
- Ковалев О. В. Интродукция и акклиматизация фитофагов амброзий (*Ambrosia* L., *Asteraceae*) в СССР // Вопросы общей энтомологии. Л., 1981. С. 9—11.
- Ковалев О. В., Вечернин В. В. Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомол. обозрение. 1986. Т. 65, вып. 1. С. 21—38.
- Ковалев О. В., Медведев Л. Н. Теоретические основы интродукции амброзиевых листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в СССР для биологической борьбы с амброзией // Энтомол. обозрение. 1983. Т. 62, № 1, С. 17—32.
- Ковалев О. В., Резник С. Я., Черкашин В. Н. Методические особенности применения листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в биологической борьбе с амброзиями (*Ambrosia artemisiifolia* L., *A. psilostachya* D. C.) // Энтомол. обозрение. 1983а. Т. 62, № 2. С. 402—408.
- Ковалев О. В., Черкашин В. Н., Резник С. Я. Временные методические указания по применению листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в биологической борьбе с амброзиями (*Ambrosia artemisiifolia* L., *A. psilostachya* D. C.). Л., 1983б. 20 с.
- Колмогоров А. Н., Петровский Н. Г., Пискунов Н. С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества, и его применение к одной биологической проблеме // Бюл. МГУ. Сер. А. Математика и механика. 1937. Т. 1, № 6. С. 1.
- Кринский В. И., Жаботинский А. М. Автоволновые структуры и перспективы их исследования // Автоволновые процессы в системах с диффузией. Горький, 1981. 243 с.
- Маркман Г. С., Домбровский Ю. А. Возникновение автоколебаний в распределенной среде с множественными равновесиями // Биофизика. 1983. Т. 28, № 4. С. 682—685.
- Николис Г., Пригожин И. Самоорганизация в неравновесных системах. М., 1979. 512 с.
- Скотт Э. Рождение парадигмы // Нелинейные электромагнитные волны. М., 1983. С. 33—53.
- Элтон Ч. Экология насекомых животных и растений. М., 1960. 230 с.
- Ecological entomology* / Ed. C. B. Huffaker, R. L. Rabb. New York, 1984. XIII+844 p.
- Room P. M., Harley K. L. S., Forno I. W., Sands D. P. A. Successful biological control of the floating weed *salvinia* // *Nature*. 1981. Vol. 294, N 5836. P. 78—80.
- Taylor L. R., Woiwod I. P., Perry J. N. The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness // *J. Anim. Ecol.* 1978. Vol. 47, N 2. P. 383—406.
- Theory and practice of biological control* / Ed. C. B. Huffaker, P. S. Messenger. New York, 1976. XXI+788 p.

S U M M A R Y

A new phenomenon — formation of solitary population wave of insects (*Zygogramma suturalis* F.) appearing with its introduction into a vacant ecological niche is discovered. It shows that during the process of insect settling in a new territory resulting from their purposeful food search (*Ambrosia artemisiifolia* L.) a continuous solitary wave of insects moving with a constant velocity and characterized by a complete destruction (for 100 %) of weeds after its passing and is determined by fundamental qualities of the SPW. For the description of this phenomenon a new mathematical model that differs from well known models of autowaves and solitons has been developed. During its studying analogy with mechanical system which can be described by the same equations was used, it permits to make mathematical analyses by graphical means. Maintenance of a very high density in SPW — many millions individuals on the territory of many hundreds hectares causes complete destruction of the common ragweed and helps to increase grain production.

ИССЛЕДОВАНИЕ РАВНОВЕСНОГО СОСТОЯНИЯ
В СИСТЕМЕ АМБРОЗИЕВЫЙ ЛИСТОЕД (*ZYGOGRAMMA SUTURALIS* F.,
CHRYSOMELIDAE)—АМБРОЗИЯ ПОЛЫННОЛИСТНАЯ
(*AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L., ASTERACEAE)

О. В. Ковалев, В. В. Вечернин

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая работа является продолжением разработки авторами математических моделей системы амброзиевый листоед—амброзия полыннолистная при изучении непрерывно расширяющегося ареала листоеда в Ставропольском крае комплексной экспедицией Зоологического института АН СССР.

Наращение численности листоеда, интродуцированного одним из авторов в 1978 г., и достижение критической плотности популяций в некоторых агроценозах летом 1985 г. завершились образованием ранее неизвестного феномена — уединенной популяционной волны (УПВ) насекомых, подробно проанализированного нами ранее (Ковалев, Вечернин, 1986) и в статье авторов в настоящем сборнике. Суть этого явления состоит в том, что в процессе расселения листоеда по новой территории в результате целенаправленного поиска ими пищи (амброзии) образуется уединенная незатухающая волна насекомых, движущаяся с постоянной скоростью и характеризующаяся полным уничтожением сорного растения после своего прохождения.

К летнему полевому сезону 1986 г. ареал расселения листоеда представлял из себя область, напоминающую по форме эллипс с осями, достигающими 63 и 51 км, и центром в точке первоначального выпуска насекомых в 1978 г. Общая площадь этой области составила около 3000 км², т. е. 300 тыс. га. Предстояло выяснить, какова ситуация в центре расширяющегося ареала, т. е. что происходит после прохождения волны насекомых. Фактически это вопрос о том, каково конечное равновесное состояние в системе листоед—амброзия для разработки прогноза будущего состояния очагов амброзии.

Результаты полевых работ в 1986 г. свидетельствуют, что в агроценозах, где проходили волны листоеда в предыдущем 1985 г., амброзия практически отсутствует (многолетние травы) или встречается при низкой плотности (зерновые). Появление куртин амброзии в центре ареала листоеда в результате вспашки и выноса семян на поверхность почвы сопровождается увеличением численности листоеда, но восстановление численности листоеда будет происходить с некоторым запаздыванием. Таким образом, поведение системы листоед—амброзия носит колебательный характер. Такое запаздывание в численности листоеда очень сходно с ситуациями в системах «хищник—жертва», для которых описан колебательный режим (Lotka, 1925; Volterra, 1926). Возможен и другой вариант взаимодействия в системе листоед—амброзия, когда низкая плотность амброзии в очаге обеспечивает определенную постоянную плотность листоеда, но не может обеспечить условий для нарастания его численности. В свою очередь присутствие листоеда ограничивает рост очага амброзии. Ниже мы описываем эти взаимоотношения в системе листоед—амброзия математически.

ФОРМУЛИРОВКА МОДЕЛИ

Обозначим через $N(t)$ среднюю плотность листоеда на данном поле агроценоза в данный момент времени. Она связана с локальной плотностью листоеда, используемой нами в работе (Ковалев, Вечернин, 1986), очевидным образом:

$$N(t) = \frac{1}{S} \int n(\vec{r}, t) d\vec{r}, \quad (1)$$

где усреднение ведется по всему полю, S — площадь поля. Аналогично $P(t)$ — средняя плотность амброзии на этом поле в данный момент времени. Обсудим теперь от чего зависит скорость, с которой будут меняться эти величины. При этом мы не будем учитывать сезонных колебаний этих величин в течение года, а будем брать средние значения за год и следить лишь за их изменением от года к году.

Обсудим сначала, как менялась бы средняя плотность амброзии P на данном поле при отсутствии листоеда. Обозначим через \dot{P} скорость изменения плотности амброзии на данном поле. Точка означает производную по времени. На начальном этапе засорения, когда плотность амброзии еще мала, наблюдается бурный процесс захвата амброзией поля. При этом прирост фитомассы пропорционален самой наличной фитомассе, т. е. $\dot{P} \sim P$. Однако по мере роста средней плотности амброзии на данном поле включаются факторы, сдерживающие этот рост (ингибирование прорастания семян при самоизреживании, ограниченность запаса влаги и питательных веществ в почве и пр.). Простейший закон, описывающий такое поведение, — это хорошо известный логистический закон

$$\dot{P} = \alpha(P_1 - P)P. \quad (2)$$

При малых P : $\dot{P} > 0$ наблюдается прирост фитомассы амброзии, при больших P : $\dot{P} < 0$ доминируют факторы, сдерживающие рост. При $P = P_1$ из (2) видно, что $\dot{P} = 0$; т. е. сохраняется средняя плотность амброзии $P = P_1 = \text{const}$. Таким образом, P_1 — есть среднее значение плотности амброзии, которое устанавливается на данном поле при отсутствии на нем листоеда. Как изменится уравнение (2), если на поле будет расселяться листоед? В этом случае в правую часть (2) необходимо добавить член, учитывающий то обстоятельство, что кроме естественного изменения фитомассы, рассмотренного выше, она будет еще убывать вследствие питания листоеда. Если, как и в работе (Ковалев, Вечернин, 1986), обозначить через A количество амброзии, поедаемой одной особью листоеда в единицу времени, то N особей на единицу площади съедят за единицу времени количество амброзии, равное $A \cdot N$, что приведет к уменьшению на эту величину скорости изменения фитомассы амброзии. Т. е. в присутствии листоеда уравнение (2) необходимо заменить следующим уравнением:

$$\dot{P} = \alpha(P_1 - P)P - AN. \quad (3)$$

Отметим, что если, наоборот, пренебречь естественным ростом амброзии, т. е. первым членом в (3), то мы приходим к уравнению $\dot{P} = -AN$, которое фактически является усредненным по полю соответствующим уравнением из работы (Ковалев, Вечернин, 1986), с той лишь только разницей, что здесь A — это количество амброзии, съедаемое одной особью листоеда в среднем не за сутки, а за год. Усреднение по полю при этом проводится естественным образом по формуле (1).

Перейдем теперь к обсуждению того, какие факторы влияют на изменение средней плотности листоеда N на данном поле. \dot{N} — скорость изменения этой средней плотности листоеда. Удобно рассмотреть величину \dot{N}/N — прирост (или убыль) численности листоеда в единицу времени в расчете на одну особь. В самом грубом приближении она зависит лишь от количества пищи, приходящейся на одну особь, т. е. от отношения P/N

$$\dot{N}/N = g(P/N), \quad (4)$$

где g — некоторая функция. Каков ее вид? Если ощущается острая нехватка пищи (незначительное количество амброзии на одну особь), то численность

1 — приближенный вид этой зависимости (5), используемый в расчетах; 2 — ограничение, накладываемое на эту скорость количеством яиц, откладываемых в среднем одной самкой за сезон. N и P — средние плотности листоеда и амброзии на данном поле; \dot{N} — скорость изменения средней плотности листоеда на данном поле; $g = \dot{N}/N$ — прирост (или убыль) численности листоеда в единицу времени в расчете на одну особь; γ — количество амброзии на одну особь, при котором величина популяции листоеда сохраняется неизменной; K — среднее число яиц, которое может отложить самка листоеда за сезон.

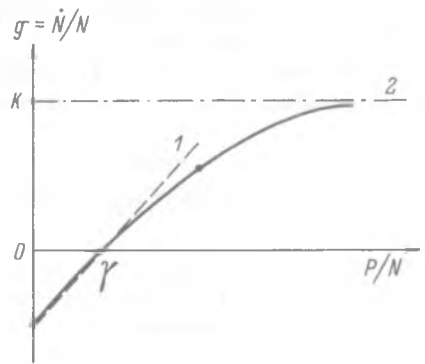


Рис. 1. Зависимость относительной скорости роста популяции амброзинового листоеда (\dot{N}/N , по оси ординат) на данном поле от количества амброзии, приходящейся на одну особь (P/N , по оси абсцисс).

популяции листоеда на данном поле будет уменьшаться. Это означает, что при малых значениях P/N мы имеем $\dot{N} < 0$ и, следовательно, g должно быть в этой области отрицательно. При достаточном количестве пищи (амброзии) происходит, наоборот, рост популяции листоеда на данном поле, т. е. при больших значениях P/N должно быть $g > 0$. При очень большом количестве амброзии, приходящемся на одну особь листоеда ($P/N \rightarrow \infty$), величина g , однако, не может неограниченно расти. Здесь вступает в действие лимитирующий фактор, связанный с ограниченностью числа яиц, которое может отложить самка листоеда за сезон. Обозначим его через K . Значение этой величины колеблется в среднем от 100 до 1000 яиц/год. Если даже принять, что условия будут идеальные и из каждого яйца в конце концов разовьется взрослая особь, то и в этом случае значение функции g будет ограничено величиной K : $g < K$, при $P/N \rightarrow \infty$. Все сказанное выше о виде функции g суммировано на рис. 1. В реальной жизни этот идеальный предел (K) недостижим из-за множества причин (гибель яиц, личинок и куколок под влиянием агротехнических мероприятий, погодных условий, естественных врагов и т. п.).

На начальном участке сплошную кривую на рис. 1 можно аппроксимировать прямой прерывистой линией (1), что позволяет выбрать функцию g в наиболее простом виде

$$g(P/N) = \beta(P/N - \gamma). \quad (5)$$

Заметим, что расчеты можно провести до конца и с функцией g более сложного вида (типа сплошной кривой на рис. 1), однако это не вносит в результат качественно новых изменений, а лишь усложняет формулы и затеняет суть дела. Поэтому мы в данной статье ограничимся функцией g вида (4) (прерывистая линия на рис. 1).

При $P/N = \gamma$ из рис. 1 и формулы (4) видно, что $g = 0$ и, следовательно, $\dot{N} = 0$. Т. е. параметр γ имеет следующий смысл: при таком количестве амброзии, приходящемся на одну особь, численность популяции листоеда на данном поле сохраняется на одном уровне. При меньшем количестве пищи на одну особь ($P/N < \gamma$) происходит уменьшение популяции ($g < 0$), при большем количестве пищи ($P/N > \gamma$) популяция растет ($g > 0$).

Таким образом, объединяя (3), (4) и (5), мы приходим к следующей математической модели, описывающей поведение системы листоед—амброзия:

$$\begin{cases} \dot{N}/N = g(P/N) = \beta(P/N - \gamma) \\ \dot{P} = \alpha(P_1 - P)P - AN. \end{cases} \quad (6)$$

Напомним, что описание носит усредненный по площади данного поля и по временам года характер: N и P — усредненные значения плотности листоеда и амброзии на данном поле (см. формулу (1)). α и β — постоянные коэффициенты пропорциональности. Смысл остальных параметров подробно обсуждался выше.

МАТЕМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МОДЕЛИ

Прежде всего заметим, что система обыкновенных дифференциальных уравнений (6) имеет нетривиальную особую точку. Действительно, из требований $\dot{N}=0$ и $\dot{P}=0$ находим

$$\begin{cases} \beta(\gamma N - P) = 0 \\ \alpha(P_1 - P)P - AN = 0, \end{cases} \quad (7)$$

и кроме очевидного решения — $N=0$ и $P=0$ — существует нетривиальная особая точка (обозначим ее через N_2 и P_2)

$$\begin{cases} P_2 = P_1 - A/\alpha\gamma \\ N_2 = P_2/\gamma. \end{cases} \quad (8)$$

Ясно, что реально интересен только случай $P_2 > 0$, что приводит к следующему ограничению на параметры модели:

$$\alpha P_1 > A/\gamma. \quad (9)$$

Здесь в левой части неравенства стоят параметры, относящиеся к амброзии, а в правой — к листоеду.

Проанализируем теперь поведение системы листоед—амброзия (6) в окрестности этой особой точки (N_2, P_2). Для этого выделим из N и P их постоянные значения N_2 и P_2 , а малые добавки обозначим соответственно η и ρ

$$\begin{cases} N = N_2 + \eta \\ P = P_2 + \rho. \end{cases} \quad (10)$$

Подставляя (10) в (6) находим

$$\begin{cases} \dot{\eta} = \beta\rho - \beta\gamma\eta \\ \dot{\rho} = (2A/\gamma - \alpha P_1)\rho - \alpha\rho^2 - A\eta. \end{cases} \quad (11)$$

При исследовании поведения системы в окрестности особой точки (N_2, P_2), т. е. при малых η и ρ , квадратичным членом $\alpha\rho^2$ можно пренебречь. Дело сводится к обычному математическому исследованию особой точки линейной системы обыкновенных дифференциальных уравнений вида

$$\begin{cases} \dot{\eta} = a\eta + b\rho \\ \dot{\rho} = c\eta + d\rho. \end{cases} \quad (12)$$

Поведение этой системы в окрестности особой точки зависит от значения корней характеристического уравнения (см., например: Корн, Корн, 1984)

$$\lambda_{1,2} = (c + b \pm \sqrt{\Delta})/2, \quad (13)$$

где

$$\Delta = (c - b)^2 + 4ad. \quad (14)$$

В нашем случае $a=\beta$, $b=-\beta\gamma$, $c=2A/\gamma - \alpha P_1$, $d=-A$ и

$$\begin{aligned}
 c + b &= 2A/\gamma - \alpha P_1 - \beta\gamma \\
 c - b &= 2A/\gamma - \alpha P_1 + \beta\gamma \\
 \Delta &= (2A/\gamma - \alpha P_1 + \beta\gamma)^2 - 4A\beta.
 \end{aligned}
 \tag{15}$$

Для устойчивости особой точки, т. е. чтобы при $t \rightarrow \infty$ было $N \rightarrow N_2$ и $P \rightarrow P_2$, необходимо, чтобы $Re\lambda_{1,2} < 0$. В нашем случае это требование приводит к условию

$$2A/\gamma - \alpha P_1 - \beta\gamma > 0. \tag{16}$$

Характер стремления решения к особой точке при $t \rightarrow \infty$ определяется знаком Δ . При $\Delta < 0$ осуществляется колебательный режим подхода к предельному значению (сплошные кривые на рис. 2, так называемый «фокус»). В нашем случае этот режим осуществляется, если выполнено условие

$$|2A/\gamma - \alpha P_1 + \beta\gamma| < 2\sqrt{A\beta}. \tag{17}$$

В противном случае решение плавно подходит к своему предельному значению при $t \rightarrow \infty$ (прерывистые линии на рис. 2, так называемый «узел»). Заметим, что в этом случае, как легко убедиться, условия (16) вместе с условием (9) оказывается достаточно, чтобы обеспечить выполнение условия $\lambda_{1,2} < 0$, т. е. устойчивость системы.

Особо интересен случай чисто мнимых корней: $Re\lambda_{1,2} = 0$ и $\Delta < 0$. Первое из этих требований означает, что между параметрами системы (6) должно быть выполнено соотношение

$$2A/\gamma - \alpha P_1 - \beta\gamma = 0. \tag{18}$$

Второе из этих требований (17), с учетом (18), сводится к следующему требованию на параметры системы (6):

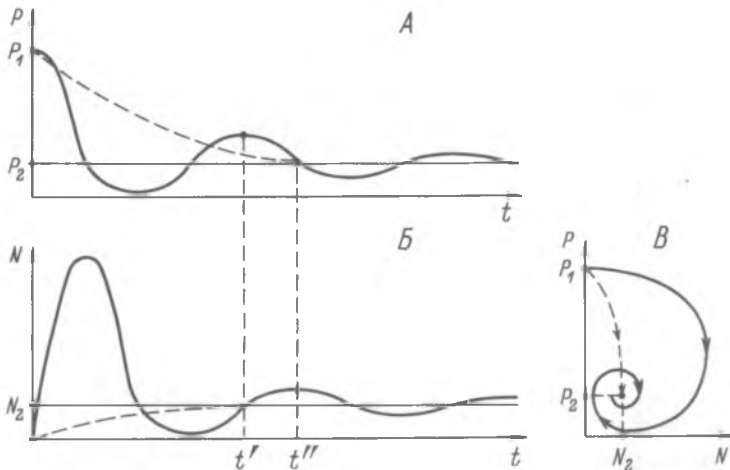


Рис. 2. Характер изменения средней плотности амброзии (P , ось ординат на графиках А и В) и средней плотности листоеда (N , ось абсцисс на графике В и ось ординат на графике Б) на данном поле с течением времени (t , ось абсцисс на графиках А и Б).

Сплошная кривая — затухающий колебательный режим (24), прерывистая линия — затухающий бесколебательный режим (26) в расчетах. P_1 — начальная средняя плотность амброзии, P_2 и N_2 — конечные средние значения плотности амброзии и листоеда на данном поле, задаваемые формулами (8). t'' — момент времени, когда плотность листоеда максимальна, запаздывает относительно момента времени t' , когда максимальна плотность амброзии.

$$\beta < A/\gamma^2, \quad (19)$$

которое выполняется автоматически, если выполнено (9). В этом случае в системе листоед—амброзия при $t \rightarrow \infty$ существуют незатухающие колебания численности листоеда и количества амброзии (рис. 3, так называемый «центр»). Отметим, что необходимый в этом случае учет высших нелинейных членов ($\alpha\rho^2$ в (11)) качественно не влияет на результат, внося лишь незначительные количественные поправки в соотношение (18) (см. ниже).

В заключение этого раздела остановимся на методе, который позволяет наглядно представить проведенный выше математический анализ системы (6). Выражая N из второго уравнения системы (6) и подставляя результат в первое уравнение, получаем уравнение для определения P

$$\ddot{P} = F_1 + F_2, \quad (20)$$

где

$$F_1 = -(2\alpha P + \beta\gamma - \alpha P_1) \dot{P}$$

$$F_2 = -\beta (\alpha\gamma P + A - \alpha\gamma P_1) P.$$

Рассматриваемый метод состоит в том, что это уравнение можно применять как уравнение движения (второй закон Ньютона) для материальной точки (частицы) с массой, равной единице. P играет роль «координаты» материальной точки, а \dot{P} и \ddot{P} — ее «скорость» и «ускорение». В дальнейшем мы будем использовать эти термины, опуская кавычки. $F_1 = -\sigma\dot{P}$ и $F_2 = -dU/dP$ — соответственно сила вязкого трения, пропорциональная скорости, и потенциальная сила, действующие на частицу. Коэффициент вязкости оказывается при этом переменным, т. е. зависящим от координаты P

$$\sigma(P) = 2\alpha P + \beta\gamma - \alpha P_1. \quad (21)$$

Потенциальная энергия имеет вид

$$U(P) = \beta \int (\alpha\gamma P + A - \alpha\gamma P_1) P dP =$$

$$= \beta (\alpha\gamma P^2/2 + A/2 - \alpha\gamma P_1 P) + \text{const.} \quad (22)$$

График ее изображен на рис. 4. В случае $\alpha\gamma P_1 > A$ потенциальная энергия имеет минимум в точке $P \equiv P_2 = P_1 - A/\alpha\gamma$, что и означает, что при

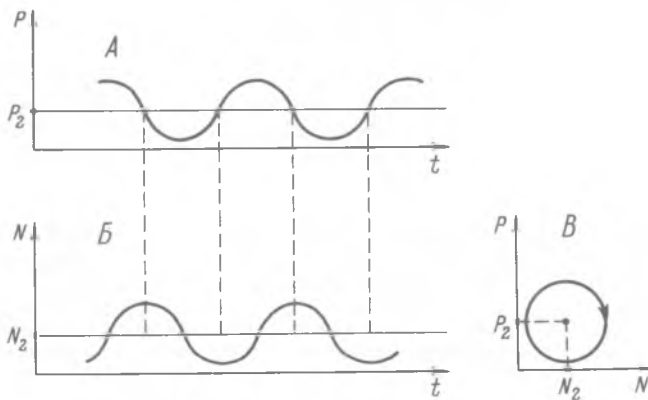
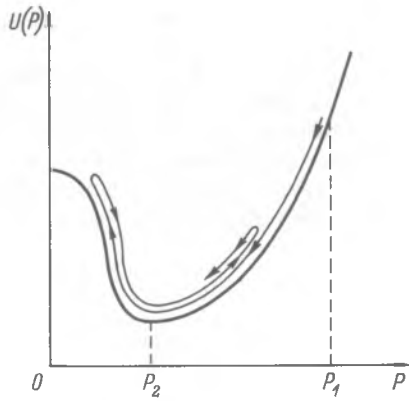


Рис. 3. Характер изменения средней плотности амброзии и средней плотности листоеда для случая незатухающих колебаний (18).

Обозначения как на рис. 2.

Рис. 4. Зависимость (22) «потенциальной энергии» ($U(P)$, по оси ординат) частицы от ее «координаты» (P , по оси абсцисс) для эквивалентной механической системы (20).



условии (9) система (6) имеет нетривиальную особую точку в области $P > 0$. Далее в окрестности этой точки система будет устойчива, если коэффициент вязкого трения будет в ней положителен

$$\sigma(P_2) > 0. \quad (23)$$

Используя (21) и (8), сразу видим, что это условие совпадает с условием устойчивости (16), так как $\sigma(P_2) = c + b = Re\lambda_{1,2}$. Но в данном методе устойчивость видна наглядно. При $\sigma(P_2) > 0$ материальная частица совершает затухающие колебания в потенциальной яме вокруг точки P_2 . Это и означает, что при $t \rightarrow \infty$ $P \rightarrow P_2$.

При $\sigma(P_2) = 0$ эти колебания не будут затухать, и мы имеем случай (18) (рис. 3). (Более строго при этом надо учитывать зависимость (21) σ от P . Справа от точки P_2 будет $\sigma > 0$, и энергия будет отбираться от частицы; слева, наоборот, будет $\sigma < 0$, и система будет пополняться энергией. При любой заданной амплитуде колебаний всегда можно подобрать такое соотношение между коэффициентами системы (6), чтобы эти затраты полностью компенсировались. При этом при большой амплитуде колебаний из-за несимметричности потенциальной ямы (рис. 4) будет несколько изменяться условие (18), которое отвечает случаю малых колебаний, когда потенциальную яму можно считать приближенно симметричной).

Наконец, если $\sigma(P_2)$ положителен и очень велик, то среда будет настолько вязкой, что частица будет скатываться на дно потенциальной ямы P_2 без колебаний. Это и есть случай, отвечающий условию $\Delta > 0$ (прерывистые линии на рис. 2).

Любопытно, что механическая система, возникающая при анализе этой модели, аналогична таковой при нашем анализе УПВ (см. статью Ковалева и Вечернина в настоящем сборнике). Однако их не следует путать. Математически отличие состоит в том, что мы теперь ищем решение для этой механической системы с другими граничными условиями. Более того, хотя зависимость потенциальной энергии U (рис. 4) и коэффициента вязкого трения σ (21) от координаты частицы такая же, как при анализе УПВ, однако роль координаты здесь играет средняя плотность амброзии P , а не локальная плотность листоеда n .

Выпишем теперь в явном виде решение системы (6) в линейном приближении (т. е. в окрестности критической точки P_2). В случае, когда $\Delta < 0$ и решение имеет вид угасающих колебаний (сплошные кривые на рис. 2), имеем

$$\begin{cases} P = P_2 + C \exp(-t/\tau) \sin(2\pi(t - t_0)/T) \\ N = N_2 + C\sqrt{\beta/A} \exp(-t/\tau) \sin(2\pi(t - t_0)/T + \varphi), \end{cases} \quad (24)$$

где P_2 и N_2 даются формулами (8). Здесь C и t_0 — константы, T — период колебаний системы, τ — характерное время затухания этих колебаний, а φ — фазовый сдвиг, определяющий запаздывание колебаний численности листоеда относительно колебаний количества амброзии. Они вычисляются следующим образом через коэффициенты исходной системы (6):

$$\begin{aligned} T &= 4\pi / \sqrt{-\Delta} \\ \tau &= -2 / (c + b) \end{aligned} \quad (25)$$

$$\varphi = \arccos [(c-b) / 2\sqrt{A\beta}].$$

Здесь $c+b$, $c-b$ и Δ даются формулами (15). Отметим, что если еще $Re\lambda_{1,2} = c+b=0$, то $\tau \rightarrow \infty$ и колебания перестают затухать. Этот случай изображен на рис. 3, решение дается теми же формулами (24), но без затухающей экспоненты $\exp(-t/\tau)$.

В случае, когда $\Delta > 0$ и решение плавно приближается к критической точке (прерывистые линии на рис. 2), имеем

$$\begin{cases} P = P_2 + C \exp(-t/\tau) \\ N = N_2 + C(c-b - \sqrt{\Delta})/2A \exp(-t/\tau). \end{cases} \quad (26)$$

Причем в этом случае

$$\tau = -2/(c+b + \sqrt{\Delta}). \quad (27)$$

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Итак, мы видим, что в зависимости от величины параметров, входящих в уравнения (6), описывающие взаимодействие в системе листоед—амброзия, в принципе возможен различный характер изменения со временем средней плотности листоеда N и амброзии P на данном поле. Возможны три варианта.

А) Средние плотности листоеда N и амброзии P на данном поле со временем плавно стремятся к своим постоянным значениям N_2 и P_2 , задаваемым формулой (8) (прерывистые линии на рис. 2).

Б) Средние плотности листоеда N и амброзии P также стремятся к фиксированным значениям N_2 и P_2 , но характер приближения их к этим значениям является колебательным (сплошные кривые на рис. 2).

В) Плотности листоеда N и амброзии P на данном поле все время колеблются вокруг определенных значений N_2 и P_2 , однако к ним не приближаясь (рис. 3).

Особо отметим, что в последних двух случаях, когда изменение численности листоеда N и количества амброзии P носит колебательный характер, максимумы численности листоеда достигаются не одновременно с максимумами количества амброзии на данном поле, а несколько позже. Т. е. колебания в численности листоеда запаздывают относительно колебаний количества амброзии. Как ясно из (24), время этого запаздывания равно

$$t_{\text{зап}} = T\varphi/2\pi, \quad (28)$$

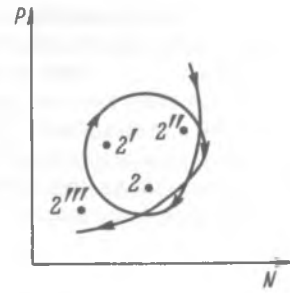
где значения T и φ определяются по формулам (25) и (15) через параметры исходной системы (6). Такие запаздывающие колебания численности характерны для многих биологических систем «хищник—пассивная жертва» (Lotka, 1925; Volterra, 1926).

Этим запаздыванием, кстати, объясняется тот полученный во время летних полевых наблюдений факт, что даже в центре ареала расселения листоеда возможно наличие отдельных полей со вспышками засоренности амброзией и относительно малым числом листоеда на них (например, в момент t' на графике рис. 2). Это не значит, что контроль над амброзией на этих полях листоедом потерян. Просто максимум численности листоеда (как и любого фитофага) будет достигнут несколько позже (к моменту t'' на рис. 2).

Вернемся к вопросу, какой же из трех рассмотренных выше вариантов реализуется в действительности в системе листоед—амброзия. Прежде всего отметим, что вероятность реализации варианта В мала. Он реализуется только в том случае, если между коэффициентами уравнений (6), описывающих

Рис. 5. Характер изменения средней плотности амброзии (P , по оси ординат) и листоеда (N , по оси абсцисс) на данном поле с течением времени с учетом влияния на эту систему внешних факторов, приводящих к постоянному смещению критической точки (N_2, P_2), к которой стремится система.

Цифра 2 обозначает точку с координатами (N_2, P_2), 2' — новое положение критической точки (N'_2, P'_2) и т. д.



систему листоед—амброзия, будет строго выполнено соотношение (18), что маловероятно. С другой стороны, если вспомнить типичный вид графиков изменения численности в системах «хищник—жертва», то они имеют вид как раз характерный для случая В (рис. 3), а не А или Б (рис. 2). Как объясняется это противоречие?

Дело здесь в том, что в реальной жизни условия, в которых находится система листоед—амброзия, постоянно меняются вследствие, например, климатических изменений. Математически это означает, что параметры, входящие в уравнение (6), которые описывают систему листоед—амброзия, строго говоря, не являются постоянными. Они медленно изменяются со временем. Это приводит к тому, что, как видно из формулы (8), со временем будут медленно изменяться и значения величин N_2 и P_2 , т. е. значения средней плотности листоеда и амброзии, к которым стремится система. К чему это приводит — показано на рис. 5. Величины N_2 и P_2 медленно меняются со временем, принимая последовательно значения N'_2 и P'_2 , затем N''_2 и P''_2 и т. д. В случаях А и Б система (т. е. значения N и P) пытается приблизиться к своим равновесным значениям N_2 и P_2 , но последние, как мы выяснили выше, не являются постоянными. Когда они принимают значения N'_2 и P'_2 , то система пытается приблизиться уже к этим новым значениям и т. д. В результате система в погоне за меняющимся положением равновесия выписывает в координатах N и P траекторию, схематично изображенную на рис. 5. В случае В система будет совершать вращение вокруг медленно перемещающегося центра (N_2, P_2), и результирующий вид траектории системы в координатах (N, P) будет опять близок к виду, изображенному на рис. 5.

Таким образом, мы приходим к весьма интересному и важному заключению, что вне зависимости от того, к какому типу принадлежит данная система — А, Б или В — в реальной жизни из-за влияния внешних возмущений характер изменения численности в системах, подобных системе «хищник—жертва», будет описываться кривой типа, изображенной на рис. 5. Более того, поскольку в результате изменения внешних условий коэффициенты в уравнениях, описывающих данную систему, могут меняться, то даже одна и та же система в разные моменты времени может принадлежать к разным типам, в зависимости от соотношений между величинами коэффициентов. Это, однако, будет сказываться лишь на деталях траектории системы на рис. 5, а не на ее общем виде. Именно этим объясняется универсальность такого характера изменения численности особей в системах «хищник—жертва».

В заключение обсудим рамки применимости модели. В целях математической простоты мы учли взаимодействие друг с другом только двух компонентов биоценоза: листоеда и амброзию. В реальной жизни, конечно, с ними взаимодействует множество других компонентов биоценоза. Так, например, на распространение амброзии в агроценозах оказывает влияние агротехника, особенности развития культуры и пр. На залежах особую роль приобретает сукцессионный процесс (Ковалев, 1986), усиливая эффективность листоеда в подавлении очага амброзии. Как показали летние полевые наблюдения

1986 г., разрушение очага амброзии листоедом в Ставропольском крае сопровождалось массовым появлением мелкопестника канадского (*Erigeron canadensis* L.), что в свою очередь способствовало переселению листоеда.

С другой стороны, необходимо подчеркнуть универсальность математической модели, задаваемой системой уравнений (6). Как ясно из формулировки модели, она непосредственно или с небольшими модификациями применима для описания взаимодействия двух видов во многих биологических системах, в которых взаимоотношения строятся по типу «хищник—пассивная жертва».

ЛИТЕРАТУРА

- Ковалев О. В. Опыт и некоторые итоги биологического метода борьбы с заносными сорняками на примере подавления амброзий // Общая энтомология. Л., 1986. С. 153—156. (Тр. ВЭО; Т. 68).
- Ковалев О. В., Вечернин В. В. Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомологическое обозрение. 1986. Т. 65, вып. 1. С. 21—38.
- Корн Г., Корн Т. Справочник по математике. М., 1984. 831 с.
- Lotka A. J. Elements of physical biology. Baltimore, 1925. 460 p.
- Volterra V. Variations and fluctuations of the member of individuals in animal species living together // Animal ecology. New York, 1926. P. 409—448.

SUMMARY

As a result of a detailed study of interrelations between the common ragweed and the chrysomelid beetle in the area of insect acclimatization in the North Caucasus mathematical model has been made, describing dynamics in quantity changes between insects and common ragweed on a particular field. On the basis of the model a study of equilibrium state in the system *Zygogramma suturalis* F., Chrysomelidae—*Ambrosia artemisiifolia* L., Asteraceae and ways of its achieving have been developed. Quality analyses of external factors influence on reaching of equilibrium state are given. It is shown that because of such influence the system can only try to achieve its equilibrium state never reaching it. It causes constant nonextinctive vibrations of quantity in the system insect—common ragweed similar to those in the system „predator—victim».

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ АГРЕГИРОВАННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО
РАСПРЕДЕЛЕНИЯ АМБРОЗИЕВОГО ПОЛОСАТОГО ЛИСТОЕДА
С ПОМОЩЬЮ СВЯЗИ СРЕДНЕГО И ДИСПЕРСИИ

О. В. Ковалев, Е. Г. Оносовская

При попытках описать распределение внутри ареала амброзиевого полосатого листоеда (*Zygommatina suturalis* F., Chrysomelidae, Coleoptera) с помощью многих известных моделей (негативного биномиального распределения, распределения Пуассона и др.) оказалось, что его видовые характеристики удовлетворяют различным моделям и с различными параметрами в зависимости от плотности популяции, а иногда и от способа учета. В работах Тейлора с соавт. (Taylor, Taylor, 1977; Taylor et al., 1978) приводится модель для описания распределения большинства живых организмов, выражающаяся уравнением связи дисперсии и среднего $D = aM^b$.

Амброзиевый полосатый листоед не является исключением в этом смысле, и его распределение можно охарактеризовать параметрами a и b , фигурирующими в уравнении $D = aM^b$ Тейлора. Параметры a и b можно найти следующим способом. В результате каждого отдельного учета можно легко подсчитать для него среднее M и дисперсию D . В результате многих учетов получим набор пар средних и дисперсий (M_i, D_i) . Предположим, что все эти пары удовлетворяют уравнению $D = aM^b$ с одними и теми же a и b . Таким образом, необходимо решить систему уравнений: $D_1 = aM_1^b$, $D_2 = aM_2^b$, ... $D_i = aM_i^b$, ... $D_n = aM_n^b$, где D_i, M_i известны, а a и b — искомые неизвестные. Один из возможных методов решения систем уравнений такого типа — метод наименьших квадратов. Для того чтобы применить этот метод, систему необходимо линеаризовать, взяв логарифм от правой и левой части уравнения $D = aM^b$: $\ln D_1 = \ln a + b \ln M_1$, $\ln D_2 = \ln a + b \ln M_2$, ... $\ln D_n = \ln a + b \ln M_n$. Отсюда получаем не сам параметр a , а его логарифм, в таком виде он фигурирует в качестве результата, так как при обратной операции возведения l в степень $\ln a$, с целью получить собственно число a , происходит большая потеря точности. В соответствии с теорией метода наименьших квадратов параметры a и b можно получить по формулам

$$b = \frac{\sum_{i=1}^n \ln D_i \ln M_i \cdot n - \sum_{i=1}^n \ln D_i \cdot \sum_{i=1}^n \ln M_i}{\sum_{i=1}^n (\ln M_i)^2 \cdot n - \left(\sum_{i=1}^n \ln M_i \right)^2}$$

$$\ln a = \frac{\sum_{i=1}^n (\ln M_i)^2 \cdot \sum_{i=1}^n \ln D_i - \sum_{i=1}^n \ln D_i \ln M_i \cdot \sum_{i=1}^n \ln M_i}{\sum_{i=1}^n (\ln M_i)^2 \cdot n - \left(\sum_{i=1}^n \ln M_i \right)^2}$$

где n — число пар (M_i, D_i) . Метод позволяет также посчитать доверительные интервалы для найденных b и $\ln a$, зависящие от разброса реальных точек (M_i, D_i) относительно получившейся кривой $D = aM^b$ и от количества точек n .

На примере описания распределения яйцекладки амброзиевого полосатого листоеда были получены результаты, доказывающие независимость при данной точности наблюдений параметров модели Тейлора от плотности и других условий учета. Ниже приведены таблицы параметров.

1) В зависимости от уровня плотности (яиц/м²)

	5 < \bar{x} ≤ 30	30 < \bar{x} ≤ 80	80 < \bar{x} ≤ 120	120 < \bar{x} ≤ 200	> 200
b	1.71 ± 2.20	1.33 ± 2.10	1.41 ± 0.36	1.60 ± 1.20	1.69 ± 0.65
$\ln a$	0.89 ± 0.53	1.31 ± 1.84	0.85 ± 0.75	0.84 ± 3.24	0.19 ± 2.57

2) В зависимости от размера выборки, по которой считались пары (M_i, D_i) (количество точек)

	10	10 < ... < 20	20 ≤ ... ≤ 30	30 ≤ ...
b	1.61 ± 0.23	1.41 ± 0.27	1.40 ± 0.35	1.75 ± 0.44
$\ln a$	0.62 ± 0.49	1.07 ± 0.60	1.02 ± 0.76	0.88 ± 0.39

3) В зависимости от интервала, с каким выполнялись пробы в учете (м)

	1 < ... ≤ 10	10 < ... ≤ 20	20 < ... < 30	30 ≤ ...
b	1.37 ± 0.97	1.33 ± 0.52	1.32 ± 0.55	1.33 ± 0.72
$\ln a$	0.98 ± 2.36	1.38 ± 1.23	1.10 ± 1.00	1.83 ± 1.55

4) В зависимости от участка, на котором проводились учеты

	Ороситель № 1	Ороситель № 2	Опытный участок
b	1.66 ± 0.56	1.46 ± 0.31	1.49 ± 0.19
$\ln a$	0.02 ± 1.36	0.61 ± 0.76	1.05 ± 0.42

5) В зависимости от времени года

	Май	Июнь	Июль	Август
b	1.42 ± 0.19	1.31 ± 0.34	1.68 ± 0.39	1.89 ± 0.30
$\ln a$	1.03 ± 0.51	1.05 ± 0.65	1.09 ± 0.68	0.30 ± 0.62

Исходя из этого были подсчитаны параметры a и b для всех самых различных учетов по яйцекладке: $b=1.55 \pm 0.14$, $\ln a=0.89 \pm 0.31$. Для взрослых особей амброзиевого полосатого листоёда распределение получилось сходным: $b=1.84 \pm 0.17$, $\ln a=1.00 \pm 0.26$.

Интересно сравнить распределение амброзиевого полосатого листоёда с распределением самого субстрата — амброзии полыннолистной: $b=1.99 \pm 0.14$, $\ln a=-0.32 \pm 0.43$. Параметр a меньше, чем у амброзиевого листоёда, что говорит о меньшем росте дисперсии при возрастании среднего, по крайней мере при достаточно низких плотностях (малом среднем), т. е. о том, что амброзия распределена в целом более равномерно, чем листоед. Это можно объяснить тем, что при учетах мы всегда находились в пределах ее постоянного, устойчивого обитания, а учеты листоёда часто проводились на границах его расселения.

Поврежденность амброзии распределена с параметрами: $b=1.80 \pm 0.43$, $\ln a=0.47 \pm 0.96$. Эти параметры сходны с распределением самого листоёда, но доверительные интервалы весьма велики, несмотря на то что в результате подсчета по всем учетам число точек было достаточно большим. Вероятно, это происходит потому, что способ учета поврежденности в процентах с точностью до 5 %, на глаз, менее точен, чем способ учета количества жуков и личинок или фитомассы амброзии.

Интересно отметить, что распределение амброзиевого полосатого листоёда, как и эти параметры у видов, способных давать резкие всплески нарастания численности, характеризуется коэффициентом b из формулы Тэйлора $D=aM^b$, существенно большим единицы. Может ли значение этого коэффициента и насколько описать способности вида к резкому увеличению численности? С этой целью рассмотрим используемый в биометрии индекс агрегированности I , равный D/M , где D — дисперсия, а M — выборочное среднее.

Для модели Тейлора индекс I равен aM^{b-1} . Из этого выражения видно, что $b=1$ является существенной качественной границей для распределений. Ситуация $a=1$, $b=1$, как уже говорилось, соответствует равномерному, т. е. пуассоновскому распределению. Чем больше a и b , тем больше агрегированность распределения. Крайний случай такой агрегированности — формирование уединенной популяционной волны у амброзиевого полосатого листоеда (Ковалев, Вечернин, 1986), когда концентрация насекомых в волне достигает миллионов особей на ограниченном пространстве.

Следует отметить, что Тейлором (Taylor et al., 1978) предложено еще несколько моделей связи среднего с дисперсией:

- 1) $M=D$,
- 2) $M=aM+bM^2$,
- 3) $M=M+aM^2$.

Эти модели также были нами проверены по методу наименьших квадратов аналогично модели $D=aM^b$, но результаты имели огромную разницу в зависимости от плотности и условий учета, а также недопустимые доверительные интервалы. Следует оговорить, что эти формулы не характеризуют какие-либо распределения. Напротив, пуассоновское, негативно-биномиальное распределение подходит под все три модели, а модель $D=aM^b$ описывает почти все известные распределения.

ЛИТЕРАТУРА

- Ковалев О. В., Вечернин В. В. Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзиевого листоеда *Zygotogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомол. обозрение. 1986. Т. 65, вып. 1. С. 21—38.
- Taylor L. R., Taylor R. A. J. Aggregation, migration and population mechanics // Nature. 1977. Vol. 265. P. 415—421.
- Taylor L. R., Woivod I. P., Perry J. N. The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness // J. Anim. Ecol. 1978. Vol. 47, N 2. P. 383—406.

SUMMARY

Description of the ragweed beetle distribution is given with the help of Taylor model. Coefficients of the model for all stages of insect development and common ragweed are described. It is supposed that the higher the coefficient the higher the aggregation of distribution.

ПРИМЕНЕНИЕ ФАКТОРНОГО АНАЛИЗА ПРИ ИЗУЧЕНИИ ВЛИЯНИЯ
АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА НА ДИНАМИКУ РАСТИТЕЛЬНОСТИ
В ОЧАГЕ АМБРОЗИИ ПОЛЫННОЛИСТНОЙ

О. В. Ковалев, Е. Г. Оносовская

Результаты влияния амброзиевого полосатого листоеда (*Zygogramma suturalis* F., Chrysomelidae) на динамику растительности в месте первоначального выпуска интродуцированных насекомых в окрестностях Ставрополя обрабатывались с помощью факторной программы на ЭВМ. Предварительные материалы опубликованы в работе О. В. Ковалева (1986), а геоботанические результаты исследований представлены в статье О. В. Ковалева, В. Х. Сивушковой и М. А. Якутиной настоящего сборника.

МЕТОДИКА

На участке колонизации листоеда, представлявшем собой залеж (8 га) с однородным покрытием из амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.), проведены постоянные трансекты с площадками 50×50 см, и ежегодно подробно описывалась динамика растительности на площади 4 га. Наблюдения проводились в 1978—1983 гг. Кроме геоботанических описаний учитывалось количество жуков, личинок и яиц листоеда, а также поврежденность амброзии.

Факторный анализ является одним из разделов многомерного статистического анализа. Основное предположение факторного анализа заключается в том, что связи между большим числом наблюдаемых признаков определяются существованием меньшего числа гипотетических ненаблюдаемых признаков или факторов. Факторы представляют собой линейную комбинацию исходных признаков, коэффициенты этой линейной комбинации именуются факторными нагрузками, а свободный член позволяет судить о связи данного фактора со всеми исходными признаками, вместе взятыми, и именуется соответственно информационной долей. Процедура факторного анализа состоит из двух этапов. На первом этапе производятся оценка факторной структуры и нахождение численного значения факторных нагрузок и информационной доли. При решении системы линейных уравнений искомые значения считаются неизвестными параметрами, а известными — корреляции и ковариации исходных признаков.

Второй этап заключается в смысловой интерпретации полученных факторов путем анализа факторных нагрузок. Факторная нагрузка является не только коэффициентом некоей линейной комбинации, но и, по сути, коэффициентом корреляции самого фактора с тем признаком, при котором факторная нагрузка стоит в этой линейной комбинации. Таким образом, по величине факторной нагрузки можно судить о зависимости фактора от соответствующего признака. Имея набор факторных нагрузок, мы вначале отбираем значимые коэффициенты корреляции, а из них группу ведущих, т. е. от двух до четырех коэффициентов, существенно больших, чем остальные. После этого анализируем группу признаков, к которым относились отобранные ведущие коэффициенты. То общее, что объединяет эти признаки, и является фактором или гипотетическим ненаблюдаемым признаком, влияющим в действительности на процесс.

Факторная программа реализована на ЭВМ ЕС 1022.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Первый фактор, как правило, объединял признаки, определяющие амброзию полыннолиственную и степень ее поврежденности (фитомасса амброзии или количество экземпляров на площадке, высота), но по мере нарастания числен-

Таблица 1

Ведущие признаки и их факторные веса в системе «листоед—амброзия»

Первый фактор		Второй фактор	
Время наблюдений		Время наблюдений	
июнь 1981 г.	август 1981 г.	июнь 1981 г.	август 1981 г.
Информационная доля		Информационная доля	
28 %	28 %	17.35 %	22 %
Высота амброзии — 0.873	Зверобой продырявленный (<i>Hypericum perforatum</i>) — 0.825	Личинки листоёда — 0.680	Морковь дикая (<i>Daucus carota</i>) — 0.753
Степень поврежденности амброзии листоедом — 0.861	Злаки — 0.824	Пырей ползучий (<i>Elytrigia repens</i>) — 0.556	Степень поврежденности амброзии — 0.727
Плотность амброзии — 0.754	Марь белая (<i>Chenopodium album</i>) — 0.620	Мелколепестник канадский (<i>Erigeron canadensis</i>) — 0.531	
Мелколепестник канадский (<i>Erigeron canadensis</i>) — 0.659	Плотность амброзии — 0.580		
	Степень поврежденности амброзии листоедом — 0.549		

Таблица 2

Ведущие признаки и их факторные веса в системе «листоед—амброзия»

Первый фактор				
Время наблюдений				
13 июля 1983 г.	20 июля 1983 г.	4 августа 1983 г.	14 августа 1983 г.	22 августа 1983 г.
Информационная доля				
55 %	30 %	46.5 %	43 %	40 %
Степень поврежденности амброзии листоедом — 0.906	Яйцекладка листоёда — 0.888	Личинки листоёда — 0.869	Степень поврежденности амброзии листоедом — 0.819	Фитомасса амброзии — 0.743
Фитомасса амброзии — 0.793	Личинки листоёда — 0.863	Яйцекладка листоёда — 0.796	Жуки листоёда — 0.778	Яйцекладка листоёда — 0.759
	Плотность амброзии — 0.830	Жуки листоёда — 0.698	Жуки листоёда — 0.778	Жуки листоёда — 0.730
	Жуки листоёда — 0.815	Фитомасса амброзии — 0.845	Яйцекладка листоёда — 0.642	Личинки листоёда — 0.687
Второй фактор				
Информационная доля				
24.3 %	18.50 %	20 %	23.6 %	22 %
Фитомасса растений, участвующих в сукцессии, кроме амброзии, — 0.7	Вьюнок (<i>Convolvulus arvensis</i>) — 0.830	Степень поврежденности амброзии листоедом — 0.895	Фитомасса амброзии — 0.776	Степень поврежденности амброзии листоедом — 0.862
Яйцекладка листоёда — 0.65	Марь белая (<i>Chenopodium album</i>) — 0.751		Фитомасса других растений — 0.577	
	Степень поврежденности амброзии листоедом — 0.560			

ности листоёда и появления растений первой и второй стадий сукцессионного процесса в первый фактор входили признаки, характеризующие эти растения (табл. 1, 2).

Второй фактор (табл. 1, 2) включал растения определенной стадии сукцессионного процесса или стадии развития листоёда.

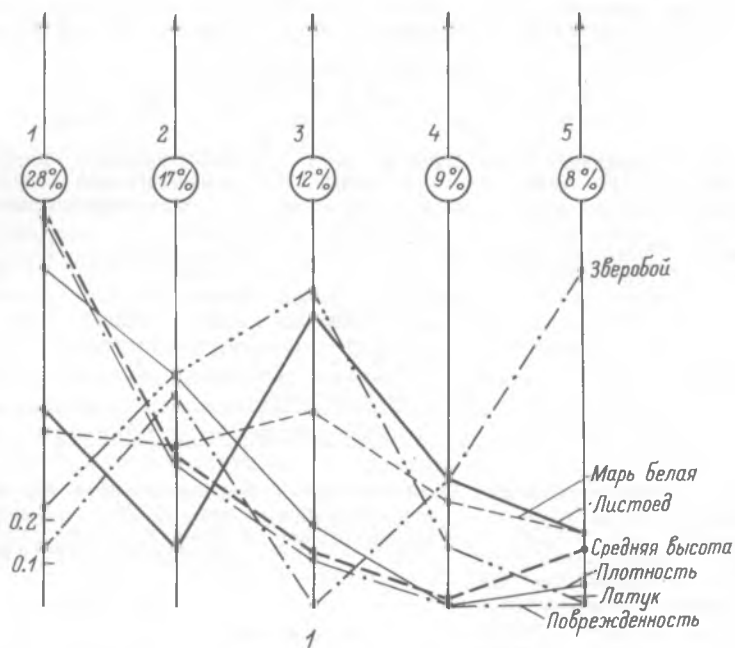
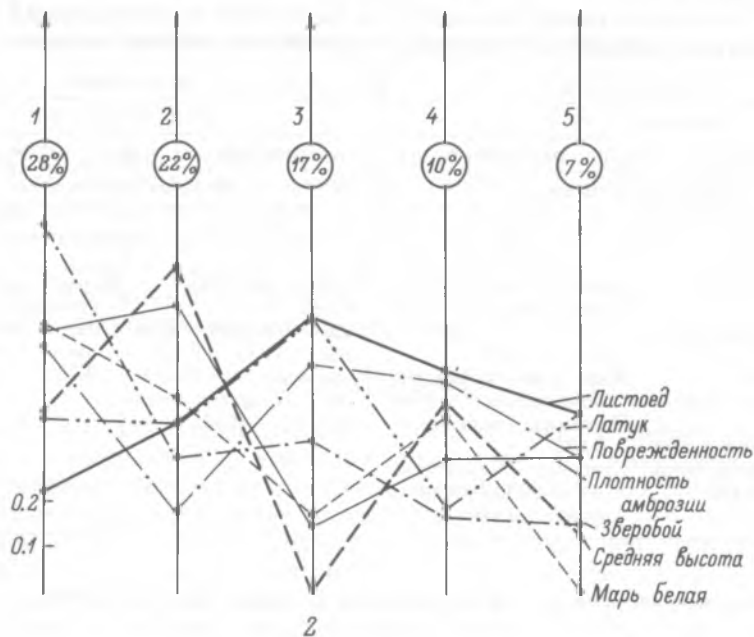
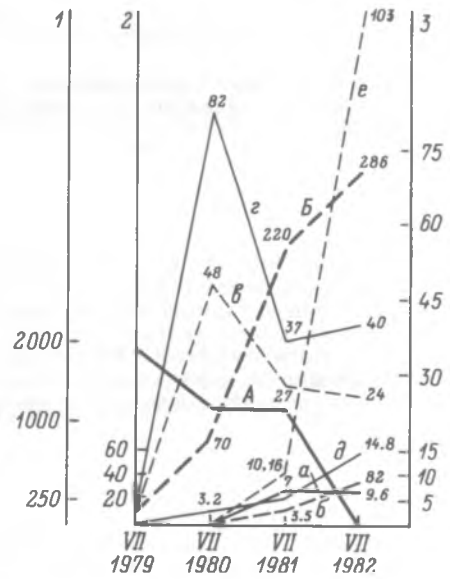


Рис. 1, 2. Результаты обсчета по факторной программе распределения признаков по факторам. Вертикальные линии обозначают факторы с 1-го по 5-й. В кружках отмечена информационная доля каждого фактора. Отметки на линиях показывают факторную нагрузку соответствующего признака. 1 — июнь 1981 г., 2 — август 1981 г.

Рис. 3. Динамика растительности в очаге амброзии полыннолистной под влиянием амброзиевого листоеда.

А — амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia*), Б — листоед (*Zygogramma suturalis*), а — бодяк полевой (*Cirsium arvense*), б — зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum*), в — марь белая (*Chenopodium album*), г — мелколепестник канадский (*Erigeron canadensis*), д — морковь дикая (*Daucus carota* L.), е — пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski). По оси ординат: 1 — растения амброзии, 2 — листоед, 3 — другие растения (в логарифмическом масштабе — от каждого числа на натуральный логарифм); по оси абсцисс — время учета.



Остальные факторы (рис. 1, 2) определялись почти исключительно видами растений сукцессии: третий фактор с информационной долей 12 % — латуком (*Lactuca serriola* L.) и имаго листоеда (0.656), четвертый фактор с информационной долей 9 % — бодяком (*Cirsium arvense* (L.) Scop.) (0.768), пятый фактор с информационной долей 8 % — зверобоем (*Hypericum perforatum* L.) (0.741), шестой фактор с информационной долей 6 % — марью белой (*Chenopodium album* L.) (0.538). В связи с тем, что факторная программа оперирует корреляционными матрицами, мы располагаем корреляциями всех признаков друг с другом. В результате корреляционного анализа получена следующая картина динамики растительного покрова (рис. 3) под влиянием амброзиевого листоеда.

В период первичного освоения экологической ниши при малых численностях интродуцируемых популяций амброзиевого листоеда особую роль приобретает сукцессионный процесс, усиливая эффективность листоеда в подавлении очага амброзии. В зависимости от запаса семян в почве в каждой новой зоне распространения листоеда доминирующее положение в первых стадиях сукцессии приобретали различные виды. Эти растения произрастают вместе с амброзией и резко увеличивают свое участие в растительном покрове на второй год, когда амброзия уничтожается листоедом. Они не проявляют отрицательных корреляций с амброзией, а в некоторых случаях даже имеют положительную корреляцию: коэффициент корреляции амброзии и мари белой — 0.501, амброзии и мелколепестника — 0.656. Следует отметить, что растения первой стадии сукцессии наиболее чутко реагируют на поврежденность амброзии листоедом и проявляют с ней положительную корреляцию: для латука (*Lactuca serriola*) этот коэффициент равен 0.515, для мелколепестника (*Erigeron canadensis* L.) — 0.440. Кроме того, растения первой стадии сукцессии проявляют достаточно часто значимые положительные корреляции друг с другом: коэффициент корреляции между латуком и марью белой составил в среднем 0.45 за лето 1981 г.

Наступление первой и второй стадий сукцессии под влиянием листоеда происходит с такой же периодичностью, как и в Северной Америке (Ковалев, 1986). В контроле на участке первичного выпуска за период исследований (1979—1982 гг.) не происходило значительных изменений в динамике растительного покрова.

Особая роль в изменении растительного покрова не только на залежах, но и в засоренных агроценозах Ставропольского края принадлежит мелколепестнику канадскому (*E. canadensis*) — самому широко распространенному спутнику амброзии полыннолистной на ее родине в Северной Америке. Мелколепестник оказался наиболее чутким индикатором подавления очагов амброзии листоедом в 1980—1986 гг.

ЛИТЕРАТУРА

Ковалев О. В. Опыт и некоторые итоги биологического метода борьбы с заносными сорняками на примере подавления амброзий // Общая энтомология. Л., 1986. С. 153—156. (Тр. ВЭО; Т. 68).

SUMMARY

With the help of the factor analysis long-term data on the influence of *Zygogramma suturalis* beetle introduced from North America on vegetation dynamics in areas contaminated with the common ragweed and specificity of succession process have been worked on computer. Plant species of the first succession stage don't show negative correlations with common ragweed or have positive correlations reacting to common ragweed damage by the insect. These species highly increase their participation in a vegetation cover after its settling. There are no such changes in areas where insects were not introduced.

МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА И ИХ ФЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА

МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИИ АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА *ZYGOGRAMMA SUTURALIS* F. (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE), ИНТРОДУЦИРОВАННОГО ИЗ СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ В СССР

О. В. Ковалев

Интродукция из Северной Америки и акклиматизация в СССР (Ковалев, 1979; Ковалев, Медведев, 1983; Ковалев и др., 1986) амброзиевого полосатого листоеда *Zygogramma suturalis* F. открыла благоприятные возможности для популяционных исследований: обширные площади нового ареала вида, акклиматизированного в 15 областях страны от Украины до Дальнего Востока, различные условия его существования, отсутствие регулирующего контроля естественных врагов и высокая плотность популяции на фоне значительных плотностей растения-хозяина — *Ambrosia artemisiifolia* L. (Ковалев, Вечернин, 1986).

Интродуцированная выборка насекомых (1.5 тыс. взрослых особей) завезена из Канады (окрестности Торонто, провинция Онтарио) и колонизирована в окрестностях Ставрополя в августе 1978 г. В 1986 г. на восьмом поколении размножения листоеда площадь микроареала вида достигла 300 000 га, а численность десятков миллионов особей. Кроме того, эта популяция стала источником колонизации листоеда в другие районы страны.

В настоящей работе разрабатываются методы фенетического анализа популяции, приводится анализ изменчивости окраски надкрылий, структуры крыла и размеров тела взрослых особей, а также анализ соотношения полов популяционных группировок расширяющегося ареала вида в окрестностях Ставрополя и сравниваются параметры выборки из Канады и ставропольской популяции с целью определения возможных микроэволюционных процессов в акклиматизированной популяции.

Для изучения динамики и стабильности структуры популяции использовались методы фенетического анализа (Яблоков, Ларина, 1985), позволяющие описать признаки-маркеры при самых различных изменениях черт фенотипа. С этой целью разработана фенетическая карта фенофонда по признакам пигментации надкрыльев. Индикационная роль фенотипа жуков элитр хорошо известна (Яблоков, Ларина, 1985), однако до последнего времени в литературе не было попыток связать изменчивость рисунка с трахеацией элитр.

ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ *Z. SUTURALIS* В СЕВЕРНОЙ АМЕРИКЕ

Ареал *Z. suturalis* на родине вида совпадает с распространением амброзии полыннолистной, т. е. на севере ограничен 45—50° с. ш., а на юго-востоке охватывает Флориду. Юго-западную границу ареала определить трудно, так как

полосатый амброзиевый листоед может питаться на *Ambrosia psilostachya* DC., но к юго-западу этот вид замещается *Z. disrupta* (Rogers) и *Z. tortuosa* (Rogers).

Изменчивость вида не исследовалась, был описан лишь один подвид *Z. suturalis casta* Rogers, отличающийся от номинативной формы осветлением краевой полосы элитр. Однако, по обобщающим данным Вилькокса (Wilcox, 1972), этот подвид не имеет четких границ ареала и мозаично вкраплен в ареал номинативной формы на севере и востоке. Все поступающие выборки из Северной Америки в СССР для экспериментальных исследований по проверке специфичности и последующей акклиматизации происходили из различных районов США (Мэриленд, Огайо, Флорида) и Канады (Онтарио) и включали только номинативную форму *Z. s. suturalis*.

Однако в 1988 г. в период экспедиционной поездки в США автор обнаружил четкую географическую границу между двумя подвидами, разделенными рекой Миссисипи. Это разграничение не связано с климатическими условиями: крайние южные и северные доминирующие формы не различаются внутри ареалов каждого подвида. Длительное поддержание частоты доминирующих аллелей у обоих подвидов связано лишь с географической изоляцией и действием отбора.

АРЕАЛЫ ПОДВИДОВ *Z. SUTURALIS*

Z. s. suturalis: территория штатов США к востоку от р. Миссисипи и к югу от Великих озер, все атлантические штаты, начиная с юга Флориды; юго-восточные районы Канады до 50° с. ш., юг провинций Квебек и Онтарио.

Z. s. casta: территория штатов США к западу от р. Миссисипи (Луизиана, Арканзас, Оклахома, Миссури, Канзас, Колорадо, Небраска, Айова, Южная Дакота). В Канаде отсутствует. Достоверные сведения в литературе приводятся для Миссури (Riley, Enns, 1979) и Южной Дакоты (Kirk, Balsbaugh, 1975).

Таким образом, граница между подвидами, разделенными рекой Миссисипи, проходит практически по географической долготе — 90° з. д. Подвиды резко отличаются по рисунку доминирующих аллелей, и в пределах ареалов каждого подвида сохраняется стабильная частота этих аллелей. Причина сохранения такой изоляции подвидов может оказаться довольно простой: листоед имеет очень небольшую величину радиуса репродуктивной активности. Это — расстояние между местом рождения и местом размножения для 95 % особей данного поколения (Яблоков, 1987).

В период акклиматизации листоеда в СССР обнаружено, что этот вид не обладает способностью к полету (Ковалев и др., 1986). Потеря способности к полету несомненно связана с ценотической эволюцией кормового растения — амброзии полыннолистной, участвующей только на ранних стадиях сукцессионного процесса. До ее распространения человеком амброзия полыннолистная занимала ограниченные территории, не проникала в фитоценозы, поэтому мигрирующие летающие особи элиминировались: листоед обнаруживает амброзию на расстоянии только 3—5 см. Взрыв размножения интродуцированной популяции *Z. s. suturalis* на Северном Кавказе и возможное стрессовое влияние необычно высокой плотности в ряду поколений вызвали появление летающих форм в пятом поколении (Ковалев, 1986). Морфология летающих форм отличается иным строением аксиллярного аппарата, чем у особей из Канады и США, не имеющих склеротизованных структур в аксиллярном аппарате, которыми обеспечивается полет (Бродский, Ковалев, в печати). Расселение в Евразии популяции с новым признаком уже отличает интродуцированные формы от американских. Однако особо следует подчеркнуть, что в настоящее время в Старом Свете от Югославии на западе до юга Дальнего Востока СССР и в Китае расселется номинативная форма *Z. s. suturalis*, интродуцированная из восточных

районов ареала вида в США и Канаде. Поэтому закономерности изменчивости окраски и морфологических структур, обсуждаемые в статьях настоящего сборника, свойственны именно этому подвиду *Z. s. suturalis*. Доминирующие аллели у *Z. s. casta* резко отличаются по окраске. Вот почему полученные материалы по изменчивости для *Z. s. suturalis* не следует соотносить для вида в целом, хотя в колоссальных по численности популяциях на Северном Кавказе мы обнаружили, вероятно, крайние формы изменчивости, свойственной этому виду.

В 1988 г. автор интродуцировал *Z. s. casta* из Миссури (США) в Ставрополь.

М е т о д и к а. В различных точках ареала амброзиевого листоеда в окрестностях Ставрополя проводились выборочные сборы насекомых кошением сачком. Объем каждой выборки по возможности доводился до 200 экземпляров. Для сравнительного анализа использовались выборки нескольких основных внутривидовых группировок ставропольской популяции, называемых нами субпопуляции, так как за короткое время отдельные популяции не сформировались, несмотря на численность отдельных субпопуляций в десятки миллионов особей.

1. Субпопуляция, образующая единенную популяционную волну листоеда с очень высокой плотностью насекомых (до 3000 особей/м²) на поле эспарцета (1985 г.).

2. Субпопуляция с высокой плотностью листоеда по краю поля люцерны после уборки урожая (1985 г.).

3. Субпопуляция вдоль лесополосы у картофельного поля, засоренного амброзией и регулярно обрабатываемого инсектицидами против колорадского жука (1985 г.).

4. Субпопуляция на поле пшеницы после уборки урожая, насекомые собирались по краю поля (1985 г.).

5. Субпопуляция на залежи (1984 г.).

Рассматривалась также выборка из Канады (1977 г.), собранная в окрестностях Торонто за год до интродукции листоеда из этого района.

Можно ли применить термин «популяция» к массовому размножению амброзиевого листоеда на Северном Кавказе, если «популяция — минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственную экологическую гиперпространство?» (Яблоков, 1987). Поэтому Яблоковым предлагается не применять этот термин для временно размножающихся, хотя и многочисленных групп особей за пределами обычного ареала. Однако наша популяция прошла первый шаг элементарного адаптационного явления — появился новый генотип летающих особей с несвойственной виду морфологической структурой аксиллярного аппарата. Этот аллель распространился по всей популяции. Эволюционное время для формирования генетической системы новой популяции, учитывая необычайно высокую численность, — пять поколений.

Возможно, следует применять термин «ставропольская популяция» для случаев акклиматизации выборок в других районах страны. Однако расселение специфического фитофага в свободной экологической нише огромного ареала амброзий полыннолистной и многолетней создает условия для элементарных эволюционных изменений и формирования новых популяций.

СТРУКТУРА РИСУНКА НАДКРЫЛИЙ

Рисунок элитры листоеда представляет из себя сочетание пунктировки, образованной выходами трахей, и продольных темно-коричневых полос меланина, распределенных по светлому фону (рис. 1—4). На каждой элитре имеются две

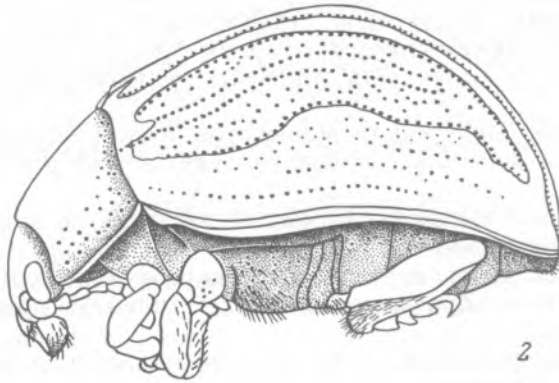
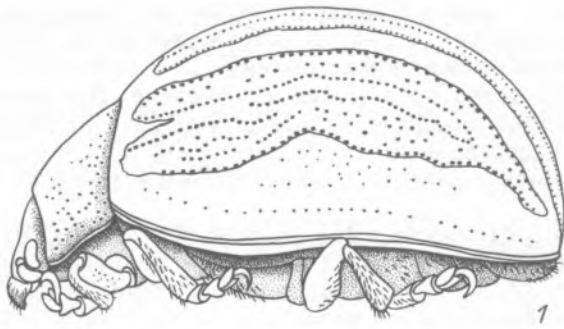


Рис. 1, 2. Изменчивость формы тела *Zygotogramma suturalis*.

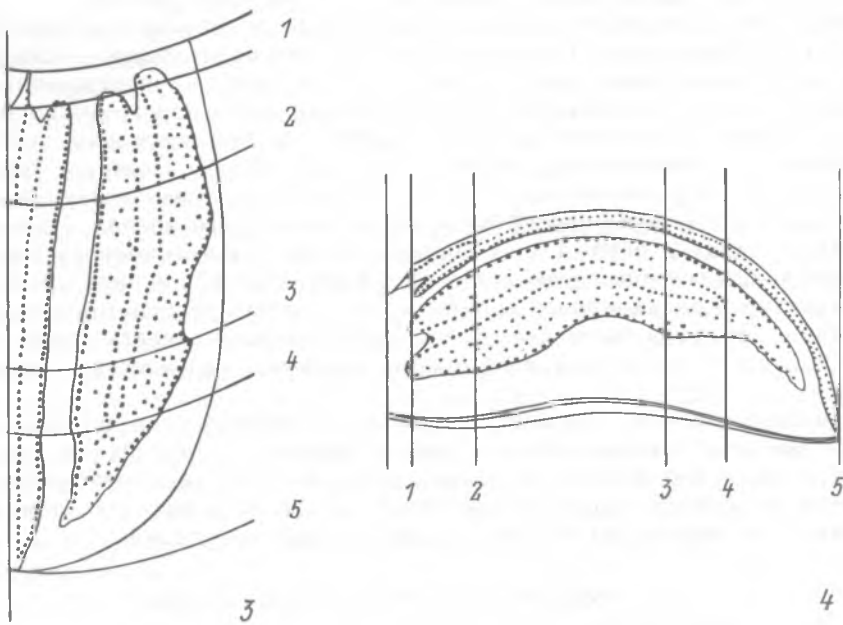
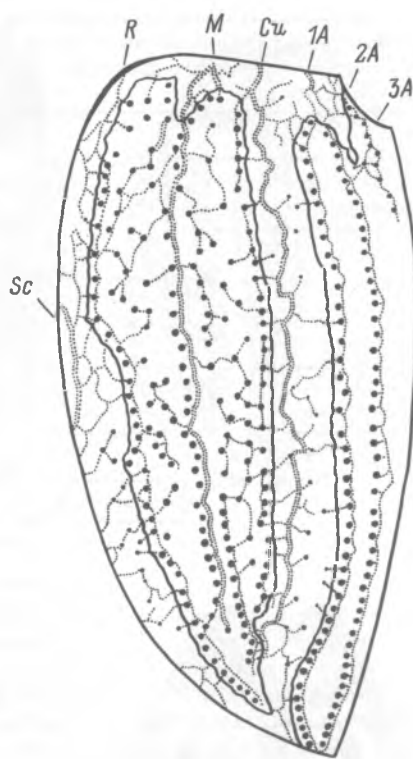


Рис. 3, 4. Зоны (1—5) изменения рисунка и выделения фен на надкрыльях амброзиевого листоеда (3 — вид сверху, 4 — вид сбоку).

Рис. 5. Трахеация надкрылий амброзиевого листоеда и гомология жилкования (обозначения традиционные).

Сплошной линией показаны очертания шовной и краевой меланиновых полос.



темные полосы — «шовная» и «краевая» (самая широкая), а также узкая кайма по внутреннему и наружному краю эпиплевр. Меланиновые полосы по всей длине четко ограничены упорядоченными рядами пунктировки выхода трахей. Кроме внешних имеются внутренние упорядоченные ряды: два в шовной полосе, один — во всю ее длину, второй, как правило, меньше четверти ее длины (пришовный ряд), и два в краевой полосе, примерно одинаковые по длине, до $\frac{3}{4}$ ее длины. Такого рода структуры приурочены к основным трахейным стволам (рис. 5). Шесть основных стволов расположены в верхней части элитр, седьмой проходит по границе с эпиплевами, отогнутыми под углом к остальной поверхности надкрылий. Выходы на внешнюю поверхность элитр более мелких трахей (II, III порядков) как бы обрамляют эти стволы, самый крупный из которых (Cu_1) расположен между шовной и краевой полосами. Кроме упорядоченных структур пунктировки по всей площади элитр наблюдается спутанная пунктировка. Плотность спутанной пунктировки по площади элитр изменчива: наибольшая плотность отмечена для краевых полос, наименьшая для шовной, где выходы трахей вне рядов встречаются довольно редко. По светлому фону упорядоченных структур в виде рядов не отмечено.

Для анализа изменчивости рисунка выделены три класса фенотипов: А — нормальные, преобладающие фены стабильной части фенофонда, В и С — нормальные и аномальные фены. Для описания локализации фенов площадь элитр разделена на зоны (рис. 3, 4): 1-я — от переднеспинки до заднего края щитика; 2-я — от границы первой зоны до окончания пришовного ряда пунктировки шовной полосы; 3-я — самая широкая зона захватывает выпуклую часть надкрылий и заканчивается на уровне точки перегиба ограничивающего ряда краевой полосы; 4-я — зона заканчивается на границе внутреннего упорядоченного ряда пунктировки краевой полосы; 5-я — зона неустойчивых процессов.

Если в первых четырех зонах изменения носят характер дискретных и фены в них легко могут быть выделены и описаны, то в последней зоне характер изменений непрерывный и очень индивидуальный, симметрия часто нарушается.

АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ РИСУНКА ЭЛИТР

Фенотипическая изменчивость по рисунку элитр у амброзиевого листоеда довольно значительна: встречаются как непрерывные ряды изменчивости, так и хорошо различимые дискретные вариации. Изменения затрагивают плотность спутанной пунктировки, могут резко нарушать упорядоченные структуры трахеации, приводят к изменению рисунка по распределению меланина.

Закономерности изменения рисунка и распределения пигмента мы связываем



Рис. 6. Схема основных процессов, формирующих фенотипическую структуру рисунка элитр амброзиевого листоеда.

со структурой трахейной системы надкрылий (рис. 6). Все многообразие рядов параллельной изменчивости, связанных с недостаточной меланизацией, например, у близких видов *Zygogramma suturalis* F. и *Z. disrupta* Rog. (рис. 7—18), никогда не затрагивает меланиновых структур вдоль главных стволов, формирующих края шовной (IA, 2A) и краевой (R, M, Cu) полос. Осветление наступает между главными трахейными стволами среди сети трахей II и III порядков. Нетрудно заметить, что параллельные ряды изменчивости рисунка двух видов зигограм имеют гомологическую основу. Параллельные изменения на основе гомологических рядов изменчивости Н. И. Вавилова имеют ограничения в онтогенетических возможностях видов: разделение шовных и краевых полос вдоль основных трахейных стволов не отражается на жизнеспособности особей

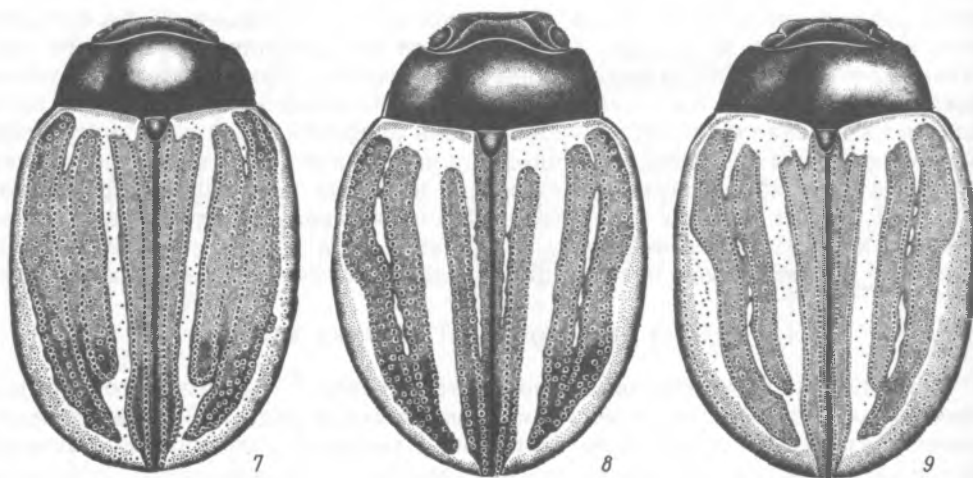
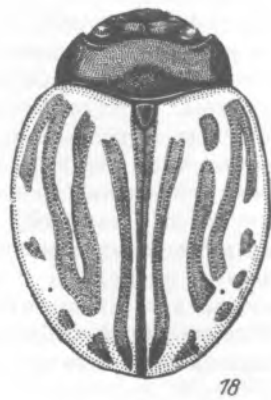
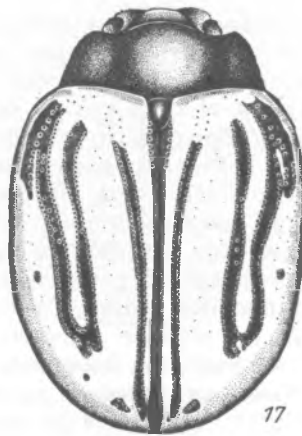
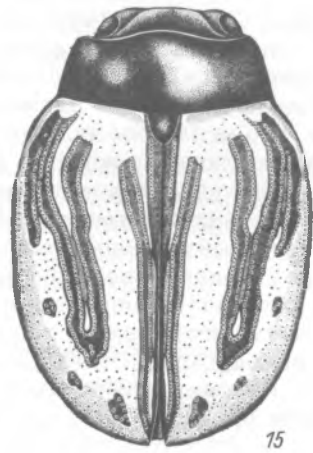
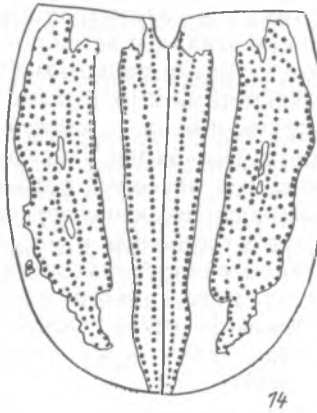
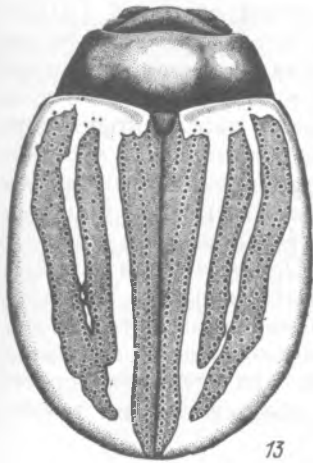
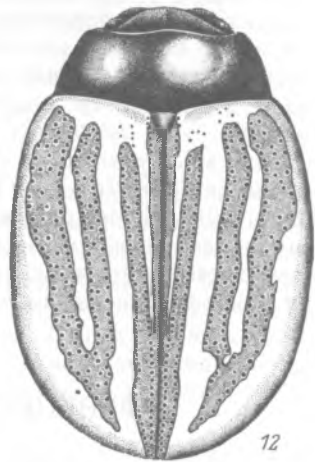
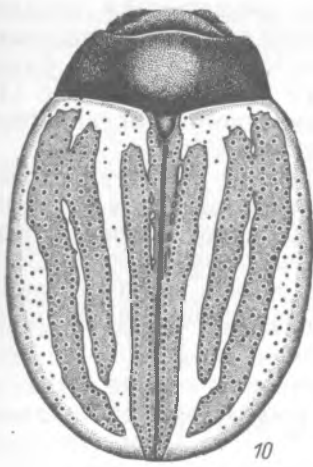


Рис. 7—18. Гомологические ряды изменчивости *Zygogramma suturalis* и *Z. disrupta*.
7—14 — *Z. suturalis*, 15—18 — *Z. disrupta*.



Z. disrupta, но у подвида *Z. s. suturalis* связано с аномальными фенами. У *Z. s. suturalis* меланиновый рисунок нормальных особей не имеет изолированных пятен по краю задней трети элитр, как у *Z. disrupta* (рис. 15—18). Единственный пример появления такого аномального пятна у *Z. s. suturalis* (рис. 14) имеет локализацию вдоль трахейного ствола *Sc*, связанного с меланиновой полосой.

Основные тенденции становления главных типов рисунка во внутривидовой эволюции *Zygogramma* (Ковалев, Медведев, 1983) отражают переход от примитивного пятнистого рисунка к формированию продольных полос. Такое упорядоченное расположение меланина в виде продольных полос, вероятно, связано с эволюцией структуры основных стволов трахей, что можно отметить также для некоторых продвинутых таксонов в семействах Chrysomelidae и Cerambycidae.

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПИГМЕНТА

В меланиновой системе зиготам отсутствуют пигменты другой природы, и при многообразии функций, выполняемых этим пигментом, индикаторная роль меланинового рисунка приобретает особое значение. Хорошо известна связь пигментации передне- и средне-спинки насекомых с мышечной системой (Шарп, 1906). Присным (1980) показано, что в различных семействах жуков усиленная меланизация оказывается функцией склеротизации при увеличении сечения мышечных пучков. Часто меланин откладывается над лопастями жирового тела. Появление черного пигмента в кутикуле надкрылий еще не нашло объяснения. То, что меланины являются экскретами и их отложение в кутикуле не что иное, как выключение веществ из круга обмена, подтверждается ролью этих пигментов как индикаторов мускардиоза (Евлахова, Павлюшин, 1983), когда на конечных этапах патогенеза наблюдается массовый распад гемоцитов, что приводит к генерализованной меланизации личинок насекомых. Чрезвычайная изменчивость меланинового рисунка по отношению к различным внешним влияниям хорошо иллюстрируется явлением «индустриального меланизма», а также значением меланина в защите от интенсивного ультрафиолетового излучения в высокогорье (Чикатунов, Крюков, 1979). Отмечено, что в посевах сортов картофеля, устойчивых к колорадскому жуку, увеличивается частота темных форм вредителя (Фасулати, 1986).

ВОЗМОЖНОСТИ РЕАЛИЗАЦИИ ФЕНОФОНДА

Таким образом, меланиновая система рисунка элитр при взаимосвязи с трахейной системой может служить маркером модификационных процессов во внутривидовых группировках, так как стрессовые уровни неблагоприятных условий обитания могут отражаться через изменение меланиновой структуры. Акклиматизация амброзиевого листоеда в Евразии обеспечивает необычные возможности для степени реализации фенофонда. Установленное правило для различных видов (Яблоков, Ларина, 1985) определяет более полное проявление фенофонда популяции в период роста и максимума численности, когда в заметном количестве появляются фены, связанные с полупетальными мутациями или гомозиготизацией рецессивных аллелей и доминирующие только в очередной популяционной волне. Эти аномальные фены неблагоприятны для их носителей, но играют значительную индикаторную роль.

Размножение амброзиевого листоеда в Европе сопровождается нарастанием численности и появлением таких критических плотностей, какие не могут быть достигнуты на родине вида, в частности при формировании уединенной популя-

ционной волны. Поэтому необычное изменение частот редких фенов может быть использовано для сравнения формирующихся популяций и определения средовых воздействий.

ПАРАМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И КАРТА ФЕНОФОНДА

В задачу фенетического анализа входит создание оптимального варианта графического описания фенофонда с целью включения максимального числа фенов и частот их встречаемости. Предлагаемая нами карта фенофонда по признакам рисунка элитр (рис. 19) включает параметрический анализ и отражает динамику процессов фенотипической изменчивости. Многообразие фенофонда (рис. 20—69) представлено классами фенов — А, В, С. Направление стрелок от центра вправо (сокращение меланина в рисунке) и влево (увеличение меланизации) показывает нарастание числа аномальных фенов до крайних отклонений от нормы.

Присутствие фена отмечается в соответствующей клетке. Для шовной (а) и краевой (b) меланиновых полос выделяются зоны 1—5 (рис. 3, 4) локализации фенов. Любые изменения частот фенов легко определяются по концентрации отметок на рис. 19.

Буквенно-числовое кодирование позволяет описывать отдельные особи. Нумерация фенов в соответствующих классах свидетельствует об осветлении рисунка (1—20) или усилении меланизации (21—40) (рис. 19).

КЛАССИФИКАЦИЯ ФЕНОВ

Класс А (рис. 20—24) — объединяет преобладающие для подвида *Z. s. suturalis* нормальные фены, образующие непрерывные вариационные ряды, ограниченные либо более темным рисунком A_{21-40} (рис. 18, 23) или осветленным рисунком A_{1-20} (рис. 19, 20—23). Осветление при расщеплении краевой полосы не выходит за пределы границ второй зоны и при расщеплении шовной по-

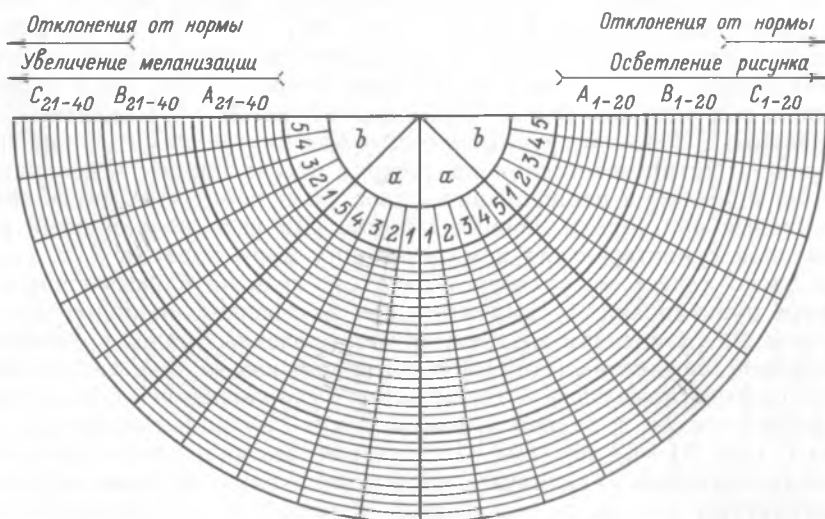


Рис. 19. Параметрический анализ и карта фенофонда признаков надкрылий амброзиевого листоеда. Направление стрелок от центра показывает увеличение числа аномальных фенов до крайних отклонений от нормы. А, В, С — классы фенов; а — шовная полоса, b — краевая полоса. 1—5 — зоны изменения рисунка на элитрах (см. рис. 3, 4).

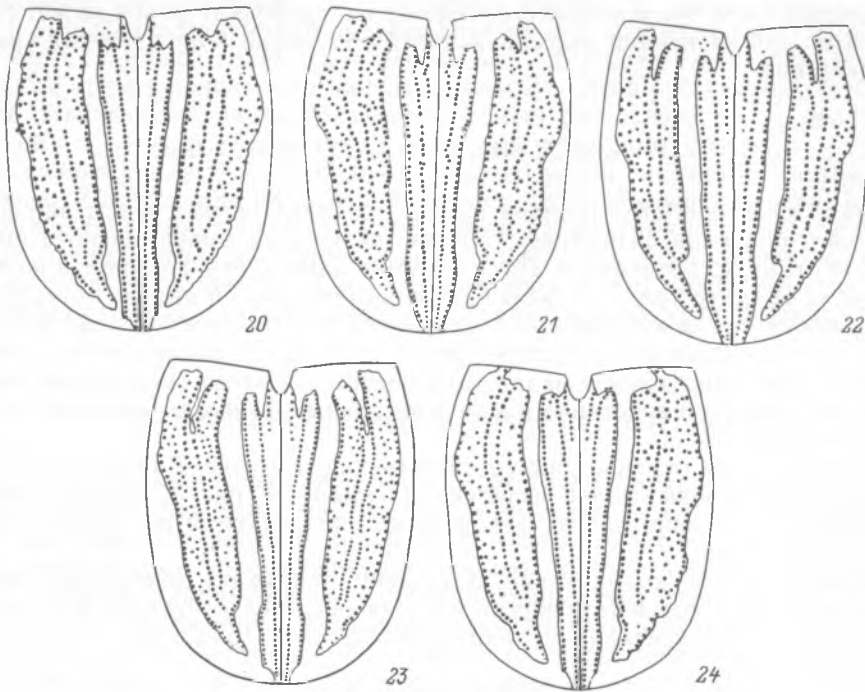


Рис. 20—24. Изменчивость фенотипической нормы рисунка элитр.
20—23 — фены A_{1-20} (осветление), 24 — фены усиления меланизации A_{21-40} .

лосы не достигает границ второй зоны. Локальные пятна осветления внутри полос отсутствуют. Все изменения рисунка на элитрах имеют симметричный характер.

Класс В (рис. 25—50) — объединяет нормальные и аномальные фены с симметричным расположением на элитрах. Непрерывные вариационные ряды при избыточной меланизации B_{21-30} (рис. 42—50) характеризуются симметричным выходом меланина за пределы ограничивающих рядов пунктировки шовной и краевых полос, что приводит к слиянию полос, но без нарушения рядов пунктировки (аномальные фены). Осветление (рис. 25—41) связано с появлением отдельных пятен или группы пятен между внутренними упорядоченными рядами полос. Пятна осветления на элитрах всегда парные. Увеличение площади пятен приводит к расщеплению полос. Этот процесс может захватывать только краевые или только шовные полосы, или весь меланиновый рисунок. Такой рисунок характерен для доминирующих форм подвида *Z. s. casta*.

Фены этого класса могут сопровождаться незначительными изменениями в структуре пунктировки: 1) выпрямлением внутренних упорядоченных рядов в пятой зоне, 2) удлинением внутренних упорядоченных рядов краевой полосы, 3) увеличением плотности спутанной пунктировки как на площади меланиновых полос, так и по светлому фону, 4) изгибанием и укорачиванием ограничивающих рядов шовной полосы в первой и второй зонах (аномальные фены).

Класс С (рис. 51—63, 67—69) — объединяет аномальные фены с ярко выраженными дискретными индивидуальными изменениями на основе резкого нарушения структуры трахеации надкрылий. Каждый из вариантов неповторим. Несимметричные изменения в структуре пунктировки имеют характер: 1) резких нарушений ограничивающих и внутренних рядов пунктировки (искривление разрывов ряда, выпадение части или целого ряда), 2) появления дополнительных упорядоченных структур, 3) увеличения плотности спутанной пунктировки,

сопровождающегося исчезновением упорядоченных структур. Нередко фены этого класса встречаются на одной элитре.

Таким образом, каждая популяция или популяционная группировка подвида *Z. s. suturalis* могут отличаться по составу и частотам, прежде всего нормальных и аномальных фенов В и С (рис. 64—69). Естественно, процент фенотипов с аномальными фенами будет незначительным в преобладающей фенотипической норме фенов класса А. Можно ли обнаружить различия между популяциями и внутрипопуляционными группировками по изменению фенотипической нормы? В качестве экспресс-метода определения сдвига нормы реакции использовался фенетический анализ меланинового рисунка шовных полос у щитика (рис. 70). Для вариационного ряда изменения длины шовных полос (a) при усилении меланизации или при осветлении и расщеплении полос выделено 8 сочетаний нормальных фенов (табл. 1). Цифры после буквенного обозначения полосы определяют изменения меланиновой структуры. Первая цифра относится к изменению величины меланинового выступа, вторая цифра определяет размер

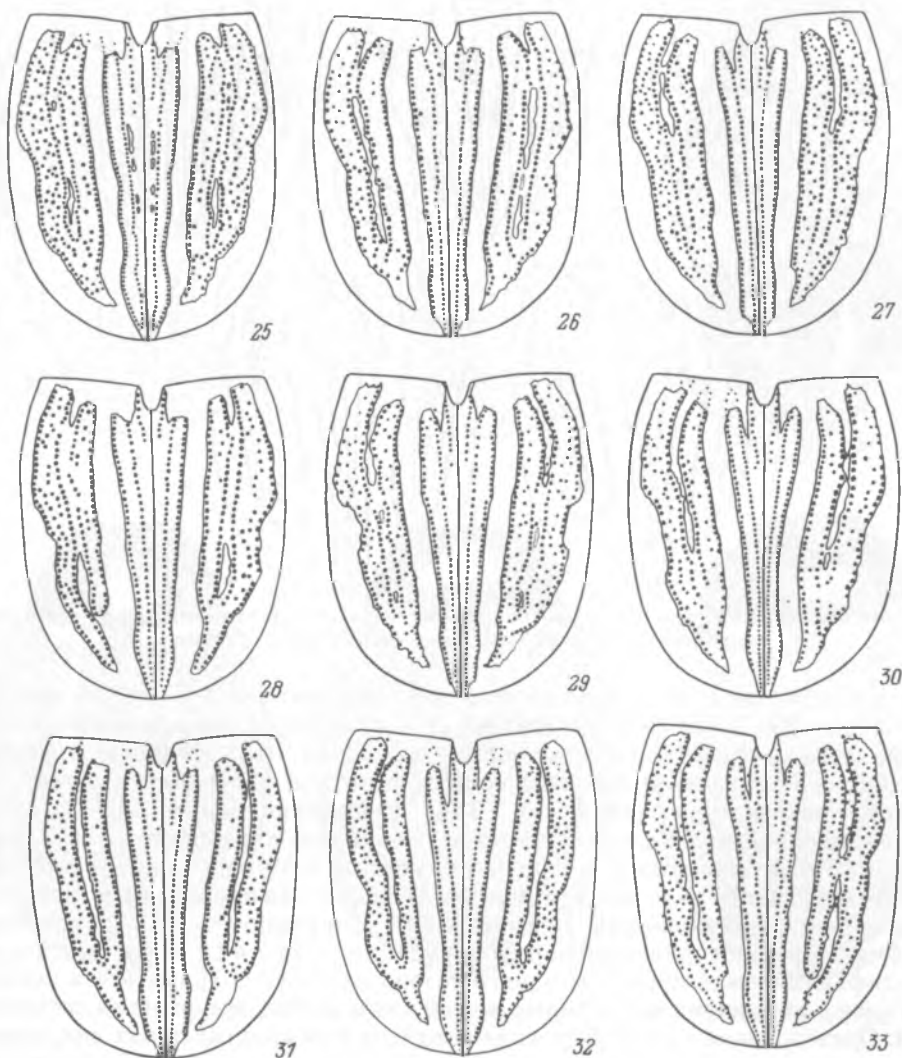


Рис. 25—33. Непрерывные ряды изменчивости при осветлении боковой полосы (фены V_{1-10}).

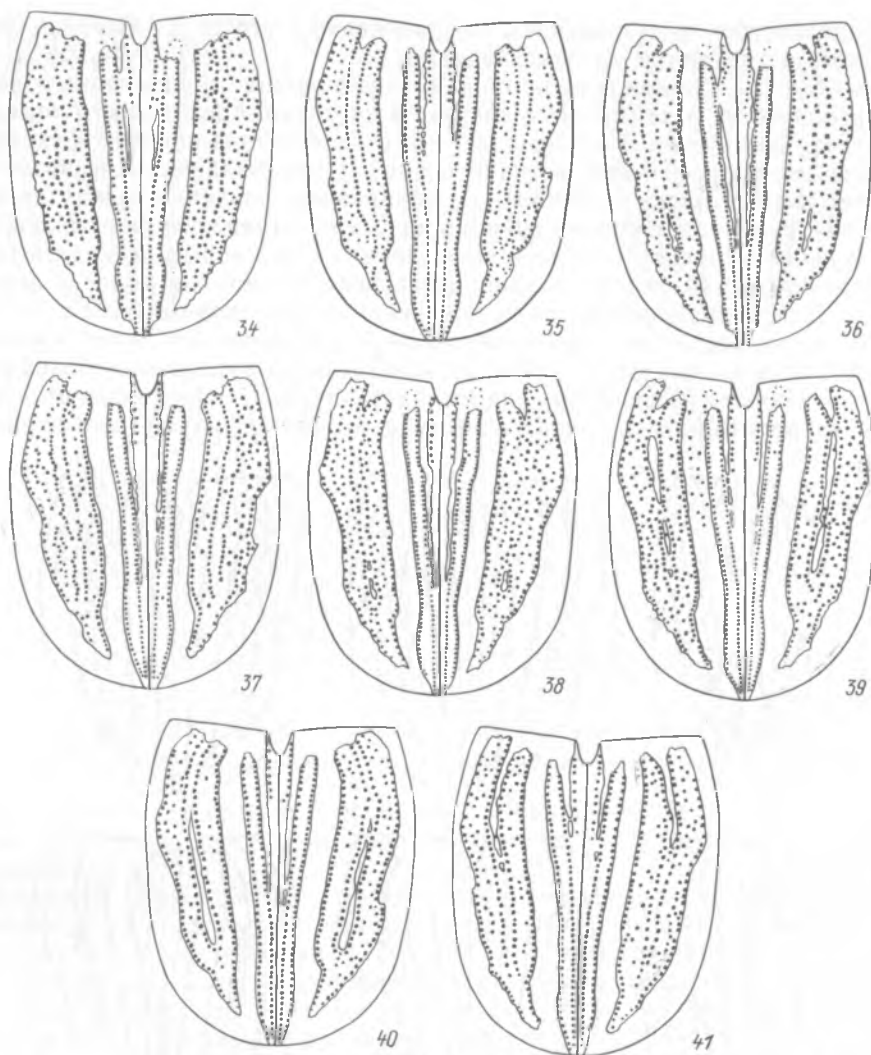


Рис. 34—41. Непрерывные ряды изменчивости при осветлении шовной полосы (фены V_{11-20}) и одновременном ослаблении рисунка шовной и краевых полос.

расщепления полосы: 0 — выше задней границы щитика, 1 — на уровне границы щитика, 2 — ниже границы щитика, 3 — ниже середины пришовного ряда. Преобладающая фенотипическая норма — фенотип a_{12} . Изменения фенных частот при снижении доли преобладающего фенотипа могут быть индикатором средового воздействия (табл. 1). Так, увеличение частот фенов a_{11} — a_{00} с повышенной меланизацией заметно проявилось в выборке субпопуляции, взятой с картофельного поля, засоренного амброзией. Можно полагать, что обработки картофельного поля инсектицидами отразились на изменении частот фенов с повышенной долей меланина: у самок — 66.4 % и самцов — 50.8 %, при самой низкой частоте фенотипической нормы популяции — 14.7 и 18 % соответственно.

Модификационные процессы одного сезона не могут сохраняться в популяции в связи с активными миграциями жуков в конце лета, при участии летающих особей. Однако анализ географических изолятов в различных зонах акклиматизации листоеда, возможно, определит условия реализации одного из направлений эволюции рисунка в популяциях.

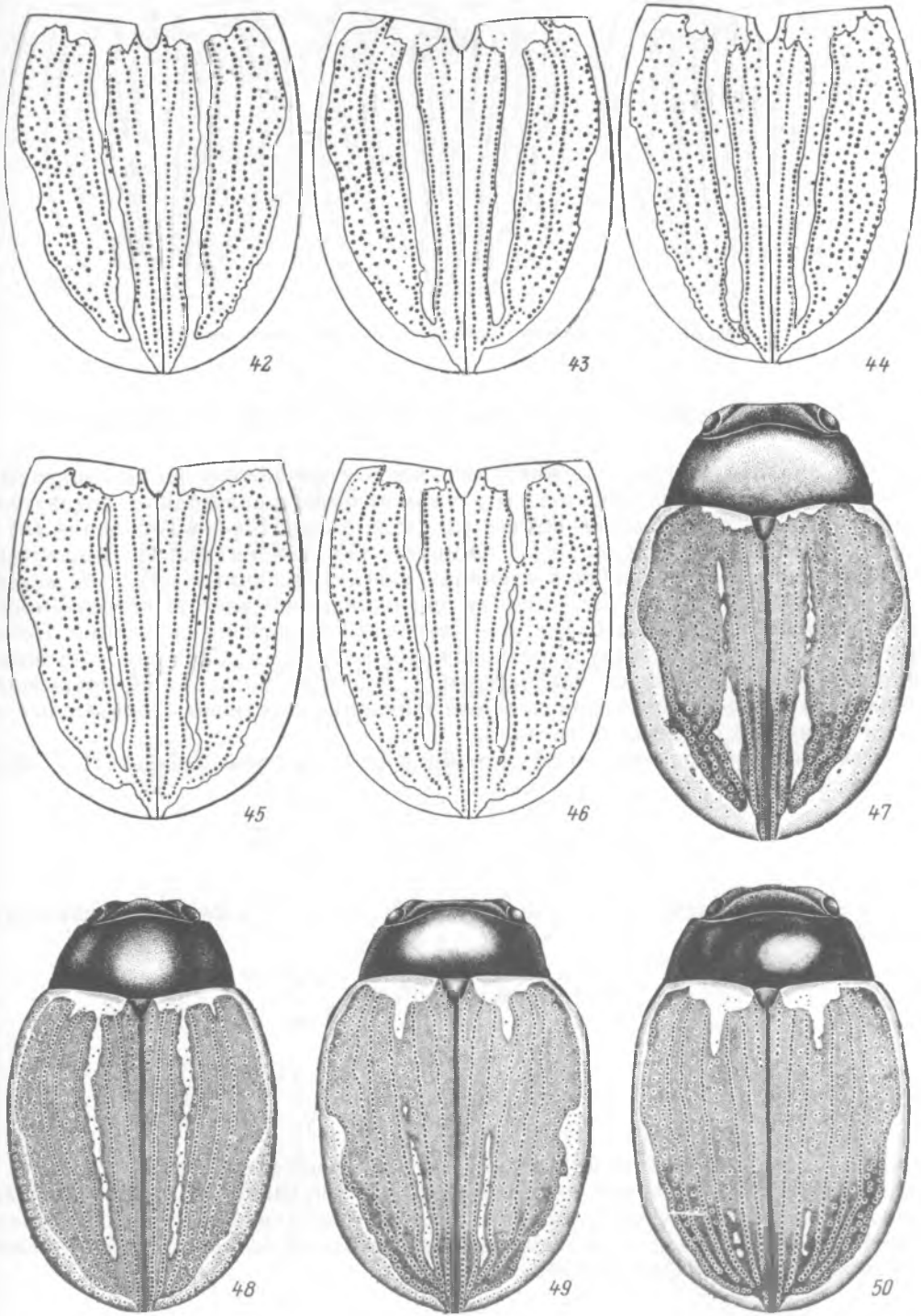


Рис. 42—50. Непрерывные ряды изменчивости при усилении меланизации (фены В_{21—30}).

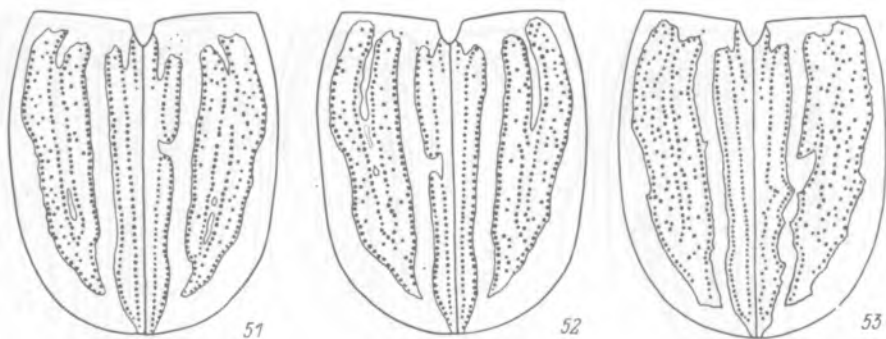


Рис. 51—53. Аномальные фены C_{1-20} при освещении рисунка.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗНООБРАЗИЯ В СУБПОПУЛЯЦИЯХ

Для анализа внутри- и межпопуляционной изменчивости по полиморфным признакам (рисунок шовной полосы у щитика) были использованы: показатель внутрипопуляционного разнообразия (μ), доля редких морф в популяции (h) и показатель сходства популяций (r) (Животовский, 1982) (табл. 1). Показатель μ дает оценку разнообразия в единицах «числа вариаций» (m). Его максимально возможное значение равно m при одинаковой частоте встречаемости всех вариаций, другими словами, μ — степень разнообразия популяции. Показатель h оценивает структуру разнообразия популяции. Сходство популяций между собой оценивалось показателем r , значение которого не превышает единицы и равно ей, когда сравниваемые популяции идентичны. Показатель r — мера попарного сходства популяций.

Расчеты производились по следующим формулам, предложенным Л. А. Животовским:

$$1) \quad \mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_m})^2, \quad S_\mu \approx \sqrt{\frac{\mu(m - \mu)}{N}}$$

(m — число вариаций, N — объем выборки, p_1, p_2 — выборочные значения частот);

$$2) \quad h = 1 - \mu/m, \quad S_h \approx \sqrt{\frac{h(1-h)}{N}};$$

$$3) \quad r = \sqrt{p_1 q_1} + \sqrt{p_2 q_2} + \dots + \sqrt{p_m q_m}, \quad S_r \approx \frac{1}{2} \sqrt{\frac{N_1 + N_2}{N_1 N_2} (1 - r^2)}$$

($p_1, p_2 \dots p_m$ — выборочные значения частот первой субпопуляции, $q_1, q_2 \dots q_m$ — выборочные значения частот второй субпопуляции). Данная формула для r верна для случая, когда каждая вариация представлена в обеих выборках. Оценка значимости r , т. е. значимо ли r отличается от единицы, производилась с помощью критерия идентичности:

$$I = \frac{8N_1 N_2}{N_1 + N_2} (1 - r).$$

В том случае, если I превышает табличное значение с заданным уровнем значимости, то между выборками есть различия. Для популяции из Канады

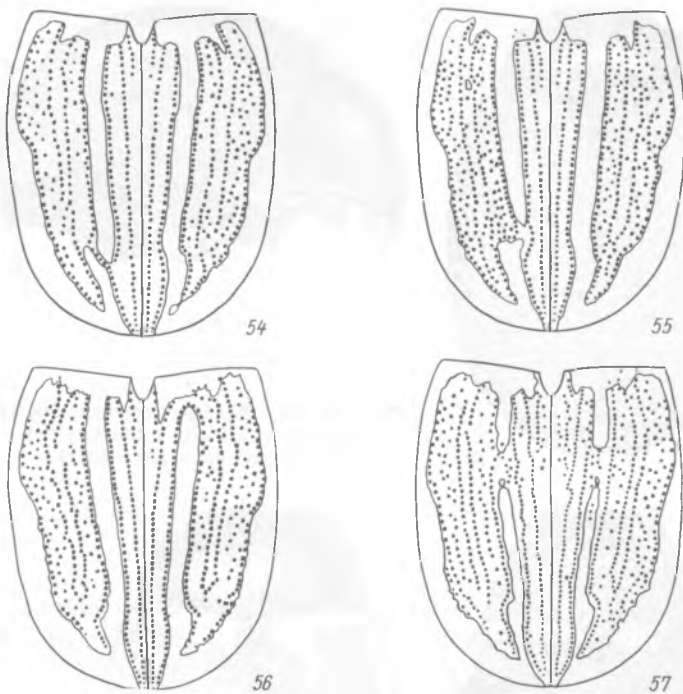


Рис. 54—57. Аномальные фены C_{21-30} : меланиновые перемиčky при нарушении пунктировки.

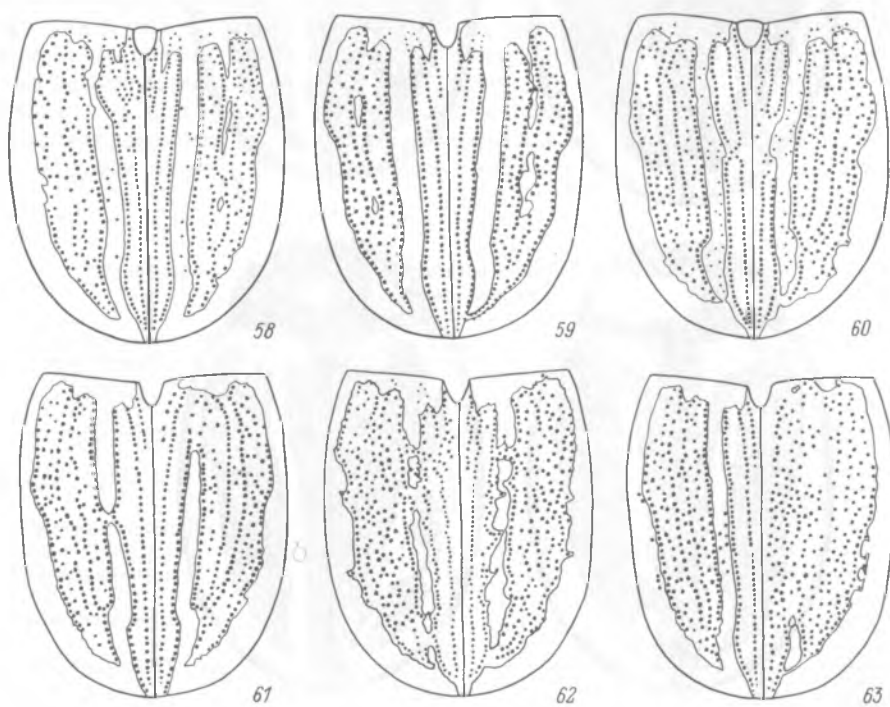
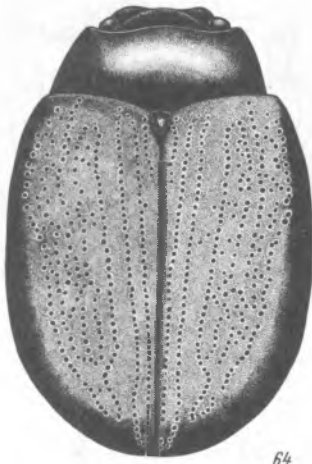
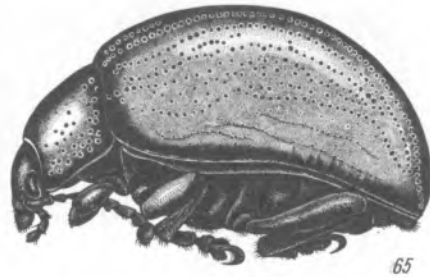


Рис. 58—63. Аномальные фены C_{31-40} .

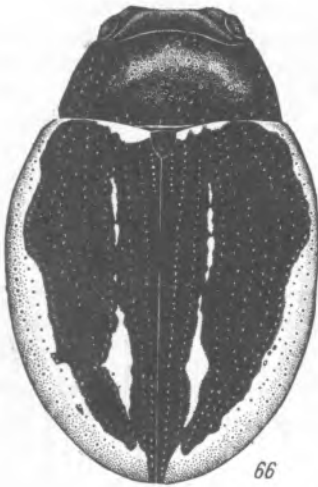


64

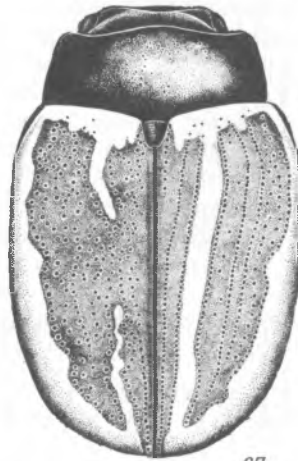


65

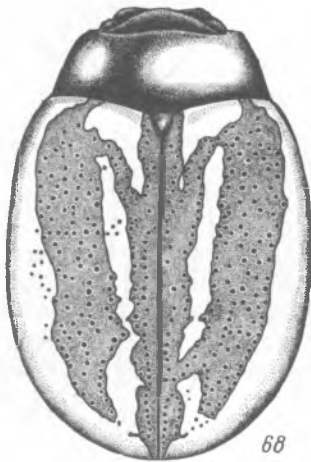
Рис. 64, 65. Меланистическая форма амброзиевого листоеда («black») (64 — вид сверху, 65 — вид сбоку).



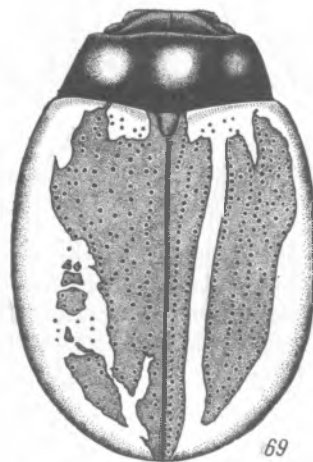
66



67



68



69

Рис. 66—69. Аномальные фены.

66 — В₂₁₋₄₀, 67—69 — С₂₁₋₄₀.

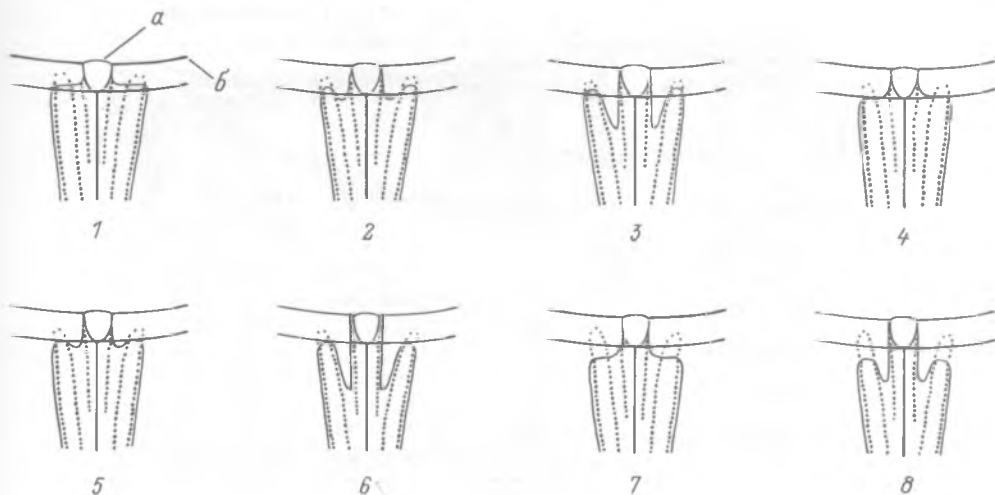


Рис. 70. Изменчивость фенотипической нормы рисунка шовных полос амброзиевого листоеда.
 а — щитик, б — граница первой зоны.

характерно наличие полового диморфизма по структуре внутрипопуляционного разнообразия ($\mu_{\sigma} < \mu_{\varphi}$; $h_{\sigma} > h_{\varphi}$). В ставропольской популяции аналогичная закономерность наблюдается только в субпопуляции 4. Однако здесь доля редких вариантов как у самцов, так и у самок гораздо выше, а μ ниже этих показателей канадской выборки и других группировок ставропольской популяции. Интересно отметить, что у самок всех внутрипопуляционных группировок ставропольской популяции показатель структуры внутрипопуляционного разнообразия ниже, чем в популяции из Канады ($\mu_1 \approx \mu_2 \approx \mu_3 < \mu_{\text{кан.}}$). В то же время значение этого показателя у самцов интродуцированной популяции изменяется в разных направлениях ($\mu_{\sigma 3,1} \approx \mu_{\sigma \text{ кан.}}$; $\mu_{\sigma 2} > \mu_{\sigma \text{ кан.}}$; $\mu_{\sigma 4} < \mu_{\sigma \text{ кан.}}$), что может свидетельствовать о повышенной изменчивости самцов относительно самок. Все внутрипопуляционные группировки отличаются по исследуемым показателям друг от друга и от родоначальной популяции.

Таблица 1
 Сравнение частот вариаций фенотипов популяционных группировок амброзиевого листоеда

Популяционные группировки	Фенотипы, частота вариаций							
	$\frac{\sigma\sigma}{\varphi\varphi}$	a00	a02	a03	a11	a12	a13	a22
Канада (1977 г.)	0.03	0.1	0.01	0.13	0.2	0.9	0.17	0.27
	0.12	0.16	0.03	0.17	0.09	0.1	0.15	0.18
Ставропольская популяция (1985 г.):	0.09	0.23	0.01	0.11	0.32	0.09	0.06	0.09
	0.17	0.26	0.01	0.1	0.22	0.1	0.09	0.04
Субпопуляция 1	0.09	0.22	0.03	0.12	0.26	0.09	0.1	0.09
Субпопуляция 2	0.13	0.26	0.01	0.17	0.22	0.03	0.12	0.06
	0.14	0.08	0.02	0.27	0.18	0.07	0.14	0.1
Субпопуляция 3	0.31	0.12	0.03	0.21	0.15	0.03	0.12	0.04
	0.09	0.33	0.02	0.08	0.31	0.11	0.03	0.03
Субпопуляция 4	0.08	0.35	0.02	0.06	0.32	0.1	0.02	0.04

Таблица 1 (продолжение)

Популяционные группировки $\frac{\sigma\sigma}{\varphi\varphi}$	Численность N	Среднее число фенотипов ($\mu \pm S_n$)	Доля редких фенотипов ($h \pm S_h$)
Канада (1977 г.)	243	6.906 \pm 0.176	0.136 \pm 0.22
	190	7.55 \pm 0.133	0.056 \pm 0.017
Ставропольская популяция (1985 г.):	219	6.71 \pm 0.198	0.161 \pm 0.025
	163	6.996 \pm 0.200	0.125 \pm 0.026
Субпопуляция 1	284	7.40 \pm 0.125	0.075 \pm 0.016
Субпопуляция 2	172	6.739 \pm 0.222	0.158 \pm 0.028
	250	7.18 \pm 0.153	0.102 \pm 0.019
Субпопуляция 3	143	6.885 \pm 0.231	0.139 \pm 0.029
	277	5.06 \pm 0.232	0.366 \pm 0.029
Субпопуляция 4	157	6.205 \pm 0.270	0.224 \pm 0.033

АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ КРЫЛОВОЙ ПЛАСТИНКИ

Крылья листоедов по своему строению относятся к кантаринноидному типу (рис. 71—74). Четко выделяются идущие от базиса кубитальная и анальные жилки; первая под острым углом соединяется с остатком медиальной, как бы образуя незамкнутую ячейку. Слившись в одну, субкостальная, костальная и радиальная жилки идут по переднему краю крыла; у их вершины лежит обычно четырехугольная замкнутая радиальная ячейка. Структура жилкования крыла сильно изменчива. Наибольшее количество вариантов отмечено для анально-кубитальной зоны. Изменения здесь носят самый разный характер: начиная от редукции ($Cu_2 + A_1$; Cu_2 ; A_1) или удлинения жилок (Cu_2) до появления дополнительных мелких жилок (рис. 75—83).

Другие зоны крыла более стабильны по структуре жилкования. Изменения в них более редки. К числу таких изменений относятся наличие перерыва в M и r , а также в нижнем отрезке, ограничивающем rt , полное отсутствие жилки rm , которая обычно слабо склеротизованная. В подавляющем большинстве изменений в структуре правого и левого крыла несимметричны. Варианты изменений структуры жилкования, включая редкие, в ставропольской и канадской популяциях практически идентичны. Половой диморфизм по признакам крыловой пластинки отсутствует. Изменения в жилковании не связаны со степенью пигментации и склеротизации крыла.

Характер изменчивости в структуре жилкования крыла имеет общие закономерности и у других родов листоедов (Jolivet, 1957). Например, очень сходный спектр изменений отмечен для рапсового листоеда (Чикатунов, Крюков, 1979; Чикатунов, 1982).

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРЫЛОВОЙ ПЛАСТИНКИ И ПОЛЕТ АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА

Появление летающих особей листоеда лишь в пятом поколении акклиматизированной популяции, массовый полет в шестом поколении, т. е. задержка проявления способности к полету на несколько поколений не может найти объяснение традиционными примерами нормы реакции, известной, например, у тлей и прямокрылых. До 1983 г., когда появились первые «летуны», обычным явлением в популяции был так называемый «кувыркающий полет» — падение

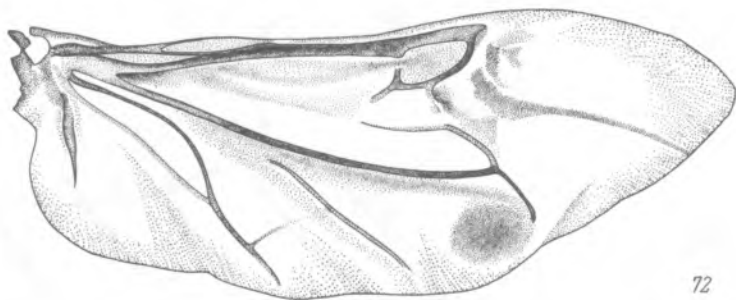
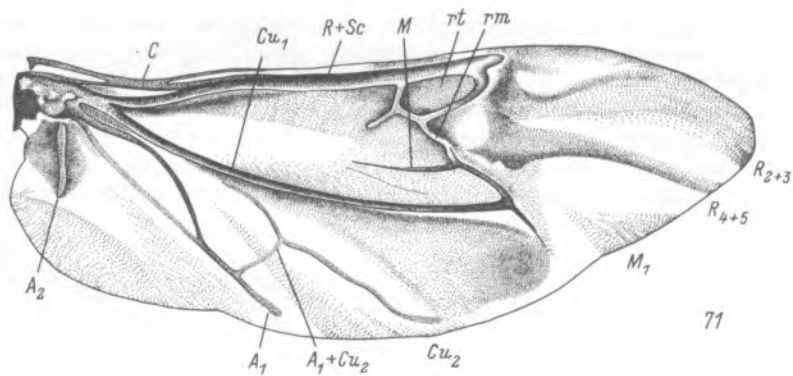


Рис. 71, 72. Изменчивость крыловой пластинки ставропольской популяции амброзиевого листоеда (обозначения жилок традиционные).

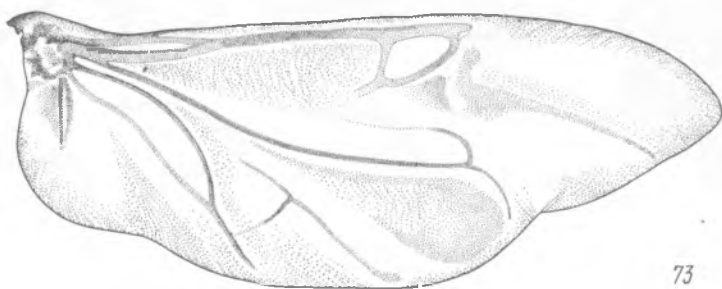


Рис. 73, 74. Изменчивость крыловой пластинки канадской популяции амброзиевого листоеда.

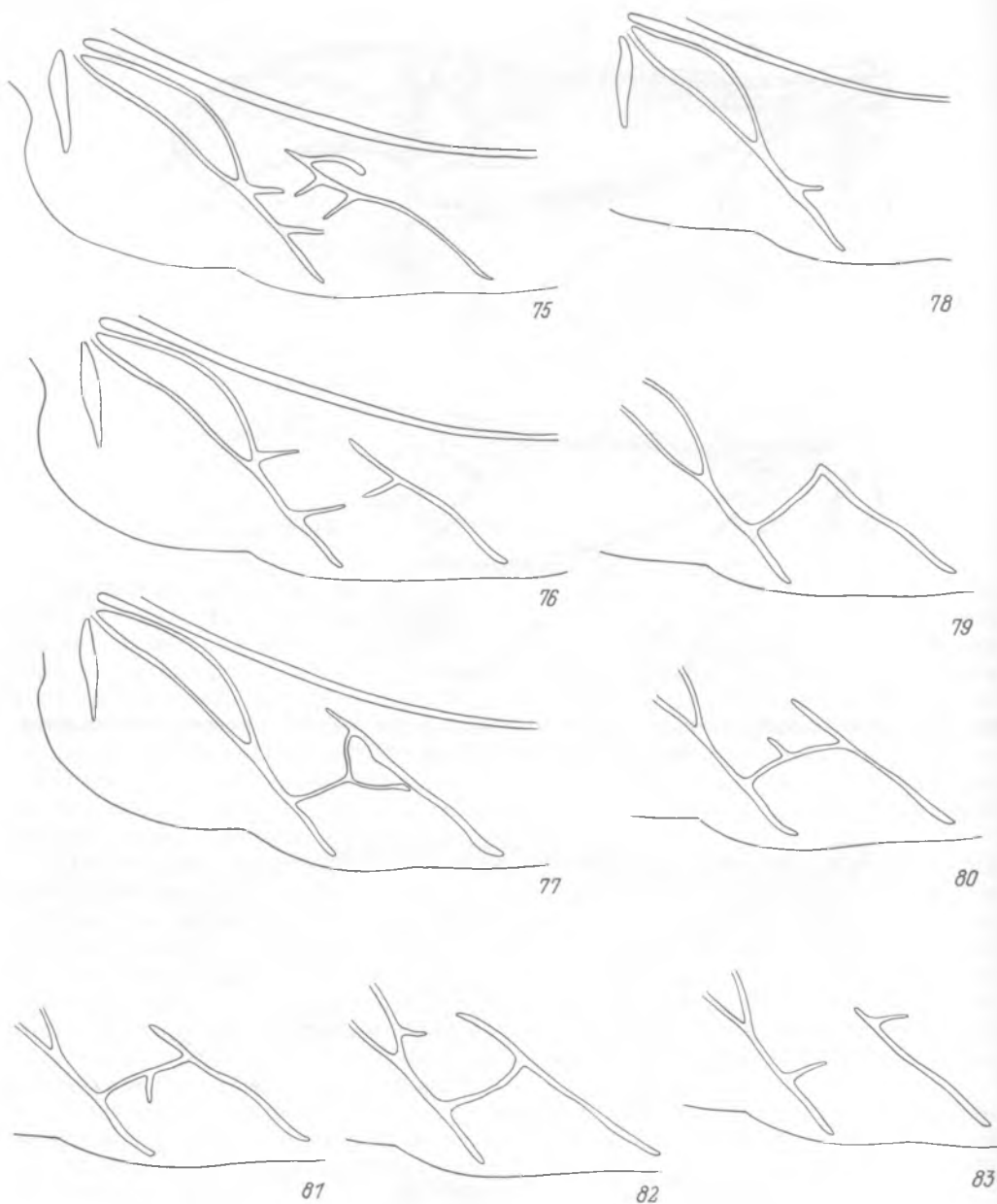


Рис. 75—83. Изменчивость анально-кубитальной области крыла амброзиевого листоеда.

жука при попытке оторваться от субстрата. Но в 1984 г. в воздух одновременно поднимались уже тысячи насекомых. Полет связан с миграционной активностью, отмечен только в конце июля—августе и наблюдался в безоблачную умеренно жаркую погоду.

Однако морфологический анализ крыловой пластинки не выявил существенных различий в строении крыльев летающих и нелетающих особей.

Сравнительный фенотипический анализ крыловой пластинки канадской и ставропольской популяций выполнен О. Э. Костериним в его дипломной работе и любезно предоставлен автору. Были проанализированы четыре при-

знака: два признака жилкования, склеротизация и красная пигментация. Описанные признаки проявляют континуальную изменчивость, поэтому оценивались в балльной системе. Сравнение проводилось между различными популяционными группировками, включая выборку особей, пойманных в полете (рис. 85). Анализ частот особей, признаков которых оценивался тем или иным баллом (рис. 84), определяет тенденцию изменения этих признаков в интродуцированной популяции. Варианты проанализированных признаков: *a* — редукция

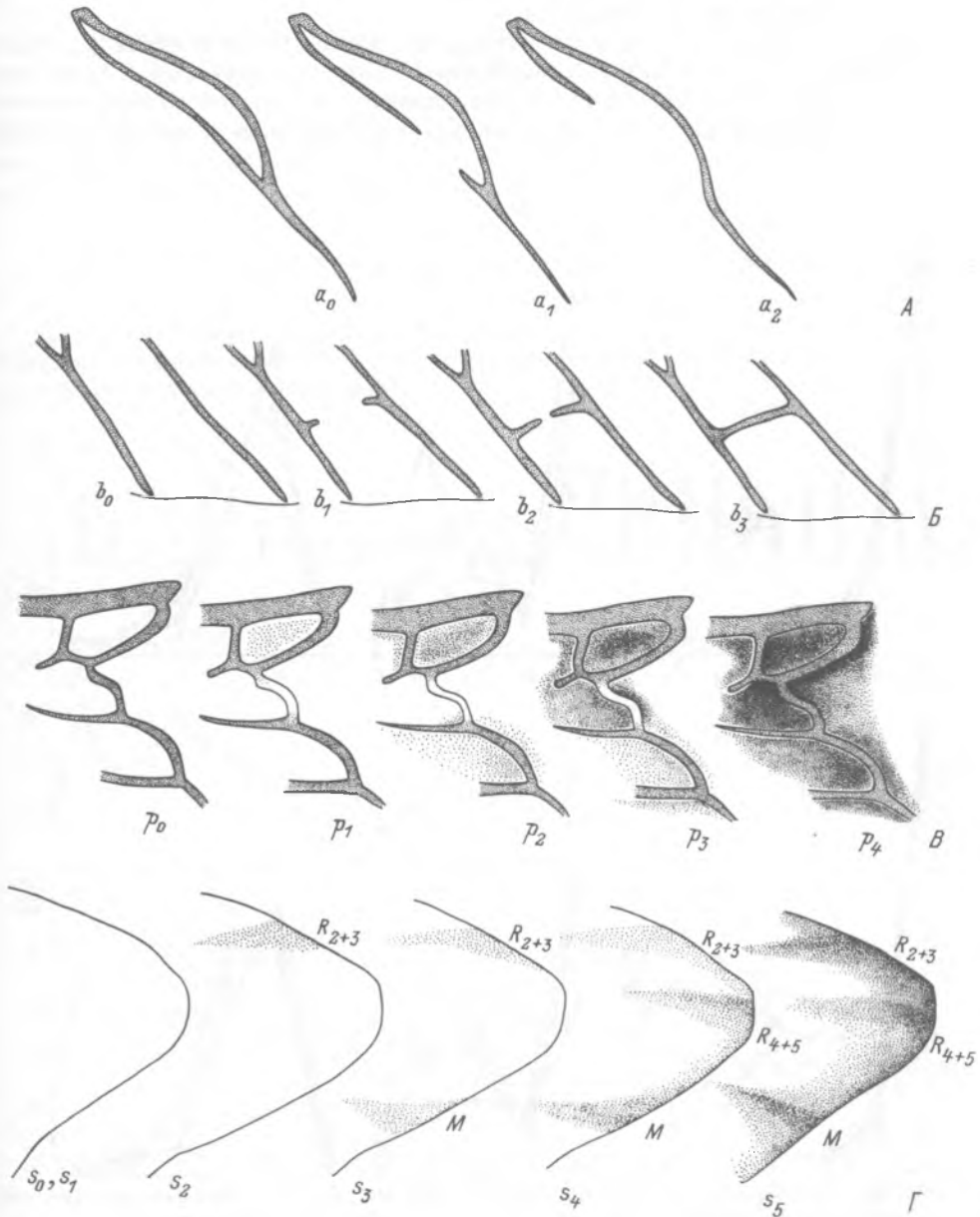


Рис. 84. Изменчивость признаков крыловой пластинки амброзиевого листоеда.

A — варианты признака «*a*» — изменчивость анальных жилок; *B* — варианты признака «*b*» — степень развития анастомоза; *V* — варианты признака «*p*» — пигментация; *Г* — варианты признака «*s*» — склеротизация.

анальной жилки, b — редукция $A_1 + Cu_2$, p — развитие красной пигментации крыла, s — развитие склеротизации крыловой пластинки.

При сравнении ставропольских и канадской выборок последняя оказалась близкой по частотам вариантов исследуемых признаков ко многим ставропольским выборкам (рис. 85). Отсутствие существенных различий очевидно.

В выборках летающих и нелетающих особей ни один из признаков не различается существенно и тем более не позволяет отличить летуна от нелетуна (табл. 2). Это косвенно указывает на принципиальную способность к полету особей ставропольской популяции.

Однако частоты вариантов склеротизации и пигментации в пределах очага интродукции весьма существенно коррелируют, точки с большей плотностью особей (рис. 86) характеризуются более развитой в среднем склеротизацией и пигментацией. Этот факт хорошо согласуется с опытными данными, получен-

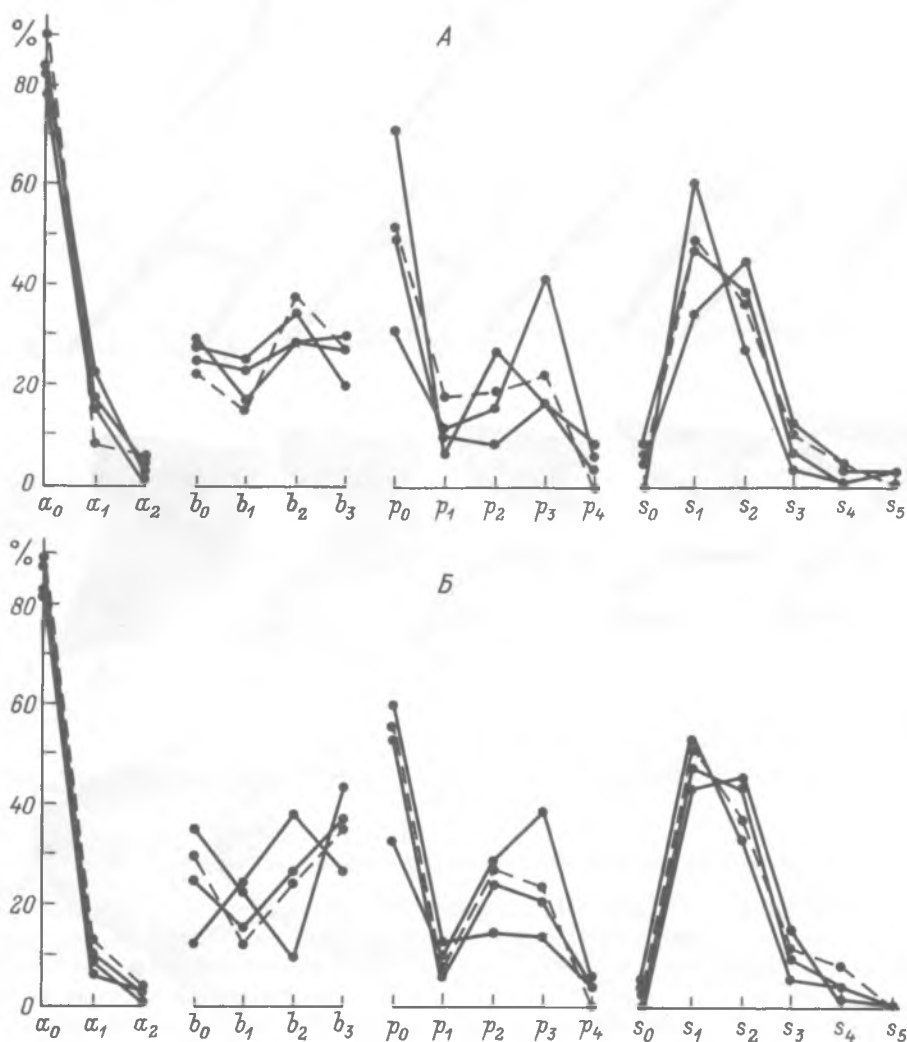


Рис. 85. Профили частот вариантов крыловой пластинки канадской (прерывистая линия) и трех ставропольских выборок (сплошные линии) амброзиевого листоеда.

A — самки, B — самцы. Варианты признаков: a — анальных жилок, b — степени развития анастомоза, p — пигментации, s — склеротизации.

Сравнение длины крыловой пластинки (w) в выборках летающих особей (1) и особей, собранных на растениях (2)

	Выборка 1		Выборка 2	
	самки	самцы	самки	самцы
Длина крыла (мм)	6.590	5.902	6.569	5.774
w				
σ_w	0.309	0.269	0.341	0.282
Объем выборки n	101	59	95	93

Примечание. Самки: $t=0.05 < t^{0.50}=0.67$. Самцы: $t=2.78 > t^{0.01}=2.58$.

ными при содержании жуков длительное время при высоких плотностях, и может быть косвенным подтверждением стрессующего действия плотности на фенотипическую изменчивость.

АНАЛИЗ ДЛИНЫ ТЕЛА ЖУКОВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЛОВ

Длина тела имаго листоеда неоднократно подвергалась анализу для определения возможных изменений структуры акклиматизированной популяции. Для сравнения использовались выборки из Канады (1977 г.) и Ставропольского

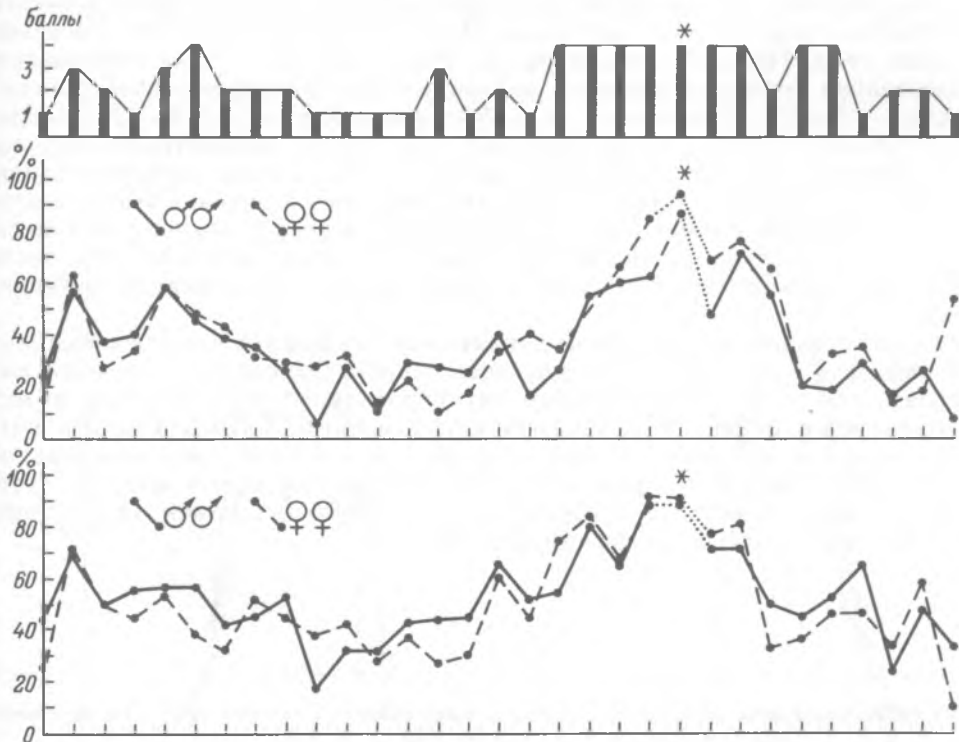


Рис. 86. Частоты склеротизации и пигментации в различных точках ареала ставропольской популяции амброзиевого листоеда и связь этих признаков с плотностью популяции.

A — визуальная оценка плотности особей (в баллах) в точках сбора; *B* — частоты особей со склеротизацией крыльев суммы вариантов s_2-s_5 в точках сбора; *B* — частоты особей с пигментацией крыльев суммы вариантов p_1-p_4 в точках сбора. Звездочкой обозначены место сбора (*A*) и анализ крыльев летающих особей (*B, B*).

Средние длины и коэффициенты соотношения полов во внутривыборочных группировках ставропольской (1984, 1985 гг.) и канадской (1977 г.) популяций

Популяции и внутривыборочные группировки	N ♂♂	N ♀♀	% ♂♂	% ♀♀	$\frac{N \text{ ♂♂}}{N \text{ ♀♀}}$	Среднее средних выборочных длин	
						$\bar{l} \text{ ♂♂}$	$\bar{l} \text{ ♀♀}$
Канада (1977 г.)	474	289	62	38	1.64	5.08	5.71
Ставропольская популяция (1958 г.):							
Субпопуляция 1	218	162	57	43	1.35	5.06	5.69
Субпопуляция 2	288	169	63	37	1.70	5.05	5.68
Субпопуляция 3	252	144	64	36	1.75	5.07	5.75
Субпопуляция 4	282	170	62	38	1.66	5.07	5.68
Ставропольская популяция (1984 г.):							
Субпопуляция 4	193	271	42	58	0.71	5.20	5.88
Участок № 2	350	325	52	48	1.10	5.14	5.78
Тотальная выборка	3788	3218	54	46	1.17	5.08	5.71
«Летуны» с участка № 2	70	120	37	63	0.58	5.14	5.74

края (1984, 1985 гг.), а также данные О. Э. Костерина (дипломная работа по материалам экспедиции 1984 г.) (табл. 3 и рис. 87—90).

Полная статистическая несущественность различий средних длин насекомых из канадской и ставропольской популяций указывает на то, что с момента интродукции ставропольская популяция не претерпела значительных изменений по длине тела. Половой диморфизм по этому признаку также сохранился, незначительно изменился диапазон индивидуальных размеров особей (самцы: Канада — 4.5—5.7, Ставрополь — 4.0—5.7; самки: Канада — 5.2—6.5, Ставрополь — 4.5—6.7). Если средние длины имаго варьируют незначительно и различия по выборкам разных лет несущественны, то исключение составляет лишь группировка 4 (1984 г.) (табл. 3), где относительное увеличение этого показателя (\bar{l} самцов 5.20, \bar{l} самок 5.88) может быть объяснено преимуществом крупных особей при отборе в агроценозах зерновых — материал собирался после уборки урожая комбайнами, когда значительная часть популяции элиминируется.

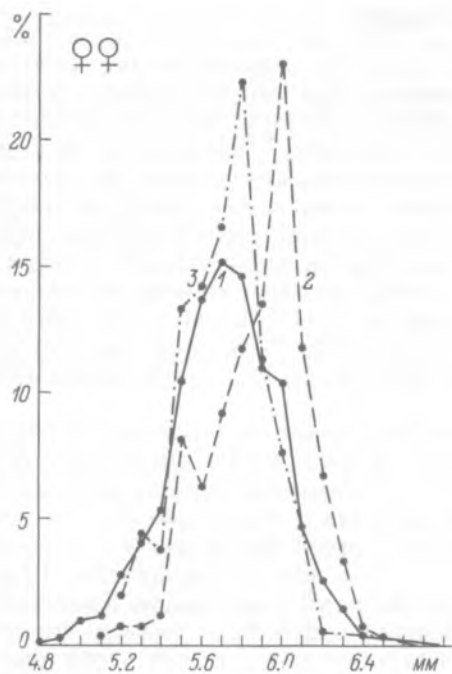
Следует остановиться на таком динамичном показателе, как относительная доля самцов и самок (табл. 3), имеющем широкий диапазон изменений как по годам, так и по популяционным группировкам. Этот показатель может отражать средовые воздействия: низкий коэффициент 0.71 агроценоза зерновых после уборки (группировка 4, 1984 г.) связан с преимущественной элиминацией самцов, самый низкий коэффициент 0.58 отмечен для «летунов», что, естественно, свидетельствует о преобладании мигрирующих самок (для общей выборки с этого участка коэффициент 1.10).

Рис. 87, 88. Распределение особей амброзиевого листоеда канадской выборки (1977 г.) и двух выборок ставропольской популяции (1984 г.) по длине тела.

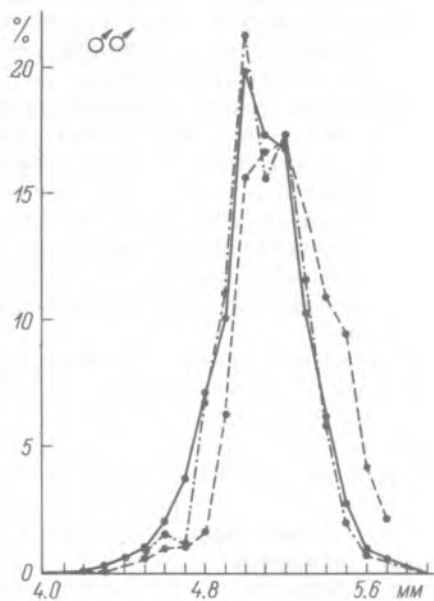
87 — самки, 88 — самцы. 1, 2 — ставропольская популяция, 3 — выборка из Канады.

Рис. 89, 90. Распределение особей амброзиевого листоеда ставропольских субпопуляций (1985 г.) по длине тела.

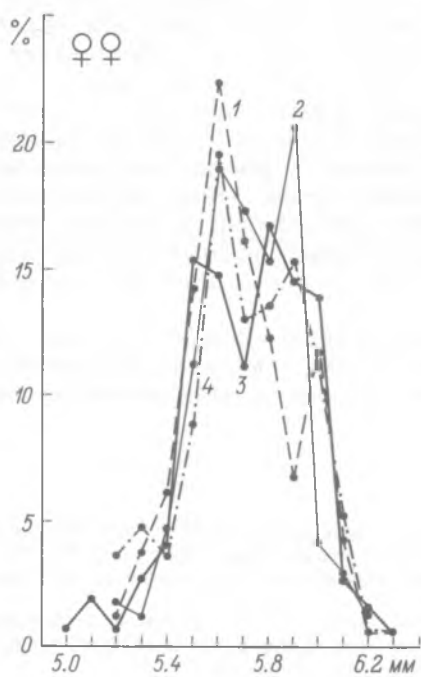
89 — самки, 90 — самцы. 1 — субпопуляция 1 (уединенная популяционная волна на поле эспарцета); 2 — субпопуляция 2 (поле люцерны); 3 — субпопуляция 3 (поле картофеля); 4 — субпопуляция 4 (поле пшеницы).



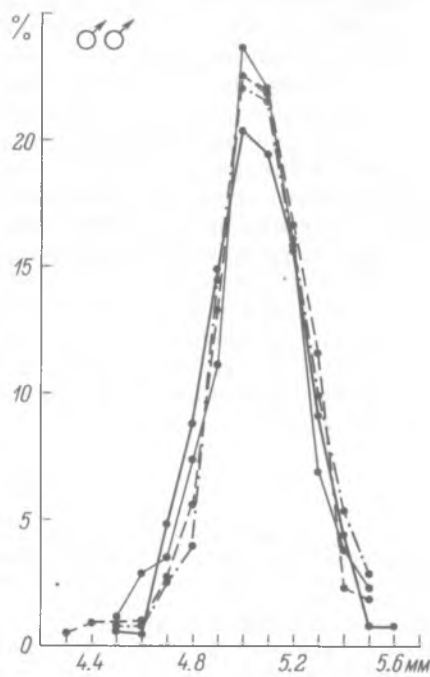
87



88



89



90

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Высокая плотность популяции листоеда в очень широком диапазоне экологических условий в зонах акклиматизации вида сопровождается наиболее полным проявлением фенофонада популяций, при этом индикационная роль аномальных фенотипов приобретает большое значение. Крупные выборки дают возможность построить непрерывные ряды изменчивости проявления различных признаков, например увеличения размеров меланиновых полос на элитрах. В этом случае может возникнуть сомнение в выделении здесь фенотипов как дискретных, альтернативных вариаций признаков. Однако фенотипы рисунка элитр тесно связаны с зонами надкрылий. Распределение фенотипов по зонам надкрылий имеет гомологическую основу внутри рода зигограмм, а эволюция видов этого рода отражает диапазон проявления фенотипов в этих зонах. Возможно, этот методический подход позволит унифицировать популяционную изменчивость для машинной обработки.

Обнаруженные нами закономерности изменения рисунка элитр у жуков в зависимости от структуры трахейной системы могут иметь приложение к широкому кругу объектов. В частности, изменение в пигментации является основой для описания в литературе бесконечного числа aberrаций, исходя из ошибочного предположения, что перехода одной aberrации в другую быть не может, так как «aberrативная изменчивость всегда прерывиста» (Филиппов, 1961). Существование непрерывных вариационных рядов изменчивости рисунка, зависимость рисунка от изменения структуры выхода трахей и, наконец, асимметрия этих процессов, т. е. находки у одной особи рисунка разных «aberrаций» на каждой элитре, исключают выделение «aberrаций».

Изучение изменчивости амброзиевого листоеда проводится в начальных стадиях акклиматизации вида. Обычно в литературе обсуждаются результаты, полученные спустя значительное время после интродукции видов. Происходят ли эволюционные сдвиги у интродуцентов, можно ли отделить эти процессы от модификационных влияний среды? Конечно, случаи новообразований как результат эволюции интродуцированных популяций крайне редки. Одним из ярких примеров успешной микроэволюции при изменении отбора может служить распространение европейского растения хондриллы (*Chondrilla juncea* L., Asteraceae) в Австралии, где расселились три редкие формы вида, значительно отклоняющиеся от преобладающих исходных форм (Hull, Groves, 1973). Вероятно, случаем исключительным является появление и распространение новой для вида красной формы огненного муравья *Solenopsis saevissima richteri* Foul (Wilson, 1951) в Северной Америке, не известной на родине огненного муравья в Южной Америке.

Появление летающих особей с новыми для вида морфологическими структурами аксиллярного аппарата и распространение этого аллеля в акклиматизировавшейся популяции относятся к таким редким случаям новообразований при интродукции.

ЛИТЕРАТУРА

- Евлахова А. А., Павлюшин В. А. Механизмы защиты у насекомых от грибных патогенов в связи с факторами вирулентности // Микроорганизмы в защите растений. Иркутск, 1983. С. 3—22.
- Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М., 1982. С. 38—44.
- Ковалев О. В. Биологическая борьба с сорными растениями в СССР // Состояние интродукции и акклиматизации перспективных энтомофагов, акарифагов и фитофагов важнейших вредителей и сорняков в странах — членах ВПС/МОББ. Киев, 1979. С. 55—58.
- Ковалев О. В., Вечерний В. В. Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомол. обозрение. 1986. Т. 65, вып. 1. С. 21—32.
- Ковалев О. В., Медведев Л. Н. Теоретические основы интродукции амброзиевых листоедов рода

- Zygotogramma Chevri.* (Coleoptera, Chrysomelidae) в СССР для биологической борьбы с амброзией // Энтомол. обозрение. 1983. Т. 62, вып. 1. С. 17—32.
- Ковалев О. В., Резник С. Я., Виноградова Е. Б. Методические указания по расселению и производственным испытаниям амброзиевых листоедов рода *Zygotogramma* в биологической борьбе с амброзиями полыннолистной и многолетней. Л., 1986. 28 с.
- Присный А. В. Морфологическая основа рисунка переднеспинки у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // Зоол. журн. 1980. Т. 59, № 10. С. 1575—1577.
- Фасулати С. Р. Взаимосвязь внешнего и экологического полиморфизма колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) // Общая энтомология. Л., 1986. С. 122—125. (Тр. ВЭО; Т. 68).
- Филиппов Н. Н. Закономерности аберративной изменчивости рисунка надкрылий жесткокрылых // Зоол. журн. 1961. Т. 40, № 3. С. 372—385.
- Чикатунов В. И. Изучение степени меланизации элитр особей рапсового листоеда *Entomoscelis adonidis* Pall. (Coleoptera, Chrysomelidae) из различных районов высокогорий Гиссаро-Дарваза // Фауна и экология животных Таджикистана. Душанбе, 1978. С. 76—81.
- Чикатунов В. И. Сравнительный фенетический анализ жилкования крыльев рапсового листоеда (*Entomoscelis adonidis*) в южной части горной Средней Азии // Фенетика популяций. М., 1982. С. 261—268.
- Чикатунов В. И., Крюков В. И. Фенетический анализ жилкования крыльев высокогорных популяций рапсового листоеда *Entomoscelis adonidis* Pall. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Журн. общ. биологии, 1979. Т. 40, № 2. С. 301—306.
- Шарп Д. Насекомые. СПб., 1906. 607 с.
- Яблоков А. В. Популяционная биология. М., 1987. 303 с.
- Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. М., 1985. 158 с.
- Hull V. J., Groves R. H. Variation in *Chondrilla juncea* L. in south easter Australia // Austral. J. Bot. 1973. Vol. 21, N 1. P. 113—135.
- Jolivet P. Recherches sur l'aile des Chrysomeloidea (Coleoptera). Partie 1 // Mem. Inst. roy. sci. natur. Belgiq. Ser. 2. 1957. Fasc. 51. 180 p.+XX pl.
- Kirk V. M., Balsbaugh E. U. A list of the beetles of South Dakota // Techn. Bull. South Dakota Univ. 1975. N 42. P. 109.
- Riley E. G., Enns W. R. An annotated checklist of Missouri leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) // Trans. Missouri Acad. Sci. 1979. Vol. 13. P. 53—83.
- Wilcox J. A. A review of the North American Chrysomeline leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) // Bull. Univ. New York. 1972. N 421. P. 1—32.
- Wilson E. O. Variation and adaptation in the imported fire ant // Evolution. 1951. Vol. 5, N 1. P. 68—80.

SUMMARY

Method of phenetic analyses for description of population structure of the ragweed beetle (*Zygotogramma suturalis*) has been made for the first time. Analysis of variability of elytra colour alterations, morphology of wings and body sizes of adult individuals as well as degree of sexual dimorphism and sexual correlation of Stavropol area population and Canadian population is given. Regularity of elytra design alterations depending on trachea system structure of elytra is described. Classes of anomalous phenes and phenotypical norms are distinguished. Method of graphic description of phenes of population is developed.

ФЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА
ZYGGRAMMA SUTURALIS F. (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)
В СТАВРОПОЛЬСКОМ КРАЕ

В. Б. Сапунов, С. А. Белокобыльский

Фенетический подход, основанный на изучении популяционной морфологии (Яблоков, 1980), дает возможность судить об эколого-генетических процессах в популяции без применения генетического анализа. В ряде случаев оценка качественных и количественных морфологических характеристик организмов позволяет определить направление и скорость микроэволюционного процесса и является основой биологической индикации в экологии (Сапунов, 1983, 1984).

Задача оценки настоящего и будущего состояния популяций возникает при интродукции каких-либо видов в новые экологические системы. Например, проникновение и широкое распространение по югу СССР (в том числе и в Ставропольском крае) злостных сорняков — амброзий полыннолистной и многолетней — породили ряд серьезных проблем. Сорняки интенсивно проникают в агроценозы, засоряя посадки культурных растений и заметно снижая их урожайность. Пыльца амброзии является причиной массовых аллергических заболеваний населения. Для борьбы с этим опасным сорняком из Канады в Ставропольский край в 1978 г. был интродуцирован листоед *Zygogramma suturalis* F. (Ковалев, 1979; Ковалев и др., 1986). Уже выявлены интенсивный рост популяции и значительная эффективность его в борьбе с сорняками (Ковалев, Вечернин, 1986).

В настоящей работе, которая является продолжением статьи О. В. Ковалева, подытоживаются данные по изучению популяции амброзиевого листоеда в Ставропольском крае за 1985—1986 гг. и обсуждаются следующие вопросы: 1) оценка фенотипической изменчивости в разных популяционных группировках (субпопуляциях) и популяциях; 2) анализ динамики изменчивости в пространстве и во времени; 3) зависимость изменчивости от экологических факторов.

МЕТОДИКА РАБОТЫ

Методики сбора амброзиевого листоеда и фенетического анализа рисунка надкрылий, а также все используемые далее обозначения описаны в статье О. В. Ковалева (см. настоящий сборник). В 1985 и 1986 гг. были собраны и изучены выборки из субпопуляций 2 (на краю поля люцерны, центр ареала листоеда), 3 (вдоль лесополосы и по краю картофельного поля, регулярно обрабатываемого инсектицидами против колорадского жука) и 4 (поля пшеницы и кукурузы, периферия ареала листоеда). Выборка из субпопуляции 1, где на поле эспарцета образовалась уединенная популяционная волна с очень высокой плотностью листоеда, была произведена только в 1985 г. Выборки из наиболее удаленных от мест первоначального выпуска субпопуляций 4 (с периферии ареала) в 1985 и 1986 гг. были сделаны на участках, отстоящих друг от друга почти на 15 км. Это связано с интенсивным расширением ареала жука. Кроме того, в данной статье рассматриваются выборки перезимовавших жуков (май 1986 г.), собранных на краю эспарцетового поля (субпопуляция 5), и выборка жуков, собранных на окраине с. Шпаковское (июль 1985 г.) (субпопуляция 6). Также была изучена выборка из Канады (1977 г.), собранная в окрестностях Торонто, однако, как единожды отловленная, она могла быть не полностью репрезентативна, что можно было заметить, например, в соотношении полов.

На изученном материале (его объем приведен в табл. 1 и 3) анализировались следующие параметры, характеризующие отдельных особей и выборку

в целом: соотношение полов, длина тела, характер рисунка надкрылий. Использовались две системы оценки вариабельности рисунка надкрылий: 1) экспресс-система — измерялась доля особей с просветлениями (наличием светлых пятен в меланиновых полосах) и с затемнениями (наличием меланиновых пятен между шовной и краевой полосами); эти формы расценивались как аномальные; 2) оценка разнообразия по длине меланинового выступа и глубине расщепления в верхней части шовной полосы.

Все измерения производились с помощью микроскопа МБС-3. Обсчет данных проводился с применением следующих параметров: среднее арифметическое (\bar{x}), среднее квадратичное отклонение (σ), ошибка среднего арифметического (m), доля (p), ошибка доли (m_p), критерий хи-квадрат, показатель внутрипопуляционной вариабельности по фенотипам (μ) (Лакин, 1973; Животовский, 1982). Степень полового диморфизма определялась по формуле: $S_d = \frac{\bar{x}_\sigma - \bar{x}_\phi}{\bar{x}_\sigma}$, где \bar{x}_σ и \bar{x}_ϕ — средние значения признака у самцов и самок соответственно.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Методическая основа работы — сравнение изученных субпопуляций и популяций между собой и соответствующий анализ изменчивости жука и изменений самой изменчивости в пространстве и времени.

Анализ длины тела листоеда и соотношения полов уже был проведен ранее (см. статью О. В. Ковалева в настоящем сборнике). Поэтому наши данные, в общем подтверждающие выводы предыдущей статьи, приводятся в кратком виде. Соотношения полов в популяции несколько смещено в сторону самцов, доля которых составляет от 56 до 64 % (табл. 1). В канадской выборке их доля недостоверно отличается от каждой из субпопуляций из ставропольской выборки и достоверно, если сравнивать со средним значением всех ставропольских субпопуляций (табл. 1). Степень полового диморфизма минимальна в субпопуляции 5 (−0.17), а максимальна в субпопуляции 1 (−0.12). Средние линейные размеры жуков во всех случаях варьируют недостоверно от 5.04 до 5.09 у самцов и от 5.58 до 5.90 у самок. Показатель изменчивости — среднее квадратичное отклонение — наиболее высок у канадских самцов и самок, взятых с картофельного поля, обработанного инсектицидами.

Проанализируем количественные соотношения разных форм по окраске надкрылий. В табл. 2 представлены доли особей с аномальной окраской в разных субпопуляциях. Имеется достоверная тенденция к некоторому повышению доли таких насекомых среди самцов.

В табл. 3 суммированы данные по частотам встречаемости сочетаний фенотипов — длины меланинового выступа и глубины расщепления в основании шов-

Таблица 1

Половой диморфизм и соотношение полов в разных субпопуляциях (1985 г.)

Параметр	Канадская субпопуляция, 1977 г.		Субпопуляция 1		Субпопуляция 2		Субпопуляция 3		Субпопуляция 4		Субпопуляция 5	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
<i>n</i>	243	190	218	162	288	169	252	144	277	157	550	398
$p \pm m_p$ ♂♂	0.56 ± 0.03		0.58 ± 0.02		0.62 ± 0.02		0.64 ± 0.02		0.63 ± 0.02		0.58 ± 0.01	
Длина \bar{x}	5.09	5.58	5.07	5.68	5.05	5.73	5.07	5.70	5.08	5.73	5.04	5.90
<i>m</i>	0.12	0.015	0.01	0.02	0.01	0.02	0.05	0.02	0.01	0.02	0.02	0.02
σ	1.9	0.20	0.19	0.24	0.19	0.21	0.77	0.24	0.18	0.23	0.25	0.22
Половой диморфизм S_d	−0.125		−0.120		−0.134		−0.126		−0.128		−0.170	

Таблица 2

Частоты форм с аномальной окраской

Популяции и субпопуляции	Процент аномальных форм		Популяции и субпопуляции	Процент аномальных форм	
	♂♂	♀♀		♂♂	♀♀
Канада, 1977	16.7±2.3	24±3.1	Субпопуляция 4	10±3.0	4±2.0
Шпаковское, 1984	21±2.8	21±2.8	Субпопуляция 5	20±4.0	7±2.5
Субпопуляция 1	14±3.5	4±2.0	Субпопуляция 6	14±3.5	7±2.5

Таблица 3

Частоты фенотипов по парам признаков (%)

	Пол	Фенотип								n	μ
		a00	a02	a03	a11	a12	a13	a22	a23		
Канадская субпопуляция, 1977	♂♂	3	10	1	13	20	9	17	27	243	6.9±0.18
	♀♀	12	16	3	17	9	10	15	18	190	7.6±0.13
Субпопуляция 1, 1985	♂♂	9	23	1	11	32	9	6	9	219	6.7±0.20
	♀♀	17	26	1	10	22	10	9	4	163	7.0±0.20
Субпопуляция 2, 1985	♂♂	9	22	3	12	26	9	10	9	284	7.4±0.13
	♀♀	13	26	6	17	22	3	12	6	172	6.7±0.22
Субпопуляция 2, 1986	♂♂	13	7	0	33	14	1	26	5	247	5.8±0.17
	♀♀	16	11	0	36	15	0	18	3	148	5.4±0.15
Субпопуляция 3, 1985	♂♂	14	8	2	27	18	7	14	10	250	7.2±0.15
	♀♀	31	12	3	21	15	3	12	4	143	6.9±0.23
Субпопуляция 3, 1986	♂♂	11	27	1	23	21	4	11	2	210	6.6±0.21
	♀♀	8	24	1	18	28	3	15	3	206	6.5±0.21
Субпопуляция 4, 1985	♂♂	9	33	2	8	31	11	3	3	277	5.1±0.23
	♀♀	8	35	2	6	33	10	2	4	157	6.2±0.27
Субпопуляция 4, 1986	♂♂	9	22	1	20	23	1	17	7	302	6.6±0.17
	♀♀	12	21	1	15	26	7	13	5	229	7.0±0.17
Субпопуляция 5, 1986	♂♂	8	8	0	38	19	5	17	5	386	6.1±0.12
	♀♀	9	7	0	38	18	2	22	4	266	5.8±0.16
D _{max}		23	28	6	32	23	11	24	24		

Таблица 4

Сравнение субпопуляций по степени разнообразия

Субпопуляции	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Канада, 1977 (I)								
Субпопуляция 1, 1985 (II)	+							
Субпопуляция 2, 1985 (III)	+	+						
Субпопуляция 2, 1986 (IV)	-	+	+					
Субпопуляция 3, 1985 (V)	+	-	+	+				
Субпопуляция 3, 1986 (VI)	+	+	+	+	+			
Субпопуляция 4, 1985 (VII)	+	-	+	+	-	+		
Субпопуляция 4, 1986 (VIII)	-	+	+	-	-	-	+	
Субпопуляция 5, 1986 (IX)	+	+	-	+	+	+	+	+

Примечание. Здесь и в табл. 5 и 6 «+» — наличие достоверных различий, «-» — отсутствие таковых.

Сравнение распределения частоты признаков в субпопуляциях

Субпопуляции	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Канада, 1977 (I)								
Субпопуляция 1, 1985 (II)	+							
Субпопуляция 2, 1985 (III)	+	+						
Субпопуляция 2, 1986 (IV)	+	+	+					
Субпопуляция 3, 1985 (V)	+	+	+	+				
Субпопуляция 3, 1986 (VI)	+	+	+	+	+			
Субпопуляция 4, 1985 (VII)	+	+	+	+	+	+		
Субпопуляция 4, 1986 (VIII)	+	-	+	+	+	+	+	
Субпопуляция 5, 1986 (IX)	+	+	+	-	+	+	+	+

ной полосы — в ставропольской (за 1985 и 1986 гг.) и канадской (за 1977 г.) популяциях. Здесь же даны показатели разнообразия μ и максимальные различия по частотам признаков в субпопуляциях D . Сравнение коэффициентов разнообразия по разным субпопуляциям на предмет достоверных различий по разнообразию показано в табл. 4. В табл. 5 дано сравнение достоверных различий по распределениям частот признаков (методом хи-квадрат). Сравнения проведены с использованием данных, полученных на самцах, так как последние более быстро и заметно откликаются на экологические изменения. Помимо этого, у самцов уже норма реакции генотипа, следовательно, фенотипические различия между ними лучше отражают генетические процессы, чем таковые у самок (Геодакян, 1983).

В большинстве случаев коэффициенты разнообразия в разных субпопуляциях и популяциях близки. В ряде случаев канадская популяция и субпопуляция с картофельного поля, обработанного инсектицидами, достоверно отличаются от других популяций (табл. 5). Большинство субпопуляций по паттерну распределения признаков достоверно различается между собой, немногочисленные

Таблица 6

Сравнение частот нормального фенотипа по окраске надкрылий в разных популяционных группировках

Субпопуляции	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Канада, 1977 (I)								
Субпопуляция 1, 1985 (II)	+							
Субпопуляция 2, 1985 (III)	+	+						
Субпопуляция 2, 1986 (IV)	-	+	-					
Субпопуляция 3, 1985 (V)	-	+	+	-				
Субпопуляция 3, 1986 (VI)	+	-	+	+	+			
Субпопуляция 4, 1985 (VII)	-	-	+	-	-	+		
Субпопуляция 4, 1986 (VIII)	+	+	+	+	-	+	-	
Субпопуляция 5, 1986 (IX)	-	+	-	-	-	+	-	+

случай совпадений (точнее, близости) распределения частот могут быть случайными.

Самые распространенные фенотипы по окраске надкрыльев — a_{11} и a_{12} . Условно за нормальный мы приняли a_{12} как несколько более распространенный. Сравнение частот этого фенотипа на предмет достоверных отличий между разными популяционными группировками приведено в табл. 6.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Смена места обитания популяции иногда требует быстрой перестройки генофонда. Если новые условия сильно отличаются от привычных, микроэволюционные изменения могут произойти достаточно быстро.

Какие же микроэволюционные процессы мы можем наблюдать или ожидать на основе наших наблюдений над амброзиевым листоедом?

Интродукция листоеда из Канады в Ставропольский край поставила жука в новые условия и заставила приспособляться к ним. Такое приспособление прошло сравнительно успешно, о чем, в частности, свидетельствует интенсивное расселение жука, не имеющего дефицита в питании и почти не имеющего врагов и конкурентов. По разнообразию вариантов окраски надкрылий листоед не превышает другие виды насекомых, в том числе и такого близкого вида, как колорадский жук (Овчинникова, Маркелов, 1985). В нашем случае отклонения от нормального типа окраски надкрылий обычно носят незначительный характер, и мы не можем достаточно четко вычленить 2—3 контрастно различающиеся формы. Таким образом, в целом амброзиевый листоед может считаться мономорфным. Соотношение полов у этого вида листоеда дает картину довольно типичную для большинства видов, показывающую некоторое преобладание самцов (табл. 1).

Попадание животных в новые неблагоприятные условия сопровождается повышением изменчивости, легко регистрируемым на уровне популяции. В нашем случае мы не наблюдали повышения изменчивости в Ставрополье ни по сравнению с исходной популяцией из Канады, ни в ряду поколений. Это относится как к изменчивости по количественным признакам (длине тела), так и к изменчивости по качественным (характеру рисунка надкрылий). Исключения составляют жуки, отловленные на картофельном поле. У них изменчивость несколько повышена по сравнению с насекомыми из других популяций (табл. 3). В большей степени повышение изменчивости регистрируется у самцов, как пола более подверженного генетическим воздействиям. Повышение изменчивости в данном случае можно объяснить стрессовым и тератогенным эффектом инсектицидов, которые применялись на этих полях против колорадского жука.

По мнению Геодакяна (1983), степень полового диморфизма — показатель направления эволюции. Повышение диморфизма говорит об увеличении темпа микроэволюционного преобразования. В нашем случае половой диморфизм, по крайней мере по длине тела, сохраняется неизменным. Имеется лишь некоторое повышение полового диморфизма по числу фенотипов с аномальной окраской (табл. 2). Незначительная тенденция того же плана выявлена в отношении длины тела в 1986 г. (табл. 1). Однако она не может рассматриваться как достоверная, и проследить динамику изменчивости полового диморфизма по этим формам сложно ввиду относительно короткого срока наблюдений. Скорость микроэволюции в отношении адаптивных признаков в Ставропольском крае по сравнению с родиной, судя по всему, не усилилась. Иными словами, условия жизни в новых местах обитания листоеда в СССР не являются менее благоприятными по сравнению с Канадой.

Изменчивость повышается в стрессовых условиях (Сапунов, 1984). В нашем случае это воздействие инсектицидов на картофельных полях и низких темпера-

тур (перезимовавшие жуки). Найдены некоторые отличия в распределении частот разных фенотипов между субпопуляциями (табл. 5). Эти субпопуляции находятся в несколько различающихся условиях, но вычлнить фактор, отбирающий в зависимости от экологических условий тот или иной фен, пока что не представляется возможным. Не исключено, что в формировании различий между субпопуляциями определенную роль играют такие генетические процессы, как эффект основателя, эффект горлышка бутылки, дрейф генов. В перспективе следует уделить повышенное внимание изменению структуры субпопуляций на полях, обработанных инсектицидами. В ближайшие годы там можно ожидать изменение спектра форм, направляемое не генетико-автоматическими процессами, а отбором.

Интересно отметить, что в выборке перезимовавших жуков (субпопуляция 5), подвергшейся стрессовому воздействию низких температур, преобладающим фенотипом является *a11*, а также заметно повышен процент особей с фенотипом *a12* и *a22*. Вероятно, эти фенотипы обладают определенным преимуществом выживания после перезимовки. Немаловажно и то, что в другой выборке, где анализировался процент форм с аномальной окраской, обнаружена тенденция к повышению числа этих форм у обоих полов (табл. 2), однако из-за большой ошибки эта тенденция не является достоверной.

Известно (Яблоков, 1980), что популяции на периферии ареала животного характеризуются более частым выщеплением редких фенов и фенотипов, которые в центре ареала (в зоне оптимума) чаще скрыты или редки. Одновременно есть вероятность значительного колебания частот фенов в этих условиях. В определенной степени это можно отметить и для амброзиевого листоеда на выборках, взятых с периферии ареала (субпопуляция 4). Здесь сохраняется относительно высокий процент редких фенотипов *a02*, *a13*, *a22*, который, однако, подвержен колебаниям в зависимости от года (табл. 3).

Оценка степени повышения изменчивости популяции требует изучения вариабельности сразу по комплексу количественных и качественных признаков. Однако уменьшение доли нормального типа даже по одному признаку (окраске) уже может говорить об экологических нарушениях. Из данных, представленных в табл. 3 и 6, можно предположить, что снижение доли фенотипа *a12*, если не свидетельствует, то наводит на мысль о генетической и фенотипической разбалансированности популяции. Например, на картофельных полях, обработанных инсектицидами, где изменчивость повышена, есть тенденция к снижению доли особей нормального типа, т. е. *a12*.

Для более полного понимания процессов, происходящих в популяции жука, желательнее подключение метода генетического анализа. Однако это дело отдаленного будущего хотя бы потому, что листоед в год имеет одно поколение. При такой малой частоте смены поколений разработка генетического анализа потребует очень значительного времени. Поэтому рационально усиливать фенетический подход к анализу состояния популяций не только в Ставропольском крае, но и в других, более отдаленных и с иными климатическими условиями местах акклиматизации амброзиевого листоеда.

ВЫВОДЫ

Проведенный анализ фенетической и фенотипической структуры популяции амброзиевого листоеда в Ставропольском крае показал следующее.

1. Значимых статистических отличий как по длине тела и половому диморфизму, так и по фенотипической изменчивости рисунка надкрылий между канадской и ставропольской популяциями не обнаружено, что подтверждает выводы О. В. Ковалева (см. настоящий сборник). Это однозначно может свидетельствовать, что новые условия обитания в СССР оказались благоприятными для интродуцированного листоеда.

2. Сравнение частот фенотипов рисунка шовной меланиновой полосы в пяти субпопуляциях в Ставропольском крае позволило выявить самые распространенные фенотипы (a_{11} и a_{12}), а также повышение процента иных фенотипов в зависимости от места выборки. Выборки с периферии ареала листоеда (субпопуляция 4) характеризуются повышением процента как более меланистических форм (a_{02}), так и более осветленных форм (a_{22}). Повышение изменчивости по длине и процента более меланистических форм в субпопуляции 3 с картофельного поля (a_{00} , a_{02}), вероятно, связано, как отмечалось в статье О. В. Ковалева (см. настоящий сборник), в первую очередь со стрессовым воздействием инсектицидов, а в выборке из уединенной популяционной волны (субпопуляция 1) — с большими плотностями жука. Стрессовые воздействия низких температур на перезимовавших жуков сказывались на повышении доли листоедов с нормальными фенотипами, а также на повышении доли осветленных форм (a_{22}).

3. Сравнительный анализ тех же субпопуляций за 2 года выявил достоверные изменения в них частот фенотипов, но общее соотношение осветленных и затемненных форм менялось незначительно.

ЛИТЕРАТУРА

- Геодакян В. А. Эволюционная логика дифференциации полов и долголетие // Природа. 1983. № 1. С. 70—80.
- Животовский Л. А. Показатель популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М., 1982. С. 38—44.
- Ковалев О. В. Биологическая борьба с сорными растениями в СССР // Состояние интродукции и акклиматизации перспективных энтомофагов, акарифагов и фитофагов важнейших вредителей и сорняков в странах — членах ВПС/МОББ. Киев, 1979. С. 55—58.
- Ковалев О. В., Вечернин В. В. Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомол. обозрение. 1986. Т. 65, вып. 1. С. 21—32.
- Ковалев О. В., Резник С. Я., Виноградова Е. Б. Методические указания по расселению и производственным испытаниям амброзиевых листоедов рода *Zygogramma* в биологической борьбе с амброзиями польнолистной и многолетней. Л., 1986. 28 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1973. 343 с.
- Овчинникова Н. А., Маркелов В. Г. Некоторые направления фенетических исследований на примере колорадского жука // Фенетика популяций. М., 1985. С. 140—141.
- Сапунов В. Б. Адаптация к перемене экологических условий и фенотипическая изменчивость тлей // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 4. С. 557—567.
- Сапунов В. Б. Популяционный стресс как биологический индикатор экологических нарушений // Биологическая индикация в антропоэкологии. Л., 1984. С. 195—199.
- Яблоков А. В. Фенетика: эволюция, популяция, признак. М., 1980. 135 с.
- Hull V. J., Groves R. H. Variation in *Chondrilla juncea* L. in south-easter Australia // Austral. J. Bot. 1973. Vol. 21, N 1. P. 113—135.

SUMMARY

A study of phenotypical variability of ragweed beetle in populations from Stavropol area and Canada has been made. Basing on the study of different subpopulation selections description of their structure according to elytra phene designs is given together with analysis of average body length, degree of sexual dimorphism, sex correlation. Mathematical data analysis shows that the generally new environmental conditions were favourable for the introduced ragweed beetle. Stress effects that to some extent tell on the ragweed beetle phenotype occur in the fields where insecticides are applied and during wintering.

ВЫБОР ПАРТНЕРА ДЛЯ СПАРИВАНИЯ
В ПОПУЛЯЦИЯХ АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА
ZYGOGRAMMA SUTURALIS F.

С. О. Сергиевский

Существенным компонентом популяционного изучения любого вида является анализ системы скрещиваний в природных популяциях. С генетико-эволюционной точки зрения принципиальным для признания популяции цельной системой считается осуществление в ней потенциальной свободы скрещивания — панмиксии. Однако в естественных популяциях разных видов практически осуществляется лишь частичная панмиксия, а происходящие скрещивания не являются случайными. Одна из форм нарушения панмиксии — ассортативное скрещивание. Различные типы ассортативных скрещиваний — частотно-зависимые, положительные и отрицательные гомономные и др. — способны, с одной стороны, обеспечить поддержание генетического разнообразия, с другой — увеличить степень структурированности популяций (Гриценко и др., 1983).

Нами предпринята попытка проанализировать выбор партнера для спаривания в популяциях амброзиевого листоеда *Zygotogramma suturalis*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Для работы были использованы сборы жуков из интродуцированной популяции в окрестностях дендрария Ставропольского научно-исследовательского института сельского хозяйства в период 28—30 07 86 г. Копулирующие пары собирались днем, преимущественно на *Ambrosia artemisiifolia* L. Учитывались пары, находящиеся в стадии копуляции в характерной позе (рис. 1). В каждой паре измерялась общая длина жуков отдельно для самцов и самок с точностью до 0.1 мм. Всего промерено 117 пар.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В подавляющем большинстве пар самцы мельче самок (рис. 2). Лишь в двух парах было зафиксировано равенство размеров партнеров. При этом прослеживается определенная положительная связь между размерами самцов и самок. Статистическая значимость неслучайности спаривания жуков разных размеров выявляется при рассмотрении табл. 1 ($\chi^2=8.09$; $df=1$; $p<0.01$). Более подробная табл. 2 не позволяет проанализировать сопряженность размеров в целом (из-за низких ожидаемых частот в ряде ячеек $E<3$). Однако эта таблица может быть представлена в виде четырех независимых таблиц (см. примеч. к табл. 2) (Закс, 1976). Рассчитанные значения χ^2 значимы только для первой из этих таблиц (табл. 2). Эта таблица характеризует скрещивания между собой особей, резко различающихся по размерам. Скрещивание таких особей с остальными классами случайно. Значение скорректированного коэффици-

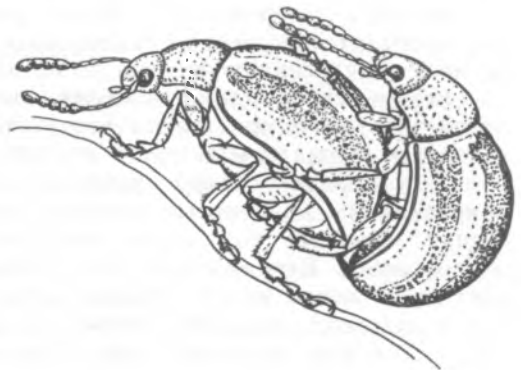


Рис. 1. Схема взаимного расположения жуков во время копуляции.

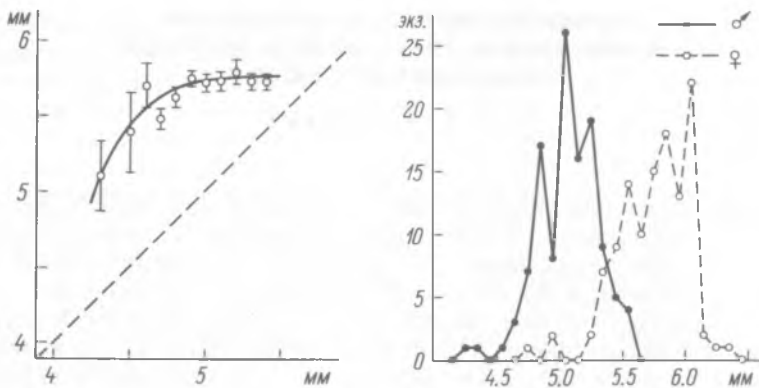


Рис. 2. Зависимость размеров самок от размера самцов в копулирующих парах.

По оси абсцисс — размер самцов, по оси ординат — размер самок. Для каждого размерного класса самцов указан средний размер самок ($\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$). Прерывистая прямая соответствует равенству размеров партнеров в копулирующих парах.

Рис. 3. Размерное распределение самцов и самок, участвующих в копуляции.

По оси абсцисс — размер, по оси ординат — количество особей. Сплошная линия — самцы, прерывистая линия — самки.

ента сопряженности Пирсона (Закс, 1976) для резко различающихся по размерам особей достаточно велико ($CC_{\text{корр}} = 0.804$) и значительно выше, чем для всей совокупности ($CC_{\text{корр}} = 0.306$). Это означает, что практически вся наблюдаемая неслучайность обусловлена редкостью скрещиваний между наиболее резко отличающимися по размерам жуками (36.3 % от общего числа).

По изменению значений средних размеров самок для каждого размерного класса самцов видно, что эта связь нелинейна: увеличение размеров самцов в диапазоне 42—50 мм сопровождается увеличением среднего размера самок, тогда как для самцов крупнее 50 мм средний размер самок остается практически неизменным (рис. 2). Анализ табл. 2 на симметричность (Закс, 1976) показывает наличие высокосignификантной асимметрии ($\chi^2 = 26.65$; $df = 3$; $p < 0.01$). Это подтверждает нелинейность связи размеров партнеров.

Таким образом, в популяциях амброзиевого листоеда выявляется эффект положительного ассортативного спаривания по признаку размера партнеров. Анализ размерного распределения самцов и самок, участвующих в спариваниях, выявляет его унимодальность в обоих случаях (рис. 3). «Зубчатость» распределения статистически значимой не является — ее наличие понятно, учитывая относительно небольшой объем выборки ($n = 117$) при большом количестве размерных классов (для самцов 14, для самок 17). Видно, что основная масса самцов мельче самок. Однако размерные распределения самцов и самок перекрываются в интервале 47—55 мм. Ввиду того что в копулирующих парах самцы обязательно меньше самок, такое перекрывание размеров автоматически создает определенную степень ассортативности спаривания.

Однако перекрывание размеров самцов и самок не настолько велико, чтобы обеспечить высокую степень ассортативности при спаривании. Более существенную роль, по-видимому, играют особенности брачного поведения. Во время копуляции самец находится в крайне неустойчивом положении, закрепившись на покатых элитрах самки в задней трети ее тела (рис. 1). Лапки передних ног самца располагаются параллельно на поверхности элитр самки. Вторая пара ног охватывает элитры самки с боков, причем коготками лапок самец удерживается за боковой край элитр. Третья пара ног подводится самцами снизу под брюшко самки, причем голени смыкаются, а лапки располагаются параллельно. Во время ухаживания самец

Таблица 1

Частоты скрещиваний особей различных размерных классов у амброзиевого листоеда

Размерные классы		Самцы			
		42—49 мм		50—55 мм	
		эмпир.	теор.	эмпир.	теор.
Самки	47—55 мм	18	11.4	17	23.6
	56—63 мм	20	(3.82) (1.63)	26.6	(1.85) (0.79)

Примечание. Здесь и в табл. 2 эмпир. — эмпирические данные, теор. — теоретические данные. В скобках указаны частоты χ^2 . $\chi^2=8.09$; $df=1$; $p<0.01$.

Таблица 2

Частоты скрещиваний особей различных размерных классов у амброзиевого листоеда

Размерные классы		Самцы					
		1		2		3	
		42—46 мм		47—52 мм		53—55 мм	
		эмпир.	теор.	эмпир.	теор.	эмпир.	теор.
1	47—55 мм	4	1.79	29	27.8	2	5.38
2	56—59 мм	2	2.87	43	44.5	11	8.62
3	60—63 мм	0	1.33	21	20.7	5	4.00

Значения χ^2 , $df=1$

Примечание. 1. Самки (1 и 3) × самцы (1 и 3) 5.25 ($p<0.05$)
 2. Самки (1+3 и 2) × самцы (1 и 3) 1.40
 3. Самки (1 и 3) × самцы (1+3 и 2) 0.04
 4. Самки (1+3 и 2) × самцы (1+3 и 2) 0.48

поочередно поглаживает лапками задних ног генитальный сегмент самки. Фактически во время ухаживания и в процессе копуляции самец удерживается на самке лишь за счет второй пары ног. По-видимому, мелкие самцы успешно могут удержаться во время копуляции только на относительно некрупных самках. Подтверждением этого служит наличие четкой зависимости размеров партнеров именно для мелких самцов (до 50 мм — см. выше).

Возможно, что соответствие размеров партнеров определяется какими-то дополнительными моментами брачного ритуала (особенности контактной стимуляции и др.).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами результаты вполне согласуются с выводами, сделанными другими авторами при изучении ассортативности спаривания в популяциях листоедов (Соломатин и др., 1976, 1977). У всех 10 изученных видов листоедов было обнаружено положительное ассортативное скрещивание по признаку размера. Аналогичные данные имеются и для соснового долгоносика (Малоземов, 1970).

Подробный анализ, проведенный на разных видах листоедов, показал, что существенная сопряженность характерна для скрещивания особей с разных краев размерного распределения, а сопряженность остальных типов скрещиваний незначима (Креславский, Соломатин, 1985). Таким образом, неслучайными оказываются спаривания особей, наиболее различающихся по размерам.

Этими авторами был обоснован пороговый характер ассортативности при спаривании, в частности рассмотрен ряд теоретических зависимостей, основанных на эмпирических функциях распределения в предположении равной величины размерных интервалов, обеспечивающих панмиксию. Было получено, что фактическая зависимость размеров самцов от размеров самок соответствует очень большой величине интервала, обеспечивающего панмиксию. Аналогичный вид имеет эта зависимость и для амброзиевого листоеда (рис. 2).

Для амброзиевого листоеда характерно четкое различие размеров партнеров: в копулирующих парах самцы всегда мельче самок. Как подчеркивалось выше, при этом условии перекрывает размерных распределений самцов и самок автоматически обуславливает ограничение панмиксии. Этот механизм нарушения панмиксии может оказаться достаточно распространенным и в популяциях других организмов.

В целом полученные данные подтверждают вывод, что «сочетание панмиксии при скрещивании умеренно различающихся особей с сильной положительной ассортативностью при скрещивании особей крайних классов оказывается, таким образом, наиболее обычной и естественной структурой скрещиваний для количественных признаков у насекомых» (Креславский, Соломатин, 1985).

ЛИТЕРАТУРА

- Гриценко В. В., Креславский А. Г., Михеев А. В., Северцов А. С., Соломатин В. М. Концепция вида и симпатрическое видообразование. М., 1983. 193 с.
- Закс Л. Статистическое оценивание. М., 1976. 598 с.
- Креславский А. Г., Соломатин В. М. Структура скрещиваний в природных популяциях насекомых // Экология. 1985. № 2. С. 58—62.
- Малоземов Ю. А. Об избирательности спариваний разноразмерных жуков большого соснового долгоносика (*Hyllobius abietis* L.) // Экология. 1970. № 1. С. 101—102.
- Соломатин В. М., Креславский А. Г., Гриценко В. В., Михеев А. В. Ассортативное скрещивание в природных популяциях листоеда *Chrysochloa calaliae* Schrnk. // Генетика. 1976. Т. 12, № 3. С. 160—162.
- Соломатин В. М., Креславский А. Г., Михеев А. В., Гриценко В. В. Ассортативное скрещивание в природных популяциях жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Журн. общ. биологии. 1977. Т. 38, № 1. С. 57—64.

SUMMARY

In populations of *Zygogramma suturalis* effect of positive assortive copulation according to sizes of participating partners is found. In copulating couples males are always smaller than females. The main portion of nonaccidentness in copulation is stipulated by the individuals that have the main size distinctions. There is double explanation of homonomic copulation effect: 1) impossibility for the small males to hold on big females and complete connubial ritual; 2) breaking of panmixia because of overlapping of the size dimensions. Data obtained is discussed in connection with similar works on the other leaf beetles.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ В СССР
ПОПУЛЯЦИИ ПОЛОСАТОГО АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА
ZYGOGRAMMA SUTURALIS F.

Л. Н. Медведев

Успешная интродукция в СССР полосатого амброзиевого листоеда для биологической борьбы с амброзией ставит на повестку дня всестороннее изучение этого практически важного вида, в частности характер его изменчивости. Известно, что данный вид отличается большим постоянством рисунка и может считаться слабо вариабельным. Тем более существенным было выявление спектра изменчивости вида в процессе освоения новых условий существования, по ряду параметров весьма отличных от номинативных. Кроме того, знание характера изменчивости необходимо для проведения разносторонних экологических, этологических и генетических исследований, уже начинающихся с данным объектом.

Изучение изменчивости проводилось со ставропольской популяцией, интродуцированной О. В. Ковалевым в окрестностях с. Шпаковское в 1978 г. Основной участок интродукции, площадью около 3 га, отличался очень высокой численностью жуков третьей и четвертой генераций, что позволяло брать практически точечные выборки (с нескольких квадратных метров) и изучать особенности изменчивости в разных частях микроареала. Всего было просмотрено несколько тысяч жуков, в том числе 1377 в виде количественных выборок.

Исходный прототип рисунка *Zygogramma suturalis* представляет 4 продольные темные полосы на светлом фоне надкрылий (см. рис. 1), слитые попарно в шовную и дискальную полосы (номинативная форма). Из двух полос, образующих шовную полосу, внутренняя (первая) всегда доходит до основания надкрылий, а наружная (вторая) не доходит, вследствие чего образуется характерный прямоугольный уступ близ шитка (рис., 2). Дискальная полоса никогда не доходит до основания надкрылий, но и здесь ее наружная полоса (четвертая) простирается вперед больше, чем внутренняя (третья), образуя также прямоугольный уступ (рис., 2). В вершинной части дискальной полосы слияние третьей и четвертой полос настолько полное, что граница между ними совершенно не различима. Однако столь полное слияние полос представляет крайний вариант, и во многих случаях разделение полос на основании более выражено, так что прямоугольный уступ превращается в остроугольный (рис., 3). Описанный выше тип рисунка является номинативным.

В Северной Америке этот вид представлен двумя цветовыми формами, которые в последнее время рассматриваются как подвиды. По Вилькоксу (Wilcox, 1972), номинативный подвид встречается в атлантических штатах, в юго-восточной Канаде и в Колорадо, а *subsp. casta* Rog., отличающийся только по окраске (рис., 4), характерен для севера страны (Небраска, Дакота, Мичиган). Впрочем, обе формы нередко встречаются и совместно в южных штатах (Арканзас, Алабама) и в значительной степени перекрещиваются и в других частях ареала, за исключением севера, где они, кажется, достаточно четко разграничены.

В СССР была завезена типичная форма подвида *Z. suturalis suturalis* из юго-восточной Канады и США (Флорида). Ставропольская популяция, с которой мы работали, происходит из Канады.

Изучение изменчивости интродуцированной популяции позволило установить ряд цветовых вариаций, которые можно объединить в две группы: с ослаблением рисунка (минус-варианты) и с усилением его (плюс-варианты). Мы считаем удобным обозначить выявленные aberrации латинскими названиями.

I. Группа с ослабленным рисунком

- ab. *fulvovariegata* — дискальная полоса включает замкнутые светлые пятна или продольные штрихи (рис., 5);
- ab. *subcasta* — дискальная полоса узко расщеплена в передней половине на $1/2-1/3$ своей длины (рис., 6);
- ab. *infralineata* — дискальная полоса включает продольную светлую линию, разделяющую ее по всей длине, но не доходящую до переднего и заднего края (рис., 7);
- ab. *subdivisa* — шовная полоса узко расщеплена в средней части светлой полоской, не доходящей ни до переднего, ни до заднего края (рис., 8);
- ab. *furcata* — шовная полоса узко расщеплена в передней половине на $1/2$ своей длины (рис., 9);
- ab. *angulata* — третья и четвертая полосы, образующие дискальную полосу, не полностью слиты сзади, вследствие чего образуется характерный угловатый уступ (рис., 10).

II. Группа с усиленным рисунком

- ab. *fuscopunctata* — на светлой полосе, разделяющей шовную и дискальную полосы, появляется спутанная бурая пунктировка (рис., 11). У типичной формы эта полоска вообще лишена пунктировки;
- ab. *conjuncta* — шовная и дискальная полосы соединены поперечной перемычкой перед серединой (рис., 12), иногда бывает 2—3 перемычки;
- ab. *tritaeniata* — шовная и дискальная полосы соединены на вершине (рис., 13);
- ab. *trifurcata* — шовная и дискальная полосы слиты в задней половине (рис., 14);
- ab. *obscura* — шовная и дискальная полосы практически слиты на всем протяжении, но включают светлый продолжительный штрих за серединой (рис., 15);
- ab. *extralineata* — кнаружи от дискальной полосы имеется короткий продольный штрих за серединой, сужающийся кзади (рис., 16). Вполне вероятно, что этот штрих можно гомологизировать с пятой продольной полосой, не характерной для данного вида, но имеющейся у некоторых видов *Zygogramma* и других близких родов.

В ряде случаев аберрации асимметричны, т. е. представлены только на одном надкрылье, или может встречаться сочетание двух аберраций.

В Северной Америке изменчивость *Z. suturalis* специально не изучалась, единственной вариацией или подвидом считалась *Z. suturalis casta*. Мы просмотрели около 200 особей из Канады и США и констатировали наличие промежуточных аберраций между типичной формой и *subsp. casta*, соответствующих вышеназванным *subcasta* и *fulvovariegata*, но не обнаружили ни одного плюс-варианта. Это особенно относится к хорошо заметной внешне *ab. conjuncta*, которая, скорее всего, вообще не встречается в США, но нередко в ставропольской популяции.

Данные по частоте встречаемости различных цветовых вариантов приведены в таблице. Анализ полученных данных показывает, что доля аберрантных форм составляет около 20 %, колеблясь в отдельных выборках от 13 до 23 %. Из 12 выявленных аберраций доминирует *ab. tritaeniata* (около 10 %), весьма обычны *ab. fulvovariegata* (3.8 %) и *ab. fuscopunctata* (3.5 %), нередко *ab. conjuncta* (1.5 %), все прочие относятся к редким и очень редким. При этом плюс-варианты (15.6 %) явно доминируют над минус-вариантами (5 %).

Частота двойных аберраций составляет всего 1.7 %, из них два сочетания встречаются на порядок чаще других, причем оба относятся к плюс-варианту (1.2 %); на долю минус-вариантов приходится менее 0.4 %. Наиболее редки двойные аберрации смешанного (плюс-минус) варианта — всего 0.15 %. Тройные аберрации не отмечались.

Особого внимания заслуживает то обстоятельство, что, хотя в настоящее время зона распространения высокой численности жука в пос. Шпаковское составляет всего несколько гектаров, отдельные выборки из разных точек этого микроареала заметно разнятся по частоте некоторых аберраций. Так, *ab. conjuncta* варьирует в выборках от полного отсутствия до 8 % при средней частоте 1.5 % ($p < 0.01$); аналогичная картина наблюдалась и для *ab. fuscopunctata*. Это свидетельствует о том, что внутри популяции жука даже на столь

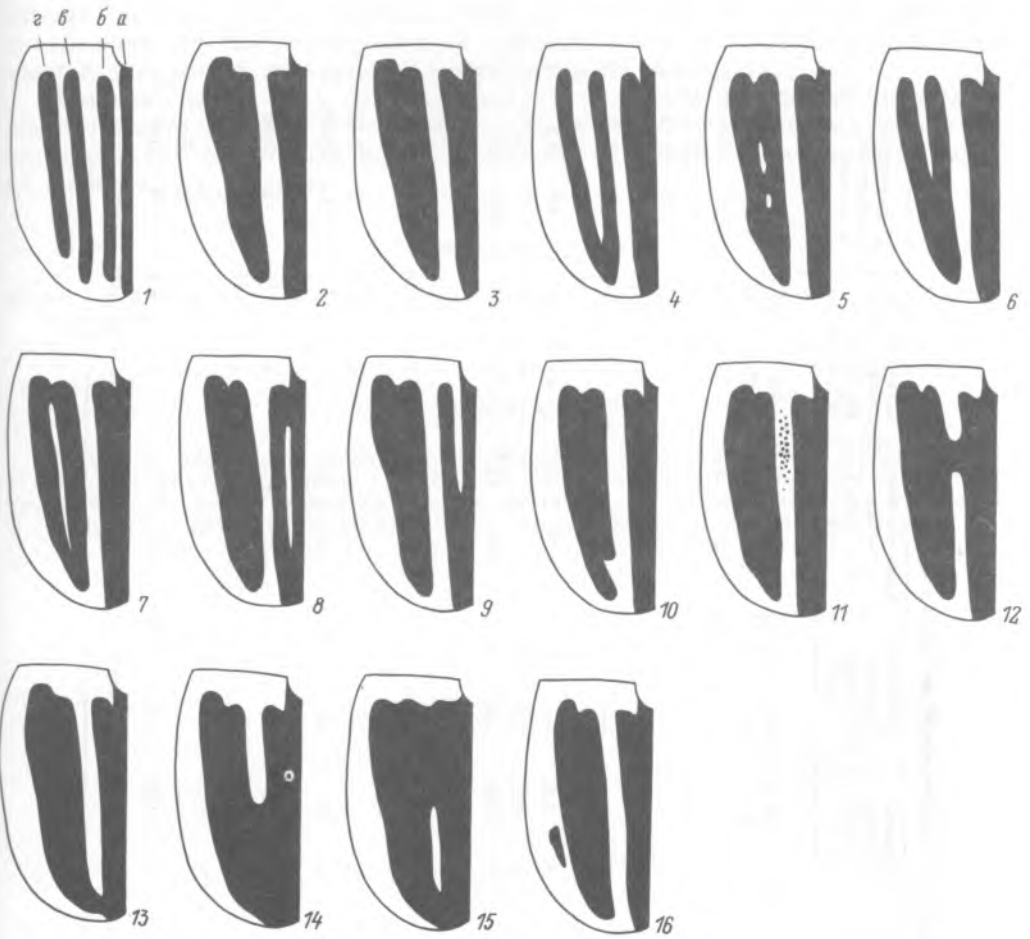


Рисунок надкрылий *Zygommatia suturalis*.

1 — гипотетическая исходная форма, 2, 3 — номинативная форма, 4 — subsp. *casta* (США), 5 — ab. *fulvo-variegata*, 6 — ab. *subcasta*, 7 — ab. *infralineata*, 8 — ab. *subdivisa*, 9 — ab. *furcata*, 10 — ab. *angulata*, 11 — ab. *juscopunctata*, 12 — ab. *conjuncta*, 13 — ab. *tritaeniata*, 14 — ab. *trifurcata*, 15 — ab. *obscura*, 16 — ab. *extralineata*. а — внутренняя шовная полоса, б — наружная шовная полоса, в — внутренняя дискальная полоса, г — наружная дискальная полоса.

ограниченной территории возникают локальные микропопуляции с различной тенденцией изменчивости.

В целом можно констатировать, что если американская популяция характеризуется слабой изменчивостью с общей тенденцией ослабления темного рисунка, то в интродуцированной в СССР популяции наблюдается высокий уровень изменчивости с достаточно широким диапазоном, но с несомненным развитием в направлении усиления темного рисунка. Исходная популяция происходит из климатической зоны достаточного увлажнения, тогда как для Ставропольского края характерен засушливый вегетационный период с периодическими засухами и гораздо большей континентальностью климата.

Любопытно отметить, что рисунок *Z. suturalis* легко гомологизируется с таковым *Leptinotarsa decemlineata* Say. Четыре исходные полосы *Z. suturalis* четко соответствуют четырем внутренним полосам колорадского жука (считая шовную), хотя у последнего они не слиты попарно и лишь в очень редких случаях две внутренние слиты почти на всем протяжении. Кроме того, третья и четвертая полосы могут быть слиты на вершине (соответствует subsp. *casta*), первая и

Частота цветковых форм у ставропольской популяции *Z. suturalis*

Цветковые формы	Основной участок, 10 VII 1982 г. 20 м ²		Основной участок, 11 VII 1982 г. 10 м ²		Основной участок, 12 VII 1982 г. 10 м ²		Край основного участка, 12 VII 1982 г. 15 м ²		Сбор по всей площади основного участка, 22 VII 1982 г.		Суммарная численность и частота	
	235	100 %	160	100 %	163	100 %	139	100 %	680	100 %	1377	100 %
<i>forma typica</i>	201	85.5	139	87	130	80	118	85	525	77.2	1113	80.8
<i>ab. fulvovariegata</i> (—)	6	2.6	3	1.9	4	2.5	2	1.4	37	5.5	52	3.8
<i>ab. subcasta</i> (—)	2	0.8	1	0.6	—	—	—	—	7	1	10	0.7
<i>ab. infralineata</i> (—)	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0.3	2	0.15
<i>ab. subdivisa</i> (—)	1	0.4	—	—	—	—	—	—	1	0.15	2	0.15
<i>ab. furcata</i> (—)	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0.15	1	0.08
<i>ab. angulata</i> (—)	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0.15	1	0.08
<i>ab. fuscopunctata</i> (+)	4	1.7	2	1.3	—	—	1	0.7	41	6	48	3.5
<i>ab. conjuncta</i> (+)	3	1.3	1	0.6	13	8	—	—	4	0.6	21	1.5
<i>ab. tritaeniata</i> (+)	17	7.3	17	10.6	19	12	18	12.9	73	10.7	144	10.4
<i>ab. trifurcata</i> (+)	1	0.4	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0.08
<i>ab. obscura</i> (+)	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0.15	1	0.08
<i>ab. extralineata</i> (+)	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0.15	1	0.08
Двойные аберрации:												
1+2 (—)	1	0.4	—	—	—	—	—	—	1	0.15	2	0.15
1+3 (—)	1	0.4	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0.08
1+5 (—)	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0.15	1	0.08
3+4 (—)	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0.15	1	0.08
1+7 (±)	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0.15	1	0.08
1+9 (±)	1	0.4	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0.08
7+9 (+)	1	0.4	—	—	—	—	—	—	8	1.2	9	0.6
8+9 (+)	3	1.3	1	0.6	3	1.8	—	—	2	0.3	9	0.6

Примечание. (—) — минус-вариант, (+) — плюс-вариант. В левом столбце — объем выборки, в правом — процент встречаемости.

вторая частично слиты (вариант, близкий к *ab. subdivisa*) и в средней части (напоминает *ab. fulvovariegata* и *ab. subcasta*), вторая и третья полосы соединяются поперечной перемышкой (аналогично *ab. conjuncta*).

Заметим также, что у колорадского жука рисунок надкрылий представлен шестью полосами, а не пятью, как принято обычно считать и отражено в названии вида, так как темная шовная полоска, представляющая первую полосу, не принималась в расчет.

ЛИТЕРАТУРА

Wilcox J. A. A review of the North American Chrysomeline leaf beetles // Bull. Univ. New York. 1972. N 421. P. 1—32.

S U M M A R Y

A study of color design variability of the ragweed beetle elytra has been made. Description of nominative design type is given. Two groups of color variability are distinguished — with weakening and heightening of design, six types of aberrations are described in each one. Frequency of coming across different aberrations of elytra design in Stavropol population is discussed.

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ИМАГИНАЛЬНЫХ И ПРЕИМАГИНАЛЬНЫХ СТАДИЙ АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РЕЦЕПТОРОВ,
РАСПОЛОЖЕННЫХ НА АНТЕННАХ, МАКСИЛЛЯРНЫХ И ЛАБИАЛЬНЫХ ПАЛЬПАХ
У АМБРОЗИЕВОГО ПОЛОСАТОГО ЛИСТОЕДА *ZYGOGRAMMA SUTURALIS* F.
(CHRYSOMELIDAE) И КОЛОРАДСКОГО КАРТОФЕЛЬНОГО ЖУКА
LEPTINOTARSA DECEMLINEATA SAY (CHRYSOMELIDAE)

В. П. И в а н о в

Успешно осуществленное в нашей стране использование для биологического подавления карантинных сорняков амброзии (*Ambrosia artemisiifolia* L., *A. psilostachya* DC.) амброзиевого полосатого листоеда *Z. suturalis*, интродуцированного на территорию СССР из США и Канады (Ковалев, 1981; Ковалев, Медведев, 1983; Ковалев и др., 1983а, 1983б), привело к необходимости более глубокого изучения его пищевого поведения.

Наиболее важная роль в функциональном контролировании сенсорными системами пищевых реакций у насекомых принадлежит хеморецепторам — обонятельным и вкусовым сенсиллам, расположенным на усиках, или антеннах (antennae), и максиллярных и лабиальных щупиках, или пальпах (palpae). К сожалению, в литературе отсутствуют сведения о характере распределения и деталях строения хеморецепторов у *Zygogramma*, необходимые для дальнейшего развития начатых в нашей стране работ по изучению пищевого поведения у этих имеющих большое практическое значение жуков-листоедов (Ковалев, Медведев, 1983; Резник, Ковалев, 1985). Поэтому нами было предпринято исследование сенсорного вооружения антенн и пальп у *Z. suturalis*. В статье дается также описание рецепторов, расположенных на антеннах и пальпах у колорадского картофельного жука *L. decemlineata*, филогенетически очень близкого к роду *Zygogramma* и характеризующегося сходным с *Z. suturalis* пищевым поведением, но относящегося к олигофагам и питающегося несколькими видами растений из сем. пасленовых (Solanaceae). Изучение распределения и ультраструктуры наружного отдела хеморецепторных сенсилл *L. decemlineata*, с одной стороны, было проведено с целью оценить, в какой мере имеющиеся в литературе данные по физиологии хеморецепции у *Leptinotarsa* (Jermy, 1961; Hsiao, Fraenkel, 1968a, 1968b; Hsiao, 1974, 1976, 1978, 1981; Mitchell, Schoonhoven, 1974; Wilde, 1976; Visser, Nielsen, 1977; Жемчужина, 1978; Ma, Visser, 1978; Visser, Wilde, 1980; Mitchell, Harrison, 1984) можно экстраполировать на *Zygogramma*. С другой стороны, представители рода *Leptinotarsa*, как и относящиеся к роду *Zygogramma*, наряду с их большой практической значимостью в последнее время становятся одними из основных объектов для решения некоторых общих вопросов пищевой специализации у насекомых, и в частности для выяснения функциональных механизмов, лежащих в основе различий в пищевом режиме у близкородственных видов фитофагов (Hsiao, Fraenkel, 1968a, 1968b; Hsiao, 1976, 1978, 1981). Совершенно очевидно, что эффективное решение этих вопросов, как и разработка оптимальных практических мер, направленных на регулирование численности

полезных жуков-листоедов или наносящих существенный урон хозяйственной деятельности человека, невозможно без всестороннего и глубокого изучения морфофункциональных особенностей их хеморецепторов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Несколько экземпляров амброзиевого полосатого листоеда *Zygotogramma suturalis* F. и колорадского картофельного жука *Leptinotarsa decemlineata* Say, любезно предоставленных мне О. В. Ковалевым из его коллекционных сборов, были смонтированы на специальные объектные столики, и для обеспечения электрической проводимости наружной поверхности тела отобранных для изучения особей на них методом катодного напыления был нанесен на напылительной установке «Эдвардс 6Е4» слой золота толщиной 50—80 нм.

Изучение распределения и ультраструктуры рецепторов, расположенных на антеннах, максиллярных и лабиальных пальцах *Z. suturalis* и *L. decemlineata*, проводилось на сканирующем электронном микроскопе «Стереоскан-2А» при увеличениях до 10 000 и ускоряющих напряжениях 10 и 20 кВ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

СЕНСОРНОЕ ВООРУЖЕНИЕ АНТЕНН

Антенны у *Z. suturalis* состоят из 11 сегментов: скапуса (scapus), ножки, или педицеллума (pedicellum), и 9 сегментов жгутика, или флагеллума (flagellum) (рис. 1—3) (рис. 1—48, см. вклейку между с. 208—209).

На 6 дистальных сегментах флагеллума рецепторных волосков не только больше по сравнению с его 3 проксимальными сегментами, но они и значительно более разнообразны. Среди них можно выделить 5 типов волосков, отчетливо различающихся морфологическими признаками (рис. 4—10).¹ Волоски первого типа (в1А) сравнительно длинные (40—70 мкм), прямые или слегка дугообразно изогнутые, с закругленной вершиной (рис. 3—5, 10). Угол их наклона по отношению к поверхности антеннального сегмента составляет не менее 45°. Особенно многочисленны волоски в1А на концевом сегменте антенн, где насчитывается их несколько десятков (рис. 3—5). Поверхность волосков скульптурирована продольно расположенными ребрышками, а на вершине некоторых из них обнаруживается миниатюрное углубление (рис. 10).

Волоски в2А и в3А имеют длину в среднем 50 мкм. Они наклонены к поверхности сегментов флагеллума под углом около 30°. Волоски в2А дугообразные, в3А — S-образные (рис. 5—9). Концевая часть волосков в3А значительно более тонкая по сравнению с их нижней частью, диаметр которой у основания волоска составляет в среднем 4 мкм. В нижней части волосков на их поверхности видны продольно ориентированные или слегка спирально закрученные ребрышки (рис. 8,9).

Волоски в4А и в5А не менее чем в два раза более короткие по сравнению с в1А—в3А. Волоски в4А конусовидные, в5А — почти цилиндрические, с закругленной вершиной (рис. 5—9). Длина волосков в4А варьирует от 5 до 20 мкм, в5А — от 10 до 15 мкм. Поверхность волосков в4А и в5А при достаточно больших увеличениях (5000—10 000) в сканирующем электронном микроскопе выглядит гладкой или слегка морщинистой. Наиболее длинные волоски среди

¹ В тексте статьи и подписях к рисункам типы волосков обозначаются арабскими цифрами, разновидности волосков в пределах данного типа — арабскими цифрами, взятыми в круглые скобки, а буквенные обозначения, следующие за цифровыми, отмечают местонахождение волоска, например, в1А — на антеннах, в2МП — на максиллярных пальцах.

в4А, длина которых составляет 15—20 мкм, располагаются в виде компактной группы на вершине концевого сегмента антенн, но отдельные такие волоски имеются также в дистальной части и 5 других верхних антеннальных сегментов (рис. 5, 6). Их целесообразно выделить в качестве отдельной разновидности, обозначаемой в дальнейшем в статье в4(1)А в отличие от остальных волосков, принадлежащих к этому же типу и обозначаемых в4(2)А. Волоски в6А отличаются от остальных типов антеннальных волосков тем, что имеют вид маленького конического выроста, концевая часть которого лишь слегка, на 1—3 мкм, возвышается над окружающим его сочленовным валиком (рис. 7). Они очень немногочисленны и находятся в дистальной области 6—11-го сегментов антенн, а единичные в6А, а также в4(2)А были обнаружены и на 5-м сегменте.

Сенсорное вооружение 3—5-го антеннальных сегментов, т. е. проксимальных сегментов флагеллума, представлено главным образом двумя типами рецепторных волосков: в7А и в8А. Волоски в7А прямые или лишь слегка изогнутые в верхней части (рис. 2, 11, 12), они находятся преимущественно в дистальной части 3—5-го сегментов. Волоски в8А в отличие от волосков в7А дугообразно изогнуты (рис. 2, 11). Длина волосков в7А и в8А составляет от 30 до 70 мкм.

На скапусе и педицеллюме антенн *Z. suturalis* наряду с волосками в7А и в8А имеются короткие игловидные волоски в9А. Они располагаются в виде компактных групп в нижней части скапуса и педицеллюма (рис. 11, 12). Их длина варьирует от 8 до 20 мкм. Группы волосков в9А представляют собой так называемые волосковые пластинки, которые широко распространены у насекомых и находятся в местах соединения подвижно сочлененных сегментов тела или его придатков, где служат для контролирования их местоположения по отношению к главной оси тела в состоянии покоя или в процессе локомоторной активности, выполняя функции проприоцепторов.

У колорадского жука *L. decemlineata* общий вид антенн такой же, как у полосатого листоеда *Z. suturalis*, но по сравнению с последним антенны у него длиннее и толще (рис. 13—15). На скапусе, педицеллюме и на флагеллуме антенн у *L. decemlineata* имеются такие же типы рецепторных волосков, как и на антеннах *Z. suturalis*, — волоски в1А (рис. 15—18), в2А, в3А (рис. 17—21), в4А, в5А (рис. 18—22), в6А (рис. 19), в7А, в8А (рис. 14, 23) и в9А (рис. 23, 24). Сходство в сенсорном вооружении антенн у *L. decemlineata* и *Z. suturalis* касается не только относительной длины и формы рецепторных волосков у этих двух видов из сем. Chrysomelidae, но также особенностей их местоположения на поверхности антенн, деталей строения сочленовного валика и микроскульптуры волосков. Так, у волосков в4А и в5А их основания окружены на всем протяжении отчетливо выраженным сочленовным валиком (рис. 8, 9, 20, 21), волоски в9А погружены в небольшие, характерной формы углубления (рис. 12, 24), а волоски в2А и в3А в нижней их части скульптурированы у *L. decemlineata* такими же, как у *Z. suturalis*, продольными ребрышками (рис. 9, 21).

СЕНСОРНОЕ ВООРУЖЕНИЕ МАКСИЛЛЯРНЫХ ПАЛЬП И ГАЛЕА

Общий вид максиллярных пальп *Z. suturalis* представлен на рис. 25 и 26. На каждом из трех верхних сегментов пальп имеется несколько сравнительно длинных волосков — волоски в1МП (рис. 26—29). Они, как правило, слегка изогнуты в верхней части, а их длина составляет от 50 до 110 мкм. В дистальной области концевого сегмента пальп находятся волоски в2МП и в3МП. Волоски в2МП возвышаются над поверхностью концевого сегмента не более чем на 2 мкм и располагаются вблизи его вершины (рис. 27, 28). При 200-кратных и более увеличениях в сканирующем микроскопе видно, что вершина несет на своей поверхности около 80 коротких конусовидных волосков (в3МП) —

так называемый пальпальный рецепторный орган (рис. 27, 28). Длина волосков вЗМП в среднем 7 мкм, но может варьировать от 3 до 10 мкм. Диаметр волосков, измеренный на $1/2$ их длины, у большинства из них составляет 3 мкм, но у некоторых равен 5 мкм, а у наиболее тонких лишь 1.5 мкм. Можно выделить три разновидности волосков вЗМП. К первой из них относятся волоски вЗ(1)МП, имеющие закругленную вершину, ко второй — вЗ(2)МП, концевая часть у которых грушевидная, а к третьей относятся волоски вЗ(3)МП, у которых вершина закругленная, но в отличие от вЗ(1)МП несет маленький цилиндрический или конусовидный вырост (рис. 30).

У колорадского жука *L. decemlineata* на максиллярных пальпах имеются такие же три типа рецепторных волосков, как и у *Z. suturalis*, — в1МП (рис. 31, 32, 35), в2МП (рис. 33) и вЗМП (рис. 33, 34, 36), а среди волосков вЗМП пальпального рецепторного органа можно выделить, как и у *Z. suturalis*, три их разновидности, одна из которых характеризуется закругленной (вЗ(1)МП), другая — грушевидной (вЗ(2)МП) вершиной, а волоски вЗ(3)МП, относящиеся к третьей разновидности, имеют на вершине конусовидный или цилиндрический вырост.

У амброзиевого полосатого листоеда *Z. suturalis* и колорадского жука *L. decemlineata* от максиллярных пальп в нижней их части отходят две небольшие лопасти: наружная, или галеа (*galea*), и внутренняя, или лациния (*lacinia*) (рис. 37, 43). В растровом электронном микроскопе на галеа обнаруживается не менее двух типов рецепторных волосков: в1Г и в2Г (рис. 37—40, 43—46). Волоски в1Г дугообразно или S-образно изогнуты, длиной 60—120 мкм (рис. 40, 44, 46), в2Г — дугообразно изогнутые или прямые волоски, имеющие закругленную вершину и длину 15—40 мкм (рис. 38—40, 44—46).

СЕНСОРНОЕ ОРУЖИЕ ЛАБИАЛЬНЫХ ПАЛЬП

На лабиальных пальпах у *Z. suturalis* и *L. decemlineata* имеется три типа рецепторных волосков: в1ЛП—вЗЛП. Волоски в1ЛП слегка дугообразно изогнутые или почти прямые, с заостренной или несколько закругленной вершиной (рис. 41, 47). Длина этих волосков варьирует от 40 до 120 мкм. В верхней части концевого сегмента лабиальных пальп вблизи от его вершины располагаются короткие конусовидные волоски в2ЛП длиной 2—4 мкм (рис. 42, 48). На вершине пальп находится рецепторная зона, состоящая из 20—30 коротких конусовидных волосков (вЗЛП), образующих пальпальный рецепторный орган лабиальных пальп. Среди них можно выделить, как и в пальпальном рецепторном органе максиллярных пальп, три разновидности, различающиеся строением концевого отдела волоска: волоски с закругленной вершиной (вЗ(1)ЛП), с грушевидной вершиной (вЗ(2)ЛП) и волоски, имеющие на вершине конусовидный или цилиндрический вырост (вЗ(3)ЛП).

Кутикула наружных покровов пальпы в области пальпального рецепторного органа отличается от кутикулы, покрывающей остальную часть ее концевого сегмента, не только характером микрорельефа, но и механическими свойствами. Она значительно более мягкая и эластичная, вследствие чего при обезвоживании в процессе подготавливания препаратов для сканирующей электронной микроскопии рецепторный пальпальный орган лабиальных, как и максиллярных, пальп слегка впячивается внутрь концевого пальпального сегмента (рис. 27, 28, 33, 34, 41, 42, 48). Если обезвоживание проводить в более мягких условиях, что достигается увеличением продолжительности периода пребывания препарата в каждой из серии спиртов возрастающей концентрации от 30 до 100 %, то такого эффекта не наблюдается (рис. 47).

В заключение следует отметить, что в этой статье рассматриваются только такие типы рецепторов, которые могут быть однозначно идентифицированы в сканирующем электронном микроскопе по особенностям строения их наруж-

ного кутикулярного отдела и для выявления которых нет необходимости в применении специальных нейрологических методов. У *L. decemlineata* по сравнению с *Z. suturalis* антенны и пальпы длиннее и толще, а численность рецепторных волосков на 6 верхних сегментах антенн и в пальпальных рецепторных органах больше. Волоски, расположенные на антеннах и пальпах, у *L. decemlineata* несколько длиннее, чем аналогичные волоски *Z. suturalis*.

У самок и самцов *Z. suturalis* и *L. decemlineata* на антеннах и пальпах были обнаружены одни и те же морфологические типы рецепторных волосков.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное нами сравнительно-морфологическое исследование показало, что сенсорное вооружение *Z. suturalis* и *L. decemlineata* характеризуется большим сходством в отношении и местоположения рецепторов на поверхности антенн и пальп, и деталей строения их наружного кутикулярного отдела. Это объясняется, очевидно, филогенетической близостью родов *Zygotogramma* и *Leptinotarsa*, значительным сходством их биологии и экологических условий существования.

У насекомых обонятельные рецепторы находятся преимущественно на флагеллулах антенн, где представлены обычно несколькими типами ольфакторных сенсилл, которые различаются морфологически и функциональными свойствами. причем морфологически идентичные сенсиллы в функциональном отношении могут быть разными (см. обзоры: Voecck et al., 1965; Иванов, 1969; Slifer, 1970; Dethier, 1972; Елизаров, 1978). Наружный кутикулярный отдел ольфакторных сенсилл, как правило, имеет вид коротких конусовидных волосков или более длинных и более или менее изогнутых, таких как волоски в2А—в5А у *Z. suturalis* и *L. decemlineata* (рис. 5—9, 17—22).

Наиболее длинные волоски среди тех, которые находятся на флагеллулах антенн у насекомых (волоски в1А у *Z. suturalis*, *L. decemlineata* — рис. 1—5, 13—17), в более ранних и во многих современных работах рассматриваются в качестве осзательных. Вместе с тем аналогичные антеннальные волоски у многих видов насекомых, как было установлено электронно-микроскопическими работами (обзоры: Иванов, 1969; Slifer, 1970; Dethier, 1972; Елизаров, 1978), имеют такое же строение, как и у вкусовых рецепторов. В этих сенсиллах у жука полоскуна *Acilus sulcatus* (Иванов, 1966, 1969), скорпионової мухи *Panorpa communis* (Иванов и др., 1975) и у других видов было обнаружено от 3 до 5 вкусовых клеток и одна механорецепторная. Электрофизиологические данные, полученные при регистрации биоэлектрической активности таких сенсилл у *Panorpa communis*, показали, что они способны реагировать не только на тактильные, но и на вкусовые стимулы (Иванов и др., 1975). Таким образом, если не все, то во всяком случае некоторые волоски в1А у *Z. suturalis* и *L. decemlineata*, возможно, являются вкусовыми.

Сенсиллы в6А, обнаруженные на 6 верхних сегментах антенн *Z. suturalis* и *L. decemlineata*, имеют некоторое сходство с целокопическими сенсиллами насекомых. У них, как и в целокопических сенсиллах, рецепторный волосок очень короткий, длиной не более 4 мкм. Однако если у типичных целокопических сенсилл волосок оказывается полностью погруженным в толщу кутикулы наружных покровов и его вершина находится несколько ниже наружной поверхности кутикулы, то волосок в6А возвышается над окружающим его сочленовным валиком не менее чем на 1 мкм. Целокопические сенсиллы, согласно результатам электрофизиологических работ, могут быть обонятельными рецепторами и гигрорецепторами (Voecck et al., 1965; Dethier, 1972) или, как у комара *Aedes aegypti*, терморецепторами (Davis, Sokolove, 1975).

На вершине концевого сегмента лабиальных и максиллярных пальп у *Z. suturalis* и *L. decemlineata* находится рецепторная зона, образованная короткими конусовидными волосками длиной 3—10 мкм, — так называемый пальпальный рецепторный орган (рис. 25—36, 41, 42, 47, 48). В лабиальном пальпальном органе на каждой из пальп насчитывается от 15 до 30 волосков, максиллярном — 80—120 волосков. Как в максиллярном, так и лабиальном пальпальных органах имеется три разновидности рецепторов, отличающихся строением вершины волоска: одни волоски имеют закругленную вершину, другие грушевидную, а у третьих на вершине есть небольшой конический или цилиндрический вырост (рис. 30, 36). Значительные вариации наблюдаются и в отношении некоторых других структурных параметров волосков, касающиеся, в частности, их длины и толщины. Длина волосков варьирует от 3 до 10 мкм, а толщина — от 1.5 до 5 мкм. Такая морфологическая гетерогенность рецепторов свидетельствует, очевидно, о возможности существования нескольких их функциональных разновидностей, среди которых кроме вкусовых могут быть и обонятельные рецепторы.

Рецепторы в2МП и в2ЛП, обнаруженные у *Z. suturalis* и *L. decemlineata* в верхней части концевого сегмента максиллярных и лабиальных пальп вблизи от пальпального рецепторного органа, имеют очень короткие конусовидные волоски, длиной 1—3 мкм, и в этом отношении сходны с целококоническими сенсиллами, которые, как уже отмечалось, могут выполнять функции обонятельных рецепторов, гигрорецепторов или терморецепторов (Voeckh et al., 1965; Davis, Sokolove, 1975).

Волоски в1МП и в1ЛП, находящиеся на максиллярных и лабиальных пальпах (рис. 26, 27, 29, 32, 35, 41, 47), сравнительно длинные и, очевидно, являются механочувствительными, хотя не исключено, что некоторые из них могут быть и вкусовыми сенсиллами с одним механорецепторным нейроном. Среди механочувствительных волосков, размещенных на пальпах, кроме осязательных, по-видимому, имеются и проприоцепторные, аналогичные проприоцепторам волосковых пластинок, находящихся на скапусе и педицеллуме у *Z. suturalis* и *L. decemlineata* (рис. 11, 12, 23, 24, 35).

На галеа у *Z. suturalis* и *L. decemlineata* нами было выделено два типа рецепторов (в1Г и в2Г), но каждый из них, возможно, представлен несколькими разновидностями, так как основные структурные параметры волосков в1Г и в2Г, а именно их длина, вид вершины волоска, значительно варьируют в пределах этих двух типов. Наиболее длинные среди находящихся на галеа у *L. decemlineata* волоски Митчелл и Харрисон (Mitchell, Harrison, 1984) относят к осязательным. Волоски в2Г являются вкусовыми, что было установлено у *L. decemlineata* электрофизиологическими методами (Mitchell, Harrison, 1984). Митчелл и Харрисон (Mitchell, Harrison, 1984) показали, что нейроны всех находящихся на галеа сенсилл в2Г обладают способностью реагировать на сахарозу, а нейроны нескольких из них реагируют также и на γ -аминобутират, причем одна из сенсилл значительно более чувствительна к его действию, чем другие.

По данным полевых наблюдений и изучения поведенческих реакций в лабораторных условиях, полученным при изучении пищевого поведения у *Z. suturalis* и *L. decemlineata*, хеморецепторы играют немаловажную роль у этих листоедов при поиске растений-прокормителей и определении степени пригодности растений в пищу (Hsiao, Fraenkel, 1968a, 1968b; Hsiao, 1976; Жемчужина, 1978; Visser, Wilde, 1980). Вместе с тем наличие у них высокодифференцированных хеморецепторных систем, расположенных на антеннах и пальпах, свидетельствует о том, что хеморецепция, по-видимому, может иметь значение не только в пищевых реакциях, но и при осуществлении некоторых других не менее важных сторон поведения, связанных, например, с взаимоотношениями особой противоположного пола. Решение этих вопросов, а также выяснение роли, которую

играют те или иные типы хеморецепторов в пищевом поведении, возможно только при комплексном подходе к изучению хеморецепции у листоедов с использованием современных методов как морфологии, так и физиологии и биохимии.

ЛИТЕРАТУРА

- Елизаров Ю. А. Хеморецепция насекомых. М., 1978. 232 с.
- Жемчужина А. А. Поведение колорадского жука при поиске корма в зависимости от продолжительности периода голодания // Бюл. ВНИИ защиты раст. 1978. № 43. С. 48—53.
- Иванов В. П. Ультраструктурная организация хеморецепторных сенсилл антенн жука-плавунца *Acilius sulcatus* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1966. Т. 2, № 5. С. 464—472.
- Иванов В. П. Ультраструктурная организация хеморецепторов насекомых // Тр. Всесоюз. энтомот. о-ва. 1969. Т. 53. С. 301—333.
- Иванов В. П. Электронно-микроскопическое исследование механорецепторных волосков насекомых // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1978. Т. 77. С. 5—15.
- Иванов В. П., Игнатьев А. М., Леонович С. А. Тонкое строение и функция хеморецепторов скорпионницы *Rapogra communis* L. // Хеморецепция насекомых. Вильнюс, 1975. № 2. С. 77—84.
- Ковалев О. В. Интродукция и акклиматизация фитофагов амброзий (*Ambrosia* L., *Asteraceae*) в СССР // Вопросы общей энтомологии. Л., 1981. С. 9—11.
- Ковалев О. В., Медведев Л. Н. Теоретические основы интродукции амброзиевых листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в СССР для биологической борьбы с амброзией // Энтомот. обозрение. 1983. Т. 62, вып. 1. С. 17—32.
- Ковалев О. В., Резник С. Я., Черкашин В. Н. Особенности методики применения листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в биологической борьбе с амброзиями (*Ambrosia artemisiifolia* L., *A. psilostachya* D. C.) // Энтомот. обозрение. 1983а. Т. 52. № 2. С. 402—408.
- Ковалев О. В., Черкашин В. Н., Резник С. Я. Временные методические указания по применению листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в биологической борьбе с амброзиями (*Ambrosia artemisiifolia* L., *A. psilostachya* D. C.). Л., 1983б. 21 с.
- Voeckh J., Kaissling K. E., Schneider D. Insect olfactory receptors // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1965. Vol. 30. P. 263—280.
- Davis E. F., Sokolove P. G. Temperature responses of antennal receptors of the mosquito, *Aedes aegypti* // J. Comp. Physiol. 1975. Vol. 96. P. 223—236.
- Dethier V. G. The physiology of insect senses. London; New York, 1972. 265 p.
- Hsiao T. Chemical influence on feeding behaviour of *Leptinotarsa* beetles // Experimental analysis of insect behaviour. Berlin, 1974. P. 237—248.
- Hsiao T. Chemical and behavioral factors influencing food selection of *Leptinotarsa* beetle // Symp. Biol. Hung. 1976. Vol. 16. P. 95—99.
- Hsiao T. Host plant adaptations among geographic populations of the Colorado potato beetle // Entomol. exp. appl. 1978. Vol. 24. P. 237—247.
- Hsiao T. Ecophysiological adaptations among geographic populations of the Colorado potato beetle in North America // Advances in potato pest management. Pennsylvania, 1981. P. 69—85.
- Hsiao T., Fraenkel G. The influence of nutrient chemicals on the feeding behaviour of Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera, Chrysomelidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1968a. Vol. 61. P. 44—54.
- Hsiao T., Fraenkel G. The role of secondary plant substances in the food specificity of the Colorado potato beetle // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1968b. Vol. 61. P. 485—493.
- Jermey T. On the nature of the oligophagy in *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) // Acta zool. Acad. sci. hung. 1961. Vol. 7, fasc. 1—2. P. 119—132.
- Ma W.-C., Visser J. H. Single unit analysis of odour quality coding by the olfactory antennal receptor of the Colorado beetle // Entomol. exp. appl. 1978. Vol. 24, N 3. P. 520—533.
- Mitchell B. K., Harrison G. D. Characterization of galeal chemosensilla in the adult Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* // Physiol. Entomol. 1984. Vol. 9, N 1. P. 49—56.
- Mitchell B. K., Schoonhoven L. M. Taste receptors in Colorado beetle larvae // J. Insect Physiol. 1974. Vol. 20. P. 1787—1793.
- Slüjfer E. H. The structure of arthropod chemoreceptors // Annu. Rev. Entomol. 1970. Vol. 15. P. 121—142.
- Visser J. H., Nielsen J. K. Specificity of the olfactory orientation of the Colorado beetle *Leptinotarsa decemlineata* // Entomol. Exp. appl. 1977. Vol. 21, N 1. P. 14—22.
- Visser J. H., Wilde J. de. Host-plant selection in the Colorado potato beetle // Integrated control insect pests Netherlands. Wageningen, 1980. P. 143—146.
- Wilde J. de. The olfactory component in host-plant selection in the adult Colorado beetle // Symp. Biol. Hung. 1976. Vol. 16. P. 291—300.

S U M M A R Y

During a study of sensor structure of antennae, palps and galea in the ragweed beetle males and females was found that antennae bear 9, haley 2, maxillar and labial palps 3 types of receptor hairs that differ in sizes, shape and details of microstructure. The same types of receptor hair can be found in Colorado potato beetle taxonomically close to Chrysomelid beetle (*Zygogramma suturalis* F.) and characterized by similar ecological conditions of its existence. Practically identical is the distribution of hair receptors in these two species but although they have similar distribution density quantity is higher in the Colorado potato beetle that has bigger sizes and, hence, bigger antennae, palps and galea than the Chrysomelid beetle.

К ВОПРОСУ О СТРОЕНИИ ГЕНИТАЛИЙ
И ПРЕГЕНИТАЛЬНЫХ СТЕРНИТОВ РОДОВ *ZYGGRAMMA* CHEVR.
И *LEPTINOTARSA* STÅL (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

О. В. Ковалев, С. А. Белокобыльский

Строение гениталий самцов в различных группах жуков является важным в диагностике таксонов всех рангов. Однако обычно используется небольшое число признаков этих структур, чаще всего наиболее заметных, например форма вершины пениса, и совсем не учитывается целый ряд других менее бросающихся в глаза и более трудно исследуемых признаков. К таким признакам можно отнести строение лопастей вершинного отверстия пениса, форму и структуру вершины флагеллума (спикулы внутреннего мешка), строение тегмена. Большое разнообразие форм тегмена эдеагуса в семействе Chrysomelidae, имеющих, без сомнения, важное значение для характеристики не только надродовых таксонов, но, вероятно, и родов, было уже показано ранее (Jolivet, 1957). Однако для трибы Doryphorini, к которым принадлежат оба рассматриваемых здесь рода (Ковалев, Медведев, 1983), эти сведения отсутствуют. Цель данной статьи состоит в том, чтобы показать в сравнительном аспекте строение эдеагуса (т. е. пениса и тегмена — Lindroth, 1957) и последнего (прегенитального) стернита брюшка у двух родов этой трибы — *Leptinotarsa* Stål и *Zygogramma* Chev.

Гениталии самцов и прегенитальные стерниты предварительно вываривались в 10 %-ном водном растворе КОН, затем изучались в глицерине под микроско-

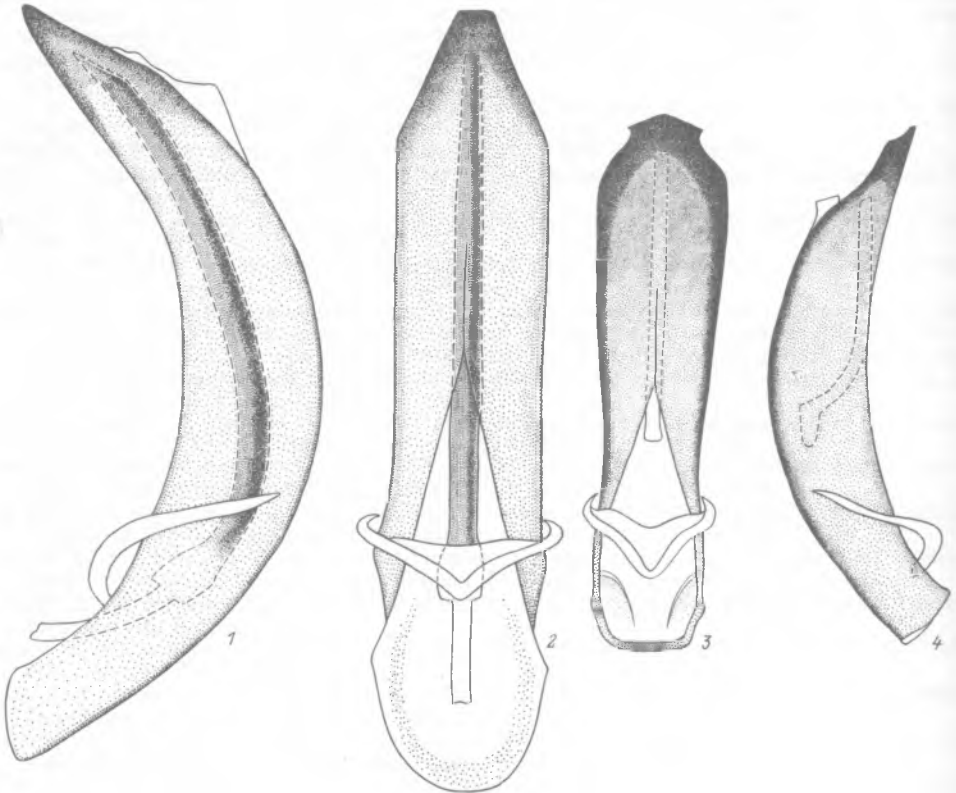


Рис. 1—4. Эдеагус самцов *Leptinotarsa decemlineata* (1, 2) и *Zygogramma suturalis* (3, 4).
1, 4 — вид сбоку; 2, 3 — вид снизу.



Рис. 5—10. Детали строения пениса *Zygogramma suturalis* (5—7) и *Z. disrupta* (8—10).

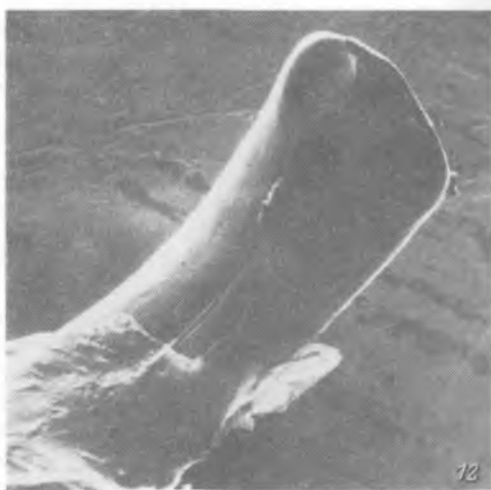
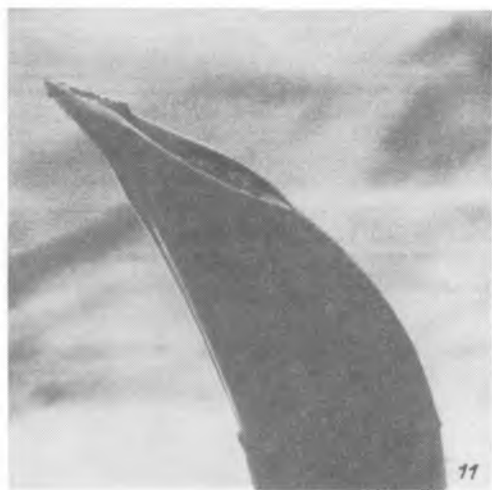


Рис. 11, 12. Пенис *Zygommatra suturalis* (11 — вид сбоку, 12 — вид сзади).

пом МБС-1. Фотографии сделаны на сканирующем микроскопе «Стереоскан 2А».¹

Хитинизированные части гениталий самцов жуков семейства Chrysomelidae состоят (рис. 1—4) из цилиндрического более или менее заостренного кпереди и заметно изогнутого пениса и разнообразного по форме и строению тегмена. Крайя пениса в задней части широко раскрыты, а по направлению кпереди уже к середине почти смыкаются. Внутри пениса расположены мембранизованный внутренний мешок и хорошо хитинизированный флагеллум (рис. 18).

Строение пениса родов *Leptinotarsa* и *Zygommatra* не отклоняется от общей схемы такового среди листоедов. Большое значение для диагностики видов и родов имеет форма вершины пениса. У двух рассматриваемых в данной статье видов рода *Zygommatra* (*Z. suturalis* F. и *Z. disrupta* Rogers) вершина пениса широкая, тупая, по бокам с четкими полукруглыми вырезами, благодаря которым образуются заостренные боковые лопасти (рис. 3, 5—10). Вершина пениса в роде *Leptinotarsa* (*L. decemlineata* Say) более упрощенного строения, постепенно и равномерно сужена апикально (рис. 2, 13—17).

Участок пениса под вершинным отверстием, где выходит флагеллум и располагаются лопасти вершинного отверстия пениса, имеет не менее существенные признаки для разграничения этих двух родов. В роде *Zygommatra* эта структура (рис. 5—10) сверху без четкого валика, слабодвухлопастная, по бокам без выростов, посередине с заметным и широким поперечным вдавлением. Лопасты с четкими продольными морщинами, между ними развит невысокий продольный валик. У *L. decemlineata* эта структура иного строения (рис. 13, 15—17), на вершине с четким продольным валиком, который слабо неправильно морщинистый и по бокам образует длинные и тупые выросты. Срединная вырезка отсутствует, поперечная бороздка узкая и четко отделяет передний валик от остальной части структуры. Широкого поперечного вдавления нет, эта часть равномерно и слабо выпуклая, без продольного валика.

Важной структурой в гениталиях самцов является тегмен, состоящий из фаллобазы и парамер (Lindroth, 1957; Lindroth, Palmen, 1970). Однако нередко парамеры полностью редуцируются, и остается лишь одна фаллобаза, что было уже отмечено, в частности, у некоторых жуков-листоедов (Jolivet.

¹ Авторы благодарят В. П. Иванова (ЗИН АН СССР) за изготовление препаратов и фотографий на сканирующем микроскопе.

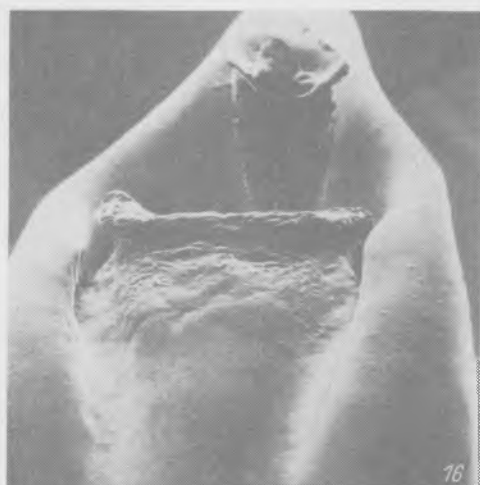


Рис. 13—18. Детали строения пениса (13—17) и флагеллум (18) *Leptinotarsa decemlineata*.

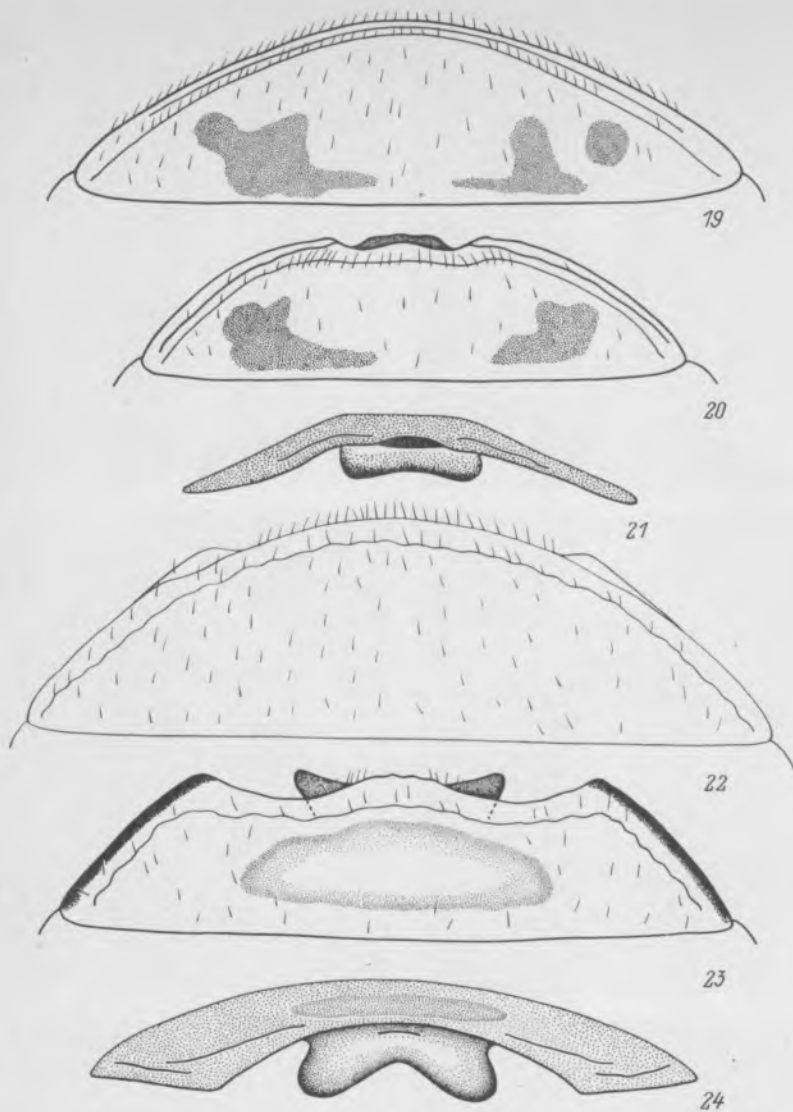


Рис. 19—24. Прегенитальные стерниты *Leptinotarsa decemlineata* (19 — самка, 20, 21 — самец) и *Zygogramma suturalis* (22 — самка, 23, 24 — самец).

19, 20, 22, 23 — вид снизу; 21, 24 — вид сзади.

1957). В изученных родах из трибы Doryphorini термен представлен только фаллобазой, которая расположена в базальной трети эдеагуса и представляет собой незамкнутое с дорсальной стороны и неправильной формы полукольцо (рис. 1—4). Фаллобазы имеют одинаковое строение, и значительных различий для характеристик родов *Zygogramma* и *Leptinotarsa* не выявлено.

Существенные признаки для диагностики двух рассматриваемых родов дает строение вершины (окончания) флагеллума. В роде *Zygogramma* она неправильной формы, по бокам слаболапастевидная, посередине с округлым мозолевидным утолщением (рис. 5—12). Заметно отличается строение вершины флагеллума у *Leptinotarsa* (рис. 13, 14, 16). Она правильно овальной формы, без боковых лопастей и утолщения, в центре с высокими и неправильно дуговидными анастомозирующими морщинами. Следует отметить, что у *Leptinotarsa*

флагеллум выступает далеко и не соединяется вершиной с лопастями пениса. С другой стороны, в роде *Zygogramma* флагеллум почти не выступает за вершину лопасти пениса и его вершина соединяется с лопастью перепонкой.

Приведенные выше данные показывают, что использование новых признаков строения эдеагуса применимо в большей степени для характеристики родов и надродовых таксонов. На видовом уровне, вероятнее всего, данные признаки будут иметь небольшое значение.

Кроме собственно гениталий было изучено строение прегенитального (морфологически 7-го) стернита брюшка самцов и самок рассматриваемых здесь родов. Стерниты самок в родах *Leptinotarsa* и *Zygogramma* значимых морфологических различий не имеют и представлены узкой и закругленной с одной стороны пластинкой, достаточно равномерно покрытой волосками (рис. 19, 22). Своеобразной морфологической составляющей прегенитального стернита самцов является дистальная и направленная внутрь брюшка более или менее раздвоенная лопасть (рис. 21, 24), причем в роде *Zygogramma* эта лопасть разделена более глубоко, чем в роде *Leptinotarsa*. Вершина стернита прямолинейная или дважды дуговидно вырезанная (рис. 20, 23). Кроме того, в роде *Zygogramma* стернит самца имеет посредине слабое широкоовальное углубление с заметно сокращенным количеством волосков (рис. 23, 24) в отличие от *Leptinotarsa*, где подобного углубления нет. Необходимо отметить, что в роде *Zygogramma* углубление на прегенитальном стерните самцов является хорошим внешним визуальным признаком для различения полов без вычленения гениталий.

Проведенное исследование строения гениталий самцов и прегенитальных стернитов самцов и самок родов *Zygogramma* и *Leptinotarsa* показало хорошую возможность использования для диагностики, по крайней мере родов семейства Chrysomelidae, дополнительных признаков, а именно: строение эдеагуса у выхода флагеллума и строение вершины флагеллума. Фаллобаза в пределах двух изученных родов не имеет каких-либо значимых отличий, однако знание ее строения будет важно при построении системы и изучении филогении семейства. Представляет несомненный интерес половой диморфизм в строении стернитов в рассматриваемых родах, который выражен в наличии у самцов раздвоенной лопасти, а в роде *Zygogramma*, кроме того, и в присутствии срединного углубления у самцов.

ЛИТЕРАТУРА

- Ковалев О. В., Медведев Л. Н. Теоретические основы интродукции амброзиевых листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в СССР для биологической борьбы с амброзией // Энтомол. обозрение. 1983. Т. 62, вып. 1. С. 17—32.
- Jolivet P. Recherches sur l'aile des Chrysomeloidea (Coleoptera). Partie 1 // Mem. Inst. roy. sci. natur. Belgiq. Ser. 2. 1957. Fasc. 51, pt. 1. P. 1—180.
- Lindroth C. H. The principal terms used for male and female genitalia in Coleoptera // Opusc. entomol. 1957. Bd 22, N. 2—3. S. 241—256.
- Lindroth C. H., Palmén E. 16. Coleoptera // Taxonomist's glossary of genitalia in insects. Copenhagen, 1970. P. 80—88.

SUMMARY

A detailed study of male genitals of *Leptinotarsa* Stål and *Zygogramma* Chev. genera has been made with a scanning microscope. Shape of the upper part of aedeagus, lobe structure of the upper penis foramen, tops of flagellum and tegmen are emphasized as important diagnostic symptoms. Structure of pregenital sternites of males and females of these genera has been studied.

**РАЗМЕРЫ ПРЕИМАГИНАЛЬНЫХ СТАДИЙ
СТАВРОПОЛЬСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ПОЛОСАТОГО АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА
И ПРАКТИЧЕСКОЕ РАЗЛИЧИЕ ВОЗРАСТОВ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ**

Г. А. Ерошкина

Полосатый амброзиевый листоед *Zygogramma suturalis* F. был интродуцирован в СССР в 1978 г. (Ковалев, 1981). Наиболее крупная из интродуцированных популяций существует в настоящее время в с. Шпаковское близ Ставрополя.

Во время летнего сезона 1982 г. при проведении многочисленных учетов плотности вида мы столкнулись с трудностями определения возрастов личинок непосредственно в поле. Кроме того, было интересно сравнить размеры личинок и куколок интродуцированной популяции с теми размерами, которые этот вид имеет на родине, в Северной Америке.

Для проведения настоящей работы нами были сделаны промеры ширины головной капсулы и общей длины тела свыше 200 экз. личинок всех возрастов и куколок (личинки: I возраст — 36 экз., II возраст — 40, III возраст — 56, IV возраст — 62, куколки — 4, а также предкуколки — 10 экз.). Измерения проводились с помощью окуляр-микрометра на бинокуляре МБС-1. Для промеров использовался материал, фиксированный в 70 %-ном спирте. Предварительно были сделаны контрольные замеры живых личинок, которые показали, что длина тела свежезафиксированной личинки практически не изменяется.

Данные по размерам преимагинальных стадий американской популяции мы приводим по работе Пайпера (Piper, 1975), единственной, в которой есть сведения по этому вопросу. Промеры были сделаны Пайпером на популяции из штата Огайо.

Результаты наших промеров и сравнение их с американскими данными приводятся в таблице.

Как известно, единственным надежным признаком для различения личиночных возрастов является ширина головной капсулы. На рис. 1 ясно видно, что размеры головных капсул личинок каждого возраста образуют четкий пик.

Промеры преимагинальных стадий *Z. suturalis* (в мм)

Стадии	Популяция	
	ставро- польская	северо- американская
Яйцо:		
длина	1.45—1.5	1.45—1.65
ширина	0.6—0.65	0.56—0.66
Личинки по возрастам:		
I — ширина головной капсулы,	0.5—0.65	0.53—0.59
	0.59 *	
длина тела	1.4—2.3	1.45—1.91
II — ширина головной капсулы,	0.75—0.9	0.66—0.76
	0.82 *	
длина тела	2.4—3.7	2.1—2.97
III — ширина головной капсулы,	1.0—1.25	0.99—1.12
	1.14 *	
длина тела	4.0—5.0	3.3—4.62
IV — ширина головной капсулы,	1.375—1.65	1.32—1.54
	1.55 *	
длина тела	5.4—7.5	4.9—6.27
Куколка:		
ширина головной капсулы,	1.8	—
длина тела	5.0—5.5	4.2—5.04

Примечание. Звездочкой отмечены средние значения.

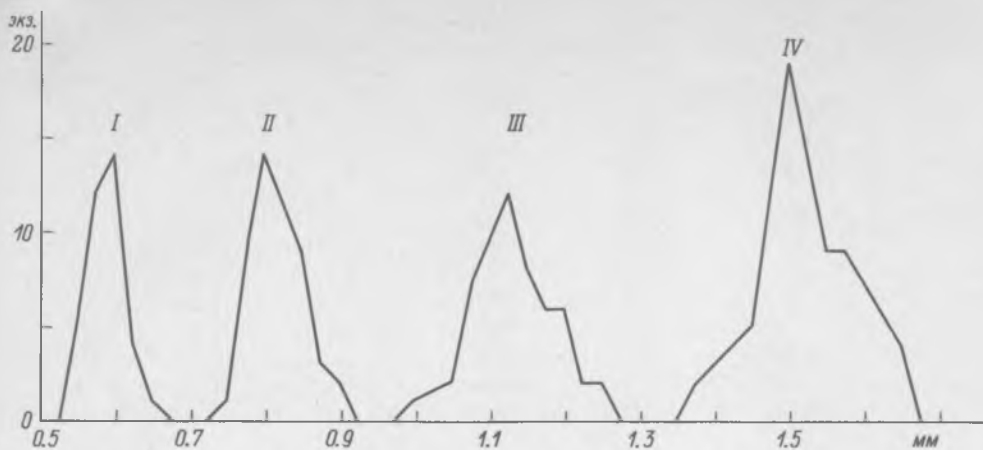


Рис. 1. Размеры головной капсулы личинок по возрастам (I, II, III, IV).

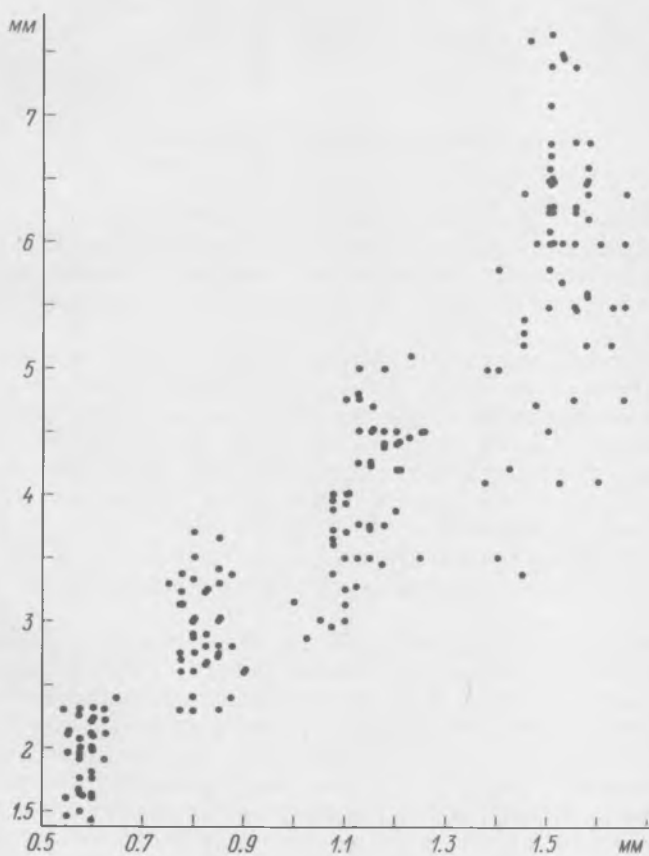


Рис. 2. Корреляция ширины головной капсулы (ось абсцисс) и длины тела (ось ординат).

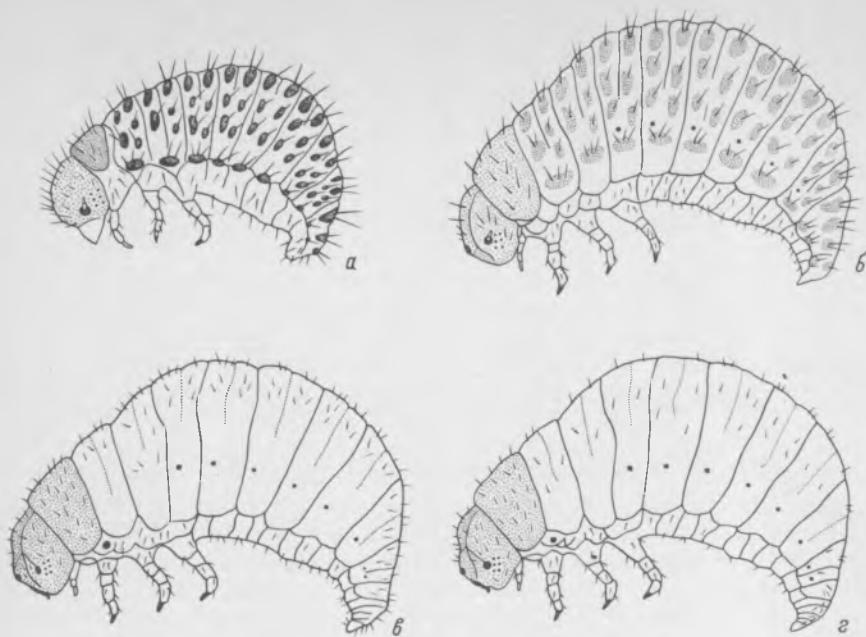


Рис. 3. Внешний вид личинок по возрастам.

а — I возраст, б — II возраст, в — III возраст, г — IV возраст.

отделенный от соседнего явственным пробелом. Что же касается длины тела, то хотя этот признак, безусловно, коррелирует с возрастом личинки, он тем не менее подвержен большой изменчивости, частично, а иногда и значительно перекрывается по возрастам (рис. 2) и для точного определения возраста личинки не пригоден.

Сравнение с размерами личинок американской популяции показывает, что практически все стадии и возрасты 3—4-го поколения ставропольской популяции заметно крупнее североамериканских. Так, максимальная величина головной капсулы личинок второго возраста на 20, а четвертого на 7 % больше, чем у американских. Это же можно сказать и об общих размерах тела. Личинки четвертого возраста по максимальной длине могут превышать американских на 28, а куколка соответственно на 10 %. Более того, самые мелкие куколки ставропольской популяции соответствуют самым крупным из США. Это, безусловно, означает, что у интродуцированной популяции идет процесс адаптации к новым условиям.

Изложенные выше данные позволяют без труда определить возраст личинки в лабораторных условиях. Однако при полевой работе, особенно при проведении массовых учетов, сбор личинок для последующего определения их возраста ведет к большой потере времени и обычно нецелесообразен. Нужно отметить, что личинки разных возрастов могут быть отделены друг от друга по достаточно ясным морфологическим признакам. Мы не приводим детальное морфологическое описание личинок разных возрастов и ограничиваемся только использованием признаков, которые хорошо заметны невооруженным глазом, а тем более под лупой 3—5-кратного увеличения.

Личинка I возраста (рис. 3, а). Верхняя сторона тела с многочисленными, хорошо заметными темными склеритами, несущими очень длинные щетинки, каждая из которых не менее чем вдвое длиннее склерита, так что личинка выглядит щетинистой. Голова по отношению к телу очень крупная.

Личинка II возраста (рис. 3, б). Верхняя сторона тела также с многочислен-

ными склеритами, но уже менее темными, сероватыми. Щетинки хорошо заметны, но более короткие, примерно равны по длине склериту. Голова пропорциональна телу.

Личинка III возраста (рис. 3, в). Верхняя сторона тела без склеритов, с короткими щетинками, плохо заметными невооруженным глазом.

Личинка IV возраста (рис. 3, г). Верхняя сторона тела без склеритов, щетинки невооруженным глазом неразличимы.

Таким образом, личинки I и II возрастов легко отличаются от старших наличием темных склеритов. Несколько большую трудность представляет отделение I возраста от II и III от IV. Для этой цели помимо отмеченных выше признаков полезно использовать полоску плотного белого картона, на который нанесены тушью кружки, соответствующие средним размерам головных капсул личинок каждого возраста. Такая методика, хотя и не является абсолютной, однако позволяет практически в полевых условиях определить возраст подавляющего большинства личинок с минимальной затратой времени.

ЛИТЕРАТУРА

- Ковалев О. В. Интродукция и акклиматизация фитофагов амброзии в СССР // Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва. 1981. Т. 63. С. 9—11.
- Piper G. L. The biology and immature stages of *Zygogramma suturalis* (Fabricius) (Coleoptera: Chrysomelidae) // Ohio J. Sci. 1975. Vol. 75, N 1. P. 19—24.

SUMMARY

Larvae study of all ages and pupae of *Zygogramma suturalis* F. from Stavropol population has been made. It is shown that width of cephalic capsule is the only significant age distinction for larva of the ragweed beetle. Body length though correlates with the age of larva is affected by a high variability and overlaps in different ages. Larvae of all ages and pupae from Stavropol population are much bigger than North American. Characters for larva age definitions in field conditions are given.

РОЛЬ АМБРОЗИИ И НАСЕКОМЫХ В ДИНАМИКЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ. АЛЛЕРГИЯ

ВЛИЯНИЕ АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА НА ДИНАМИКУ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЗАЛЕЖАХ

О. В. Ковалев, В. Х. Сивушкова, М. А. Якутина

Широкое распространение амброзии полыннолистной *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) по югу нашей страны связано с нарушением структур экосистем. Амброзия — пришелец с другого континента, не сдерживаемая давлением естественных врагов, активно внедряется в растительные группировки. Она занимает подходящие ей экологические ниши (нарушенный покров, хорошая аэрация и отсутствие многолетней дернины с конкурирующими видами). Подобные условия характерны для свежих залежей, обочин дорог, культурных фитоценозов. При этом амброзия вытесняет аборигенные сорные виды, а также и культурные виды.

Для биологической борьбы с амброзией из Северной Америки был интродуцирован (Ковалев, 1979; Ковалев и др., 1986) амброзиевый листоед *Zygotogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae). Настоящая работа проводилась комплексной экспедицией Зоологического института АН СССР на территории Ставропольского края.

УЧАСТИЕ АМБРОЗИИ В ФИТОЦЕНОЗАХ СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ

В Северной Америке амброзия является типичным видом первой стадии сукцессии (Bazzaz, 1974). Важно, что амброзия не способна занимать территории с многолетними травами. Также отмечается неспособность амброзии конкурировать за пространство на залежах дольше нескольких первых лет, поскольку прорастание ее семян стимулируется светом и наличием рыхлого субстрата (Willemsen, 1972). Фитоценотическая значимость амброзии в первый год залежной сукцессии может быть различной. Густота ее на полях, вспаханных весной, может быть исключительно велика (Bazzaz, 1974). Вместе с амброзией в первый год встречаются *Setaria faberi* Herm., *Polygonum pensilvanicum* L. и др. (в центральном Иллинойсе) (Parrish, Bazzaz, 1976). По другим указаниям (Bazzaz, 1975), в первый год может доминировать один мелколепестник канадский (*Erigeron canadensis* L.) или он же в смеси с амброзией (южный Иллинойс). По данным Пиндера (Pinder, 1975), на юго-востоке США возможна залежь первого года и без амброзии с господством мелколепестника, *Halplopis divaricata* (Nutt.) Gray, *Heteroteca subaxillaris*. Примерно с третьего года сукцессии начинают преобладать *Daucus carota* L., *Poa compressa* L. (Tramer, 1975), *Aster pilosus* Willd., *Solidago nemoralis* Ait. (Bazzaz, 1975), с пятого года — *Andropogon virginicus* L. (Bazzaz, 1975), роды *Aristida*, *Leptoloma*, *Panicum* (Pinder, 1975), а затем уже наступает стадия роста кустарников *Rhus glabra*, *Lonicera japonica* Thunb. (Pickett, 1982). Доминирование однолетних видов сохраняется в течение 1—2 лет, затем через стадию господства многолетних видов

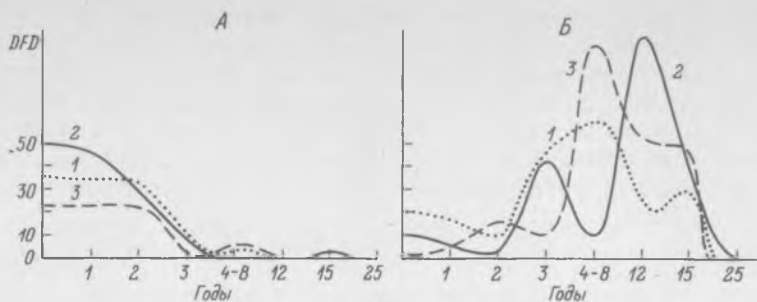


Рис. 1. Ход залежной сукцессии в США (по: Quarterman, 1957).

По оси абсцисс — продолжительность сукцессии, по оси ординат — показатель обилия видов. А: 1 — *Ambrosia artemisiifolia*, 2 — *Erigeron strigosus*, 3 — *Erigeron canadensis*; Б: 1 — *Aster pilosus*, 2 — *Solidago altissima*, 3 — *Andropogon virginicus*.

из родов *Aster* и *Solidago*, на 3—10-й год, наступает стадия господства многолетних злаков из рода *Andropogon* (Keever, 1950; Quarterman, 1957). Типичный ход сукцессии приведен на рис. 1.

УЧАСТИЕ АМБРОЗИИ ПОЛЫННОЛИСТНОЙ В ЗАЛЕЖНОЙ СУКЦЕССИИ НА ТЕРРИТОРИИ СССР

Преимущественно в европейской части нашей страны участниками первой стадии являются однолетние сорняки, такие как марь белая, различные виды лебеды рода *Atriplex*, горчица полевая *Sinapis arvensis* L., щетинники и др. Следующая стадия характеризуется господством пырея ползучего либо полыни австрийской *Artemisia austriaca* Jacq. — длиннокорневищных растений, затем следует стадия дерновинных злаков — типчака *Festuca sulcata* Нас., и, наконец, стадия вторичной целины с господством ковылей рода *Stipa*. Первая стадия длится до 5 лет, вторая — от 5 до 10 лет, третья — до 15 лет, и восстановление целины происходит с 15—20-го года (Семенова-Тян-Шанская, 1953). Таким образом, наступление стадии плотнокустовых злаков у нас и в США происходит примерно в одно и то же время — через 12—15 лет после того, как возникла залежь. Аналогом рода *Stipa* в США является род *Andropogon*. Внедрение амброзии в растительные группировки нашей страны существенно повлияло на первую стадию сукцессии.

Если до появления амброзии на свежераспаханных участках преобладали такие виды, как марь белая *Chenopodium album* L., василек синий *Centaurea cyanus* L., синяк обыкновенный *Echium vulgare* L., бодяк седой *Cirsium incanum* (S. G. Gmel.) Fish., то теперь эти виды могут лишь образовывать куртины на фоне сплошного покрова амброзии. Нельзя отрицать, что эти виды не влияют на обилие амброзии, но сила их влияния недостаточна для эффективного ее подавления. На участки с ненарушенным покровом амброзия не проникает. При наличии же каких-либо нарушений, будь то кротовина, перевыпас на пастбище, антропогенная нагрузка, амброзия дает вспышки развития. Слабое место амброзии — позднее развитие весной — позволяет рано появляющимся видам снижать ее покрытие. Но в этой слабости и сила амброзии. В конце лета, когда многие виды отмирают, амброзия наверстывает упущенное весной. Поэтому сильное влияние на амброзию могут оказывать виды, увеличивающие свое покрытие к осени, как например пырей ползучий *Elytrigia repens* (L.) Nevski. Это один из наиболее опасных конкурентов амброзии. Пионерная стадия залежной сукцессии с господством амброзии постепенно переходит во вторую стадию с господством пырея. Время наступления этой стадии зависит от предыстории

залежи: при отсутствии в почве корневищ пырея «амброзиевая» стадия может быть достаточно длинной, если же почва насыщена корневищами пырея, смена идет быстро (так называемая пырейная залежь). Поскольку в природе существуют различные ситуации, то и время господства амброзии будет разным.

Вопрос о влиянии листоеда на скорость сукцессии равнозначен вопросу о сравнении конкурентной силы амброзии и аборигенных однолетних сорняков, насколько эффективнее амброзия сдерживает наступление второй стадии с господством пырея ползучего.

ВЛИЯНИЕ АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА НА ДИНАМИКУ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

ВЛИЯНИЕ ВОЛНОВОГО ПРОЦЕССА НА ПОДАВЛЕНИЕ ОЧАГОВ АМБРОЗИИ

В результате изучения процесса расселения листоеда в очагах амброзии в Ставропольском крае было обнаружено неизвестное ранее явление — формирование устойчивой незатухающей волны насекомых, движущейся без изменения формы с постоянной скоростью (Ковалев, Вечернин, 1986). Для этой волны, названной уединенной популяционной волной, характерна необычная концентрация насекомых в узкой полосе — до 5000 особей на м² — и уничтожение амброзии на 100 %. Были получены первые результаты (Ковалев, 1986) по влиянию листоеда на динамику растительности (см. статьи О. В. Ковалева и Е. Г. Оносовской в настоящем сборнике).

СНИЖЕНИЕ ЖИЗНЕННОСТИ АМБРОЗИИ ПОД ВЛИЯНИЕМ ЛИСТОЕДА

Каким же образом листоед, влияя на амброзию, действует на динамические процессы в растительных группировках? Именно эта проблема решалась при геоботанических исследованиях в растительных группировках с присутствием и отсутствием листоеда. Основные исследования проводились на опытном участке, представляющем собой залежь первого года. Материалы собирались на постоянных трансектах с различной плотностью листоеда, описываемых в течение сезона. Для того чтобы оценить влияние листоеда на динамику растительности, прежде всего нужно оценить влияние листоеда на саму амброзию. Для оценки воздействия листоеда было введено понятие процента нереализованного покрытия (% НРП):

$$\% \text{ НРП} = 2 \frac{\text{покрытие} \cdot \text{листоед} (-) - \text{покрытие} \cdot \text{листоед} (+)}{\text{покрытие} \cdot \text{листоед} (-)} 100 \%$$

Аналогичное понятие было введено для оценки влияния листоеда на число всходов амброзии (процент нереализованных всходов). При 0 % влияние отсутствует, при 100 % происходит полное уничтожение амброзии. Влияние листоеда было прослежено в течение всего сезона. Важным выводом является высокая эффективность листоеда в мае, когда амброзия находится на стадии всходов. При средней плотности 3 жука/м² уничтожается 64 % всходов, а при максимальной наблюдаемой плотности 9 жуков/м² — 80 % всходов (табл. 1). Столь высокая эффективность листоеда при малой плотности популяции объясняется легкостью уничтожения всходов. Таким образом, уменьшая число всходов амброзии и снижая ее будущее покрытие, листоед позволяет растениям-конкурентам успешно развиваться, доминируя над амброзией. В июне листоед находится в основном на стадии личинок, популяция его только набирает численность. Поэтому сила влияния листоеда на подрастающую амброзию ниже, чем в мае. В июле—августе популяция листоеда достигает максимальной плотности,

Влияние листоеда на число всходов и проективное покрытие амброзии по месяцам

Май		Июнь		Июль—август	
плотность листоеда	процент нереализованных всходов амброзии	плотность листоеда	процент нереализованных всходов амброзии	плотность листоеда	процент нереализованных всходов амброзии
9 жуков/м ²	80 %	193 лич./м ² , 16 жуков/м ²	75 %	327 жуков и лич./м ² (июль)	94 %
				123 жука и лич./м ² (август)	
3 жука/м ²	64 %	67 лич./м ² , 8 жуков/м ²	37 %	142 жука и лич./м ² (июль)	54 %
				125 жуков и лич./м ²	

и сила влияния листоеда опять усиливается: листоед снизил покрытие амброзии на 94 % (табл. 1). Характерно, что влияние листоеда высокой плотности в июле—августе предваряется его воздействием в мае—июне. Амброзия в этом случае не может оправиться от нанесенного ей удара. В зонах же, в которые листоед пришел в июле—августе, наблюдается лишь повреждение амброзии в разной степени. Понятно, что нужна очень высокая плотность листоеда, чтобы свести на нет особи амброзии, достигшие высоты 80—100 см. Но и на такие особи воздействует листоед: в результате повреждения у амброзии снижается семенная продуктивность, что сказывается на будущем положении амброзии в растительных группировках (табл. 2). Итак, снятие давления амброзии в мае—июне позволяет ряду весенне-летних и летних видов, таких как горичет весенний *Adonis aestivalis* L., ярутка полевая *Thlaspi arvense* L., латук компасный *Lactuca serriola* L., марь белая *Chenopodium album*, активно развиваться, завершая свое развитие как в прежние времена до появления амброзии. Внедрение же листоеда в растительные группировки в июле—августе не оказывает существенного влияния на растительность, поскольку вышеуказанные виды в большинстве своем уже завершили свое развитие в угнетенном состоянии, т. е. основные фитоценоотические отношения уже сложились. Разве что при повреждении листьев амброзии и осветлении поверхности почвы смогут увеличить свое покрытие летне-осенние виды, такие как щетинник сизый *Setaria viridis* P. R., ежовник обыкновенный *Echinochloa crus-galli* L., и озимые виды, дающие всходы в конце лета: ромашка продырявленная *Matricaria perforata* Mèrat., очный цвет голубой *Anagallis foeminea* Mill., вероника блестящая *Veronica polita* Fries.

Важным аспектом воздействия листоеда на амброзию является его воздействие на семенную продуктивность. В результате уменьшения числа всходов, проективного покрытия амброзии, снижения ее высоты происходит редукция фотосинтезирующей поверхности растения. Кроме косвенного влияния происходят непосредственное уничтожение и повреждение листоедом цветочных почек,

Таблица 2

Влияние листоеда на некоторые параметры амброзии

Баллы поврежденности амброзии	Параметры					
	покрытие, %	число расте- ний на 0.25 м ²	высота, см		число семян на 0.25 м ²	число семян на растение
			июнь	июль		
4—5	12.5	15.7	20.1	19.3	440.4	25.8
2—3.5	38.5	30.1	30.0	37.2	1570.5	59.5
0—1.5	60.0	53.0	40.0	55.0	3547.2	76.3

бутонов и цветков. В табл. 2 приведены данные о влиянии листоеда на габитус амброзии. Так, в июле под влиянием листоеда и соседних растений произошло снижение покрытия амброзии с 60 до 12.5 %, числа растений на площадку 0.25 м² с 53 до 15.7, снижение высоты в июне с 40 до 20.1 см, а в июле — с 55 до 19.3 см. В результате снижения фотосинтезирующей поверхности амброзии и механического повреждения генеративных частей произошло уменьшение семенной продуктивности амброзии на площадку 0.25 м² с 3547.2 до 440 семян на м². Параллельно с общим снижением семенной продуктивности на площадку происходит уменьшение числа семян на одном растении (с 76.3 до 25.8). Последнее значение уже приближается к значению семенной продуктивности амброзии на родине: во влажные годы в США амброзия дает в среднем 18.6 семян на растение (Raynal, Bazzaz, 1975).

Снижение семенной продуктивности приводит к уменьшению числа всходов амброзии на следующий год. Поэтому для уничтожения амброзии на будущий год потребуется меньшая плотность листоеда. Кроме того, уменьшение семенной продуктивности из года в год приводит к истощению запаса семян амброзии в почве. Так, по нашим данным (Ковалев, Вечернин, 1986), до появления листоеда на опытном участке в 20-сантиметровом слое почвы содержалось 24 000 семян амброзии на м², в 1983 г. — только 647 семян на м², а в 1985 г. — 120 и 35 семян; под влиянием листоеда и растений-конкурентов произошло резкое уменьшение запаса семян амброзии в почве. Таким образом, постепенное воздействие листоеда на численность всходов, проективное покрытие амброзии, ее семенную продуктивность, на запас семян в почве приводит к снижению фитоценотической значимости амброзии в растительных группировках, позволяет конкурирующим видам растений в большей степени подавлять амброзию. Совместное давление листоеда и растений позволит свести обилие амброзии к минимуму.

РЕАКЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПОВРЕЖДЕНИЕ И УНИЧТОЖЕНИЕ АМБРОЗИИ ЛИСТОЕДОМ

Реакция однолетних растений

Анализ влияния листоеда на динамические процессы в растительности проводился на одном из опытных участков. В течение сезона в зонах с различной плотностью листоеда и различными растениями-конкурентами делались геоботанические описания. Результаты исследований представлены графически (рис. 2). Реакция различных видов зависит от их биологии (фенологии, конкурентной силы). Взаимоотношения сорных видов очень динамичны, всегда приходится иметь дело с многими факторами. На обилии сорных видов сказывается уже небольшое снижение обилия амброзии и ее поврежденность. Наиболее активно на уменьшение покрытия амброзии реагируют виды, способные к интенсивному вегетативному размножению, такие как люцерна хмелевидная *Medicago lupulina* L. (рис. 2, А, Б). Так, в неповрежденной амброзии с покрытием 60 % и высотой 60—80 см люцерна имеет покрытие 1—2 %, при снижении покрытия амброзии до 50 % и поврежденности 3—4.5 балла она достигает покрытия в 70 %, а при 30 %-ном покрытии амброзии и поврежденности 4—5 баллов — 80 % (в двух последних случаях исходное покрытие люцерны в июне одинаково). Здесь же можно продемонстрировать сложность ценологических отношений и влияние предыстории участка: на другой трансекте при малом обилии амброзии люцерна также достигает 70 % покрытия, хотя по логике должна была бы вырасти до величин, больших 80 %. Это объясняется невысоким обилием люцерны в июне (малый задел) (рис. 2, В). Насколько сказывается влияние растений-конкурентов на исход взаимоотношений между видами, видно на рис. 2, Г. Наличие конкурентоспособного злака — овсяга пустого *Avena*

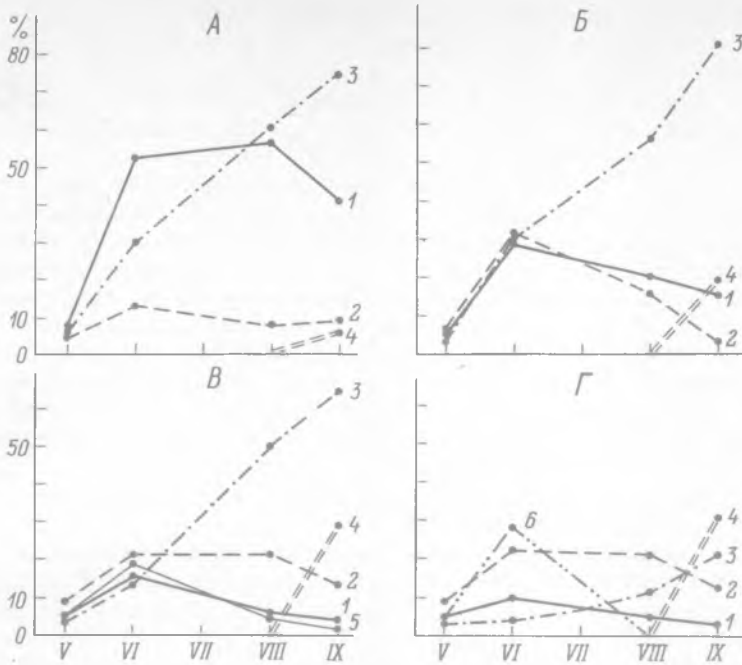


Рис. 2. Изменение проективного покрытия люцерны хмелевидной при разной степени поврежденности амброзии листоедом.

По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — проективное покрытие видов. А — при средней поврежденности амброзии и наличии бодяка, В — при сильной поврежденности амброзии и наличии бодяка, В — при малом начальном покрытии люцерны и наличии бодяка и василька синего, Г — при наличии бодяка и овсяга пустого. 1 — покрытие амброзии, 2 — бодяка седого, 3 — люцерны хмелевидной, 4 — молодой поросли бодяка, 5 — василька синего, 6 — овсяга пустого.

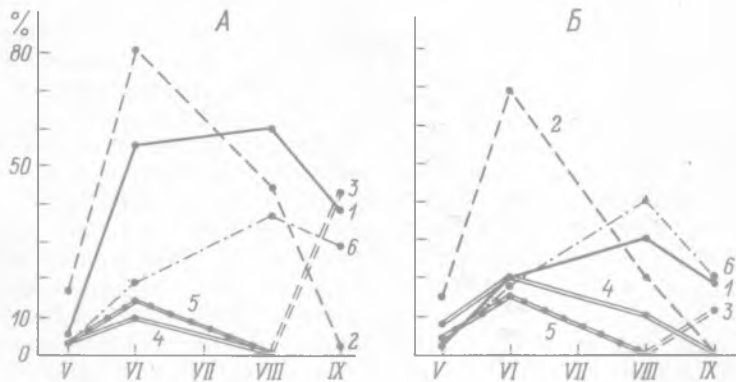


Рис. 3. Изменение проективного покрытия видов раннелетней вегетации при разной степени поврежденности амброзии листоедом.

По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — проективное покрытие видов. А — при средней поврежденности, Б — при сильной поврежденности. 1 — покрытие амброзии, 2 — бодяка седого, 3 — молодой поросли бодяка, 4 — латука компасного, 5 — осота колючего, 6 — щетинника седого.

fatua L. — резко снижает обилие люцерны даже на фоне малого обилия амброзии. Все это создает сложности для вычленения роли отдельных видов в ценологических процессах.

Снижение обилия амброзии к июню позволяет ряду видов летней вегетации, таких как василек синий *Centaurea cyanus* L., латук компасный *Lactuca serriola* L., осот колючий *Sonchus asper* (L.) Hill., в июне—июле увеличивать свое покрытие (рис. 3, А, Б). Но эти виды дают незначительный прирост покрытия (максимум до 20 %), что связано с особенностями их биологии (яровые сорняки, неспособные к вегетативному размножению). По аналогии можно предположить, что и другие однолетники, не вошедшие в анализ из-за низкого обилия или меньшей встречаемости, будут реагировать на снятие давления амброзии разным образом. Виды, не способные к активному наращиванию биомассы, такие как ярутка полевая *Thlaspi arvense* L., горичвет летний *Adonis aestivalis* L., живокость *Consolida regalis* S. F. Gray, будут играть незначительную роль. Вегетативно размножающиеся виды — вероника плющелистная *Veronica hederifolia* L., вероника блестящая *Veronica polita* Fries., подмаренник ложный *Galium aparine* L., горец вьюнковый *Polygonum convolvulus* L. и др. — будут играть ведущую роль весной и в первой половине лета в группировках с уничтоженной или ослабленной амброзией.

Виды летне-осеннего развития, имеющие пики биомассы в июле—сентябре, также увеличивают свое обилие при снятии давления амброзии. Это такие виды, как горец почечуйный *Polygonum persicaria* L., ромашка продырявленная *Matricaria perforata* Mègat, щетинник сизый *Setaria glauca* (L.) Beauv. (рис. 4, 2). Наиболее активно реагируют виды, способные к интенсивному побегообразованию (ромашка и щетинник, образующий сплошные заросли на месте уничтоженной амброзии). На другом участке — оросителе среди поля овощных культур — с иным набором сорняков развились следующие виды: мелколепестник канадский *Erigeron canadensis* L., марь белая *Chenopodium album* L., дурнишник обыкновенный *Xanthium strumarium* L. Все эти виды являются термофильными летне-осенними растениями, как и амброзия, и для них снятие давления амброзии имеет большую значимость, чем для весенних и летних видов.

Понятно, что одна пространственная и временная экологическая ниша создает жесткую конкуренцию. Любопытен факт быстрого наращивания биомассы после уничтожения амброзии у мелколепестника канадского, наблюдавшийся в ряде районов. Резкий всплеск обилия мелколепестника позволяет определить прохождение волны листопада. Подобная картина наблюдалась и на одном из опытных участков (рис. 5), когда при ослаблении амброзии листоедом дали пики развития мелколепестник и латук. Характерно, что подобный всплеск развития мелколепестника происходит только один год, на следующий год его обилие резко падает. Возможно, это связано с токсичностью корневищ мелколепестника для его же всходов (Keevee, 1979). Такова, вероятно, его стратегия выживания — бурное развитие в течение года с образованием большого количества семян, типичный стиль эксплорента. Ситуация с амброзией и мелколепестником в США неоднозначна. Возможно полное доминирование или содоминирование амброзии и мелколепестника в первый год сукцессии (Bazzaz, 1975). По другим данным, мелколепестник сменяет амброзию на второй год, что связано с большей приспособленностью крупных семян амброзии к условиям открытого грунта и наличием у мелколепестника озимых форм. Наша ситуация подобна описанной в США (Raynal, Bazzaz, 1975). Как и в США, в первый год доминирует амброзия, мелколепестник к осени образует розетки, зимует и весной опережает амброзию, становясь доминантом. Этот естественный для США процесс у нас наблюдается только при ослаблении амброзии листоедом. Неповрежденная здоровая амброзия — слишком сильный конкурент для мелколепестника. Таким образом, мелколепестник — один из активных участников первой стадии сукцессии, сменяющий уничтоженную листоедом

Рис. 4. Изменение проективного покрытия видов позднелетней вегетации при сильной поврежденности амброзии листоедом.

По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — проективное покрытие видов. 1 — покрытие амброзии, 2 — бодяка седелого, 3 — молодой поросли бодяка, 4 — горца почечуйного, 5 — ромашки продырявленной.

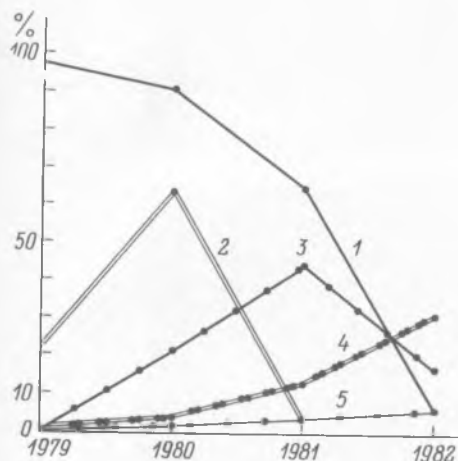
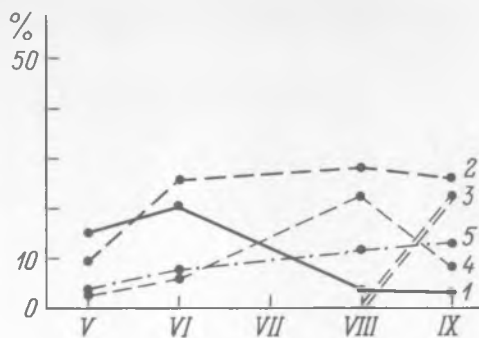


Рис. 5. Ход сукцессии на залежи под влиянием листоеда.

По оси абсцисс — годы сукцессии, по оси ординат — процент, занятый видом от общей площади участка. 1 — покрытие амброзии, 2 — латука компасного и мелколепестника канадского, 3 — моркови дикой, 4 — пырея ползучего, 5 — тысячелистника благородного.

амброзию. Вместе с мелколепестником или после его вспышки могут развиваться другие виды первой стадии — латук компасный, марь белая и др. Процессы смены амброзии иными однолетними сорными видами — флуктуации — разворачиваются в пределах первой стадии залежной сукцессии (табл. 3).

Реакция малолетних и многолетних видов

Слабость однолетних видов состоит в том, что они появляются из семян, т. е. их исходная база очень мала. Исход же конкурентных отношений в большой степени зависит от того, кто первый и в каком виде появился на свет. Поэтому двулетние и многолетние виды имеют значительные преимущества по сравнению с однолетними. Накопленная ранее энергия позволяет двулетни-

Таблица 3

Виды — участники флуктуации под влиянием листоеда

Год	Июнь	Июль—август	Год	Июнь	Июль—август
Первый	<i>Centaurea cyanus</i> <i>Sonchus asper</i> <i>S. oleraceus</i> <i>Lactuca serriola</i> <i>Thlaspi arvense</i> и др.	<i>Setaria glauca</i> <i>Polygonum persicaria</i> <i>Medicago lupulina</i> <i>Chenopodium album</i> <i>Erigeron canadensis</i> <i>Xanthium strumarium</i> <i>Atriplex calotheca</i> и др.	Следующий		<i>Artemisia vulgaris</i> <i>Medicago lupulina</i> <i>Matricaria perforata</i> <i>Setaria glauca</i> <i>Melilotus officinalis</i> <i>Cichorium intybus</i> <i>Daucus carota</i> и др.

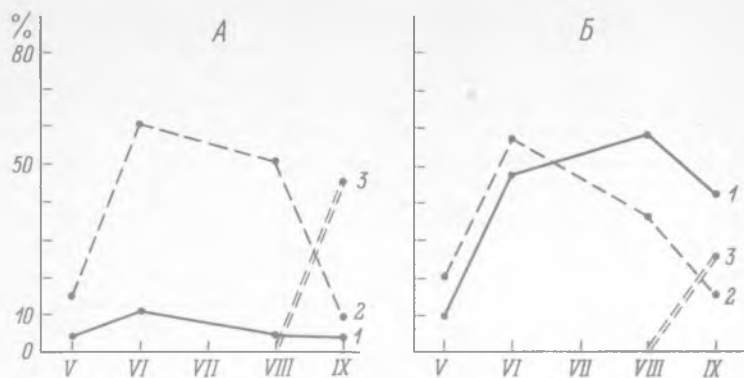


Рис. 6. Изменение проективного покрытия бодяка седого при разной степени поврежденности амброзии листоедом.

По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — проективное покрытие видов. А — при сильном повреждении. Б — при слабом повреждении. 1 — покрытие амброзии, 2 — бодяка седого, 3 — молодой поросли бодяка.

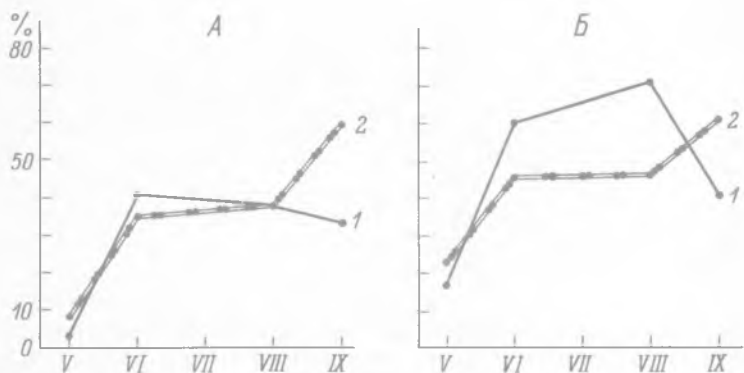


Рис. 7. Изменение проективного покрытия пырея ползучего при разной степени поврежденности амброзии листоедом.

По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — проективное покрытие видов. А — при средней поврежденности. Б — при слабой поврежденности. 1 — покрытие амброзии, 2 — пырея ползучего.

кам и многолетникам быстро и обильно развиваться, обгоняя и заглушая слабые всходы однолетников. На залежи первого года, когда все виды находятся в равном положении, конкурентно-сильная амброзия способна угнетать двулетники и многолетники. На следующий же год у амброзии меньше шансов подавить их развитие. В результате появляются куртины двулетних видов на фоне сплошной амброзии: синяка обыкновенного *Echium vulgare* L., донника лекарственного *Melilotus officinalis* (L.) Pall. и др. Особенно много шансов имеют виды, развивающие мощную розетку листьев, например лопух паутинистый *Arctium tomentosum* Mill. Но при высокой плотности амброзии ее влияние уже в первый год может быть столь сильным, что двулетние виды в первый год будут сильно ослаблены и не смогут на следующий год развить достаточную фитомассу для успешной борьбы с амброзией. Поэтому большого обилия и они будут достигать либо при не слишком большой плотности амброзии, либо при ее ослаблении листоедом. Подобная картина наблюдалась на опытном участке, где в первый год при уничтожении амброзии развились однолетние сорняки — василек, люцерна, марь и др., а на следующий год бурно разрослись уже и двулетние виды — донник, морковь дикая *Daucus carota* L.

Взаимоотношения амброзии с многолетними видами также неоднозначны. Так, корнеотпрысковый сорняк бодяк седой *Cirsium incanum* (S. G. Gmel.) Fish.

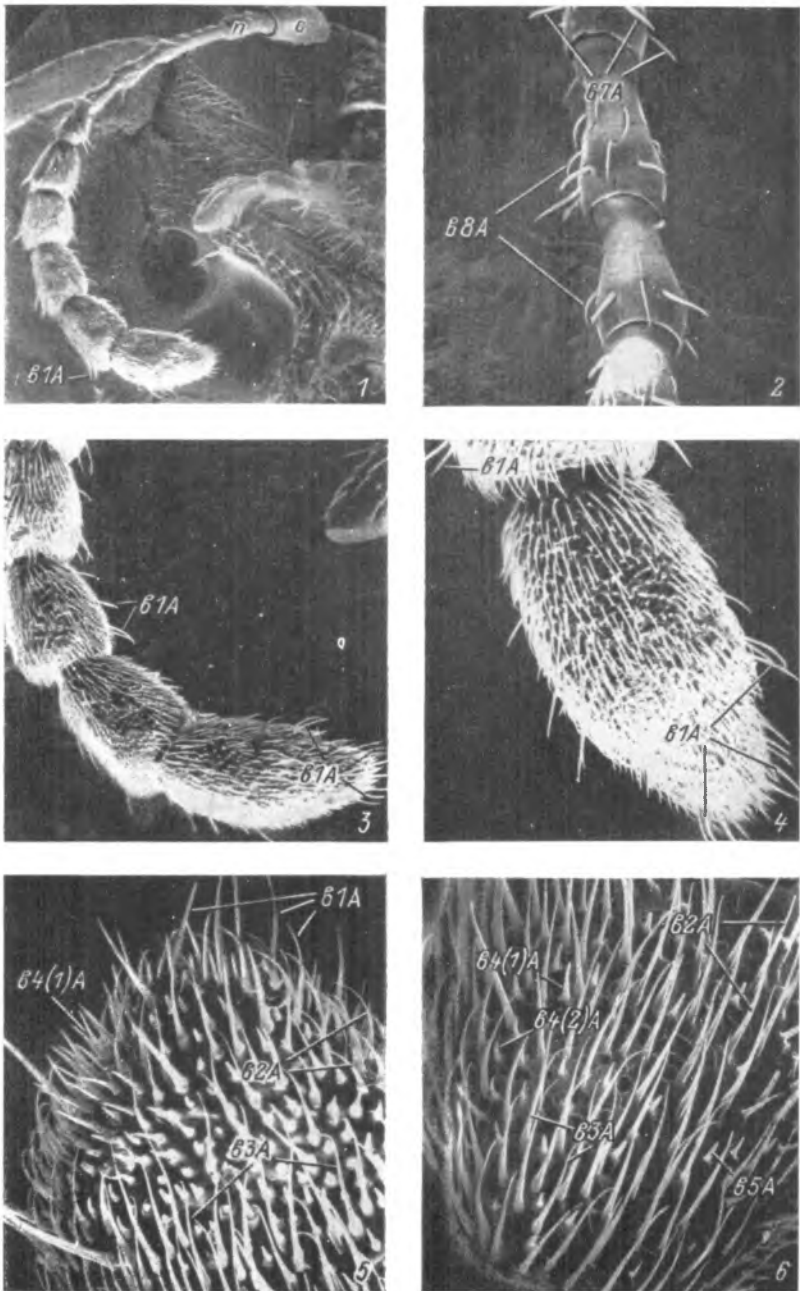


Рис. 1—6. Сенсорное вооружение антенны *Z. suturalis*.

1 — общий вид антенны, $\times 30$; 2 — первые четыре сегмента флагеллума, $\times 120$; 3 — дистальная часть флагеллума, $\times 70$; 4 — концевой сегмент антенны, $\times 120$; 5 — верхняя часть концевой сегмента антенны при большем увеличении, $\times 310$; 6 — 9-й сегмент антенны, $\times 310$. 61A—65A, 67A, 68A — волоски флагеллума
п — педицеллюм, с — скапус.

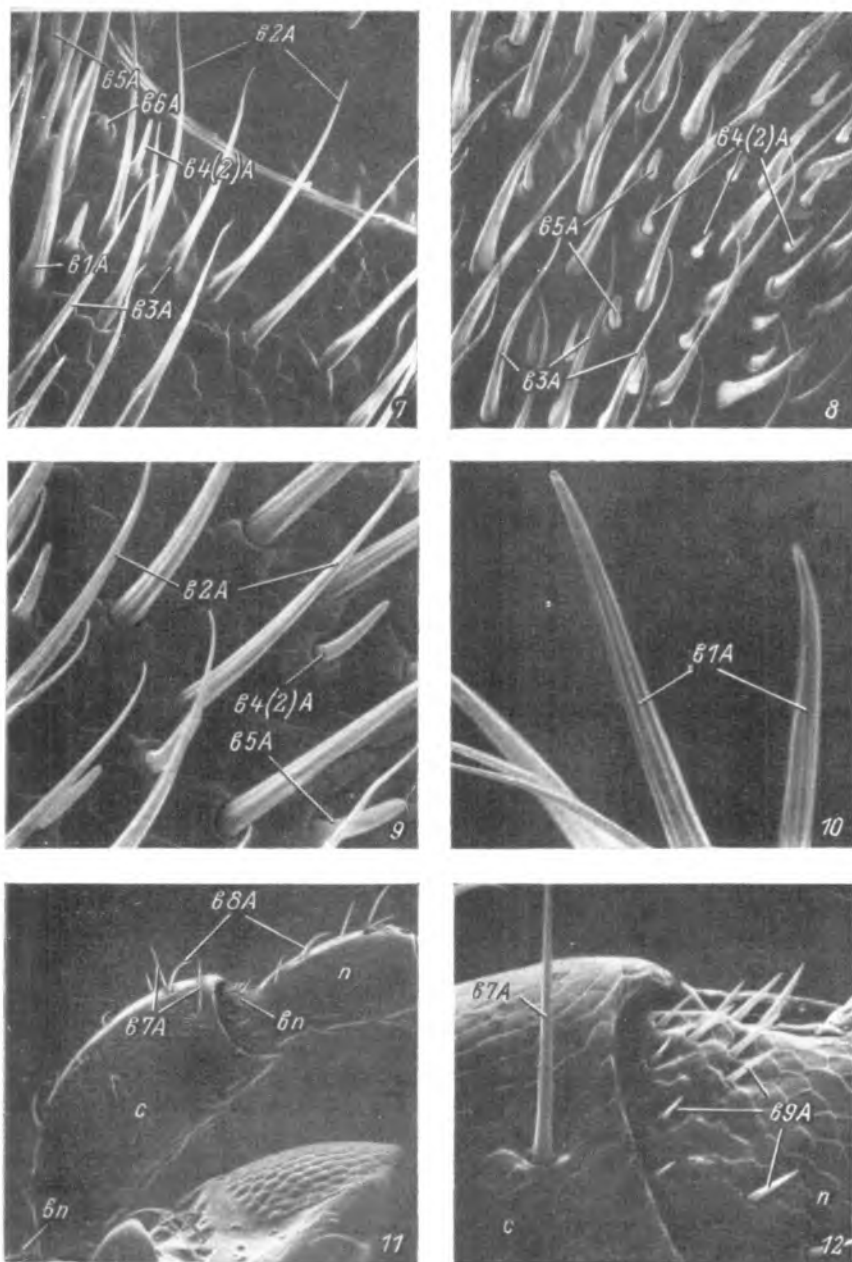


Рис. 7-12. Сенсорное вооружение антенны *Z. suturalis*.

7 — рецепторные волоски *61A*—*66A* в дистальной части 9-го сегмента антенны, $\times 630$; 8 — волоски *63A*—*65A* на 8-м сегменте антенны, $\times 630$; 9 — волоски *62A*, *64A*, *65A* при большем увеличении, $\times 1300$; 10 — верхняя часть волосков *61A*, $\times 1300$; 11 — волосковые пластинки (*6n*) и волоски *67A*, *68A* на скапусе (*c*) и педицелюме (*n*), $\times 130$; 12 — волоски (*69A*) волосковой пластинки педицелюме (*n*), $\times 630$.

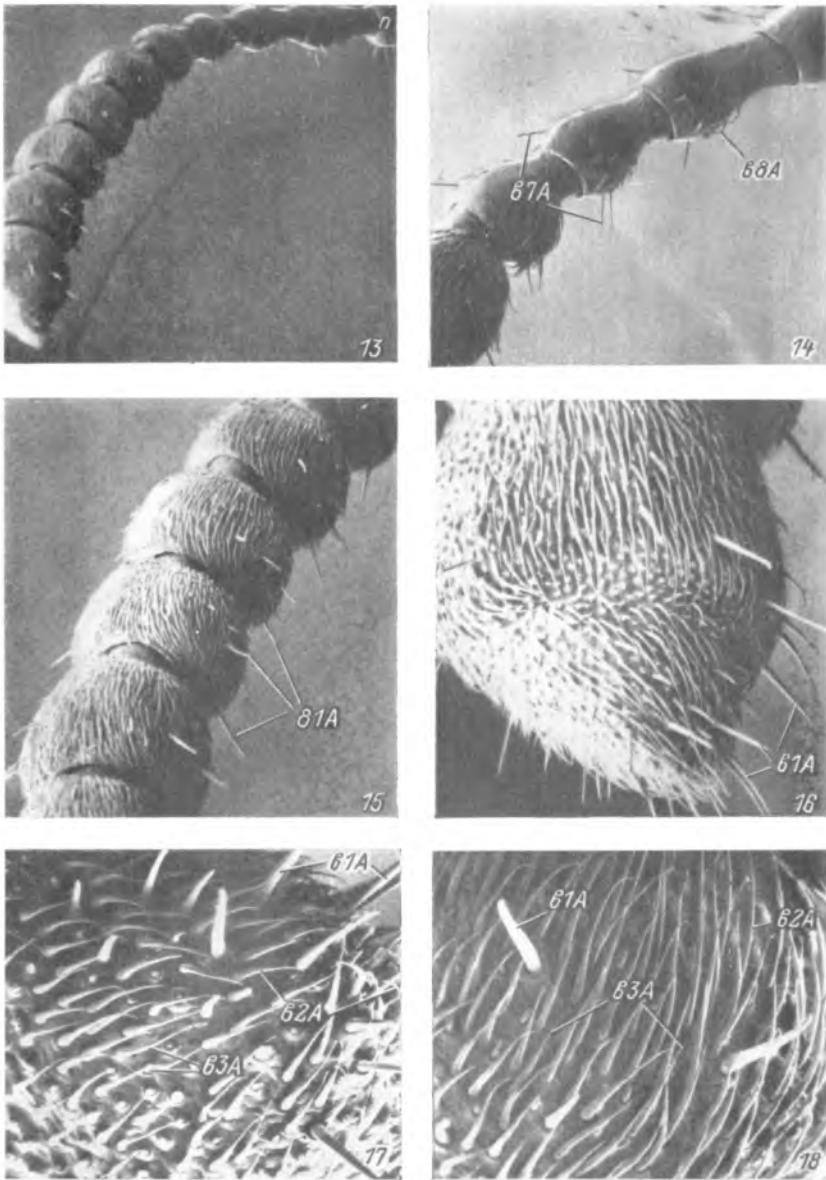


Рис. 13—18. Сенсорное вооружение антенн *L. decemlineata*.

13 — общий вид антенны, $\times 30$; 14 — первые четыре сегмента флагеллума, $\times 60$; 15 — дистальные четыре сегмента флагеллума, $\times 70$; 16 — концевой сегмент антенны, $\times 140$; 17 — верхняя часть концевого сегмента при большем увеличении, $\times 310$; 18 — 9-й сегмент антенны, $\times 310$. 61A—63A, 67A, 68A — волоски флагеллума, n — педикеллом.

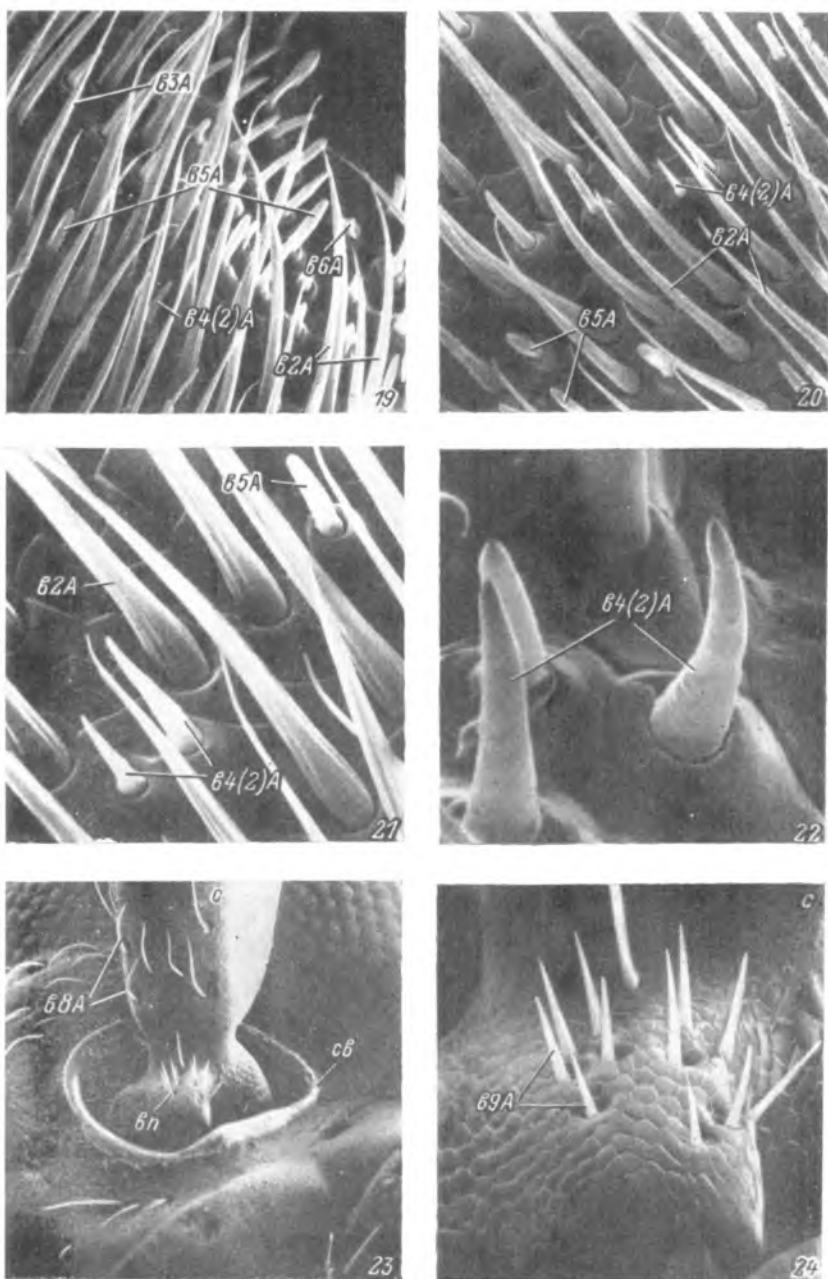


Рис. 19–24. Сенсорное вооружение антенн *L. decemlineata*.

19 — волоски 62A—66A в дистальной части 10-го сегмента антенны, $\times 630$; 20 — волоски 62A, 64A, 65A на 9-м сегменте антенны, $\times 630$; 21 — то же, при большем увеличении, $\times 1300$; 22 — волоски 64(2)A, $\times 3100$; 23 — волосковая пластинка (6n), волоски 68A на скапусе (с) и сочленный валик (св), $\times 110$; 24 — волоски (69A) волосковой пластинки скапуса, $\times 560$.

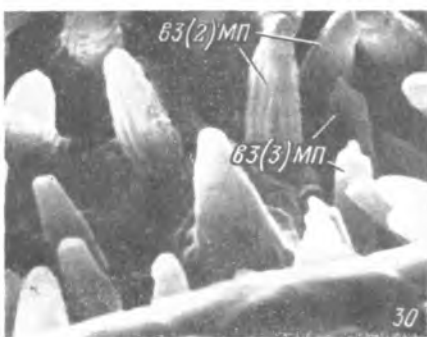
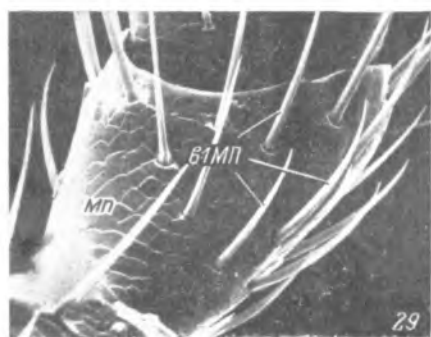
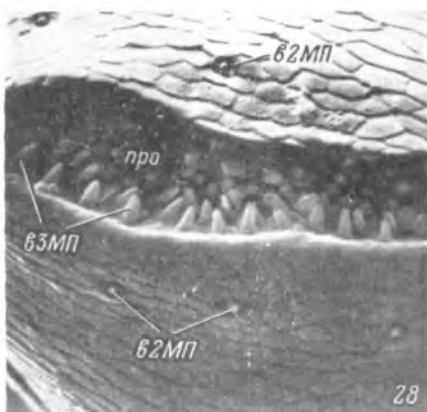
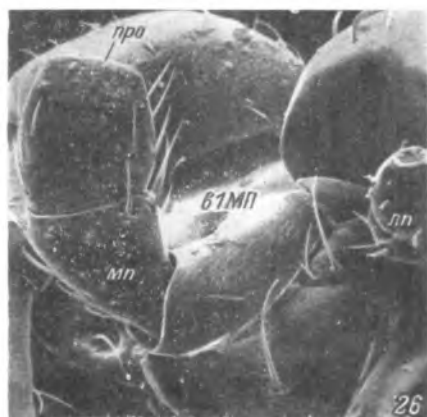
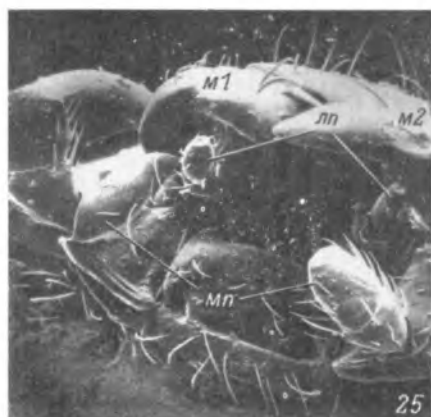


Рис. 25—30. Сенсорное вооружение максиллярных пальц *Z. suturalis*.

25 — общий вид максиллярных (m1, m2), лабиальных (lp) пальц и мандибул (m1, m2), $\times 60$; 26 — волоски v1MP на максиллярной пальце, $\times 120$; 27 — волоски v1MP и v2MP в верхней части концевой сегмента пальца, $\times 350$; 28 — волоски v2MP и пальпальный рецепторный орган (pro), образованный волосками v3MP, $\times 700$; 29 — волоски v1MP при большем увеличении, $\times 310$; 30 — волоски v3(2)MP и v3(3)MP пальпального рецепторного органа, $\times 3200$.

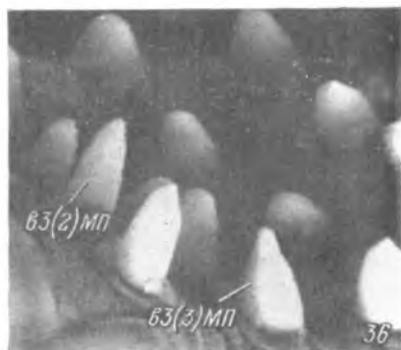
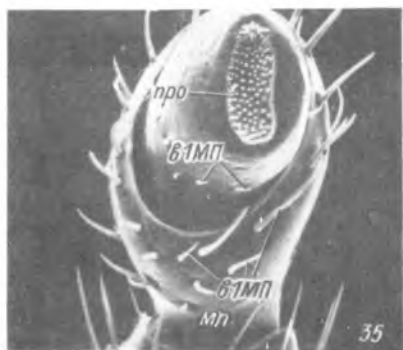
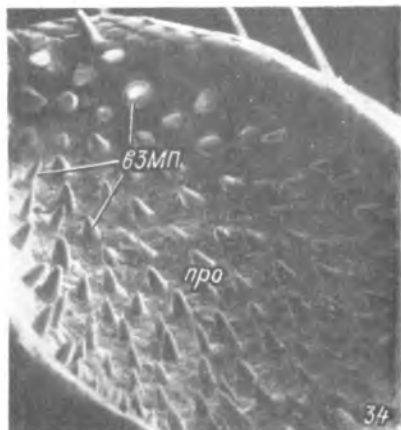
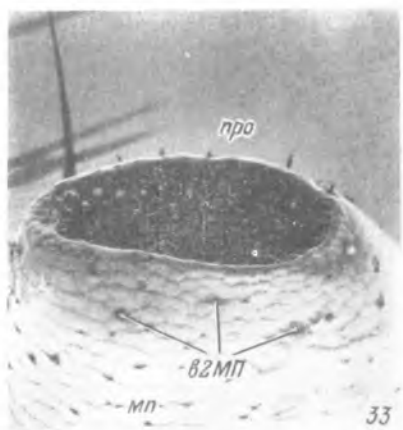
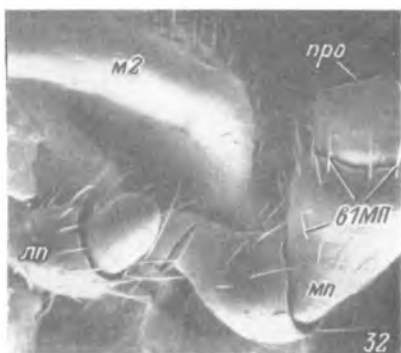


Рис. 31—36. Сенсорное вооружение максиллярных пальца *L. decemlineata*.

31 — общий вид максиллярных (мп), лабиальных (лп) пальп, мандибул (м1, м2) и галеа (г), $\times 30$; 32 — волоски 61МП на максиллярной пальпе, $\times 65$; 33 — волоски 62МП в верхней части концевой сегмента пальпы и пальпальный рецепторный орган (про), $\times 300$; 34 — волоски 63МП пальпального рецепторного органа, $\times 700$; 35 — волоски 61МП на двух дистальных сегментах пальпы, $\times 130$; 36 — волоски 63(2)МП и 63(3)МП пальпального рецепторного органа, $\times 3100$.

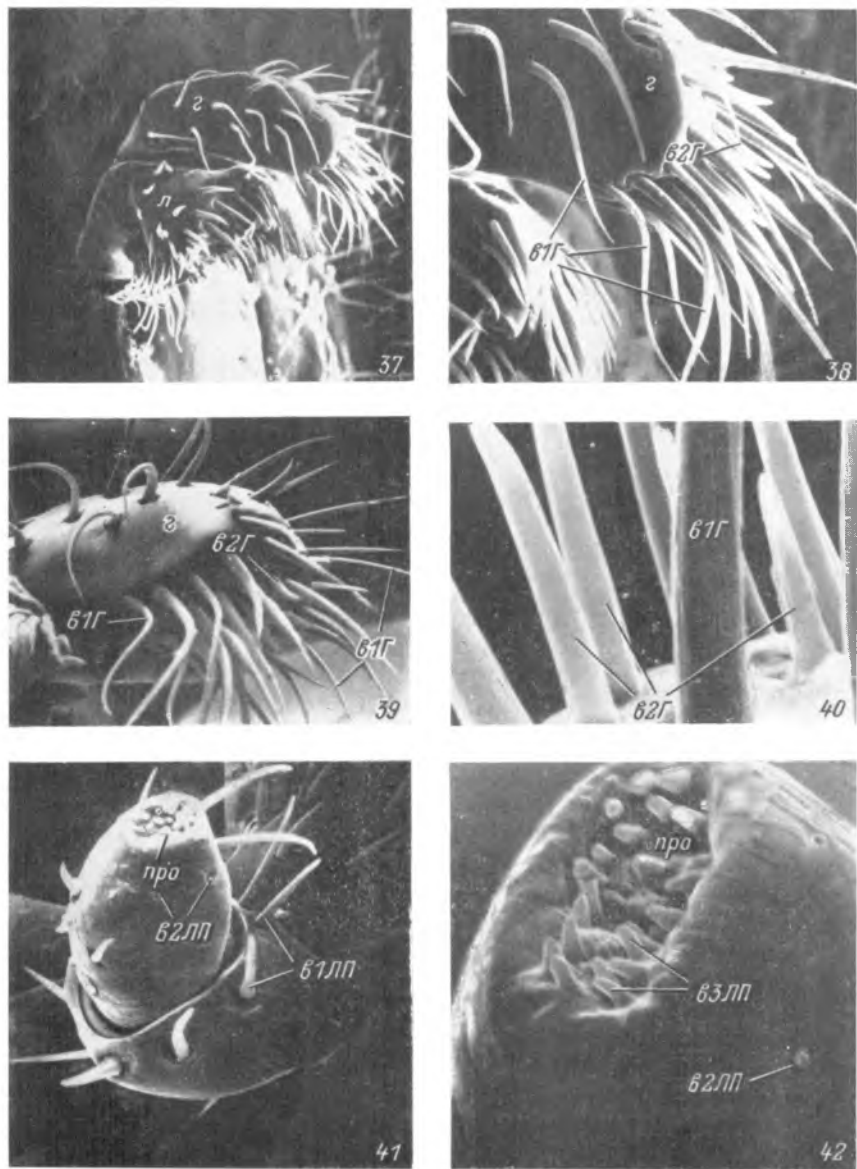


Рис. 37—42. Сенсорное вооружение галеа и лабиальных пальцев *Z. suturalis*.

37 — общий вид галеа (*г*) и лацинии (*л*), $\times 120$; 38 — волоски *v1Г*, *v2Г* на галеа, $\times 300$; 39 — волоски *v1Г*, *v2Г* (вид на галеа сбоку), $\times 300$; 40 — волоски *v1Г*, *v2Г* (вид на галеа сверху), $\times 300$; 41 — волоски *v1ЛП*, *v2ЛП* и пальпальный рецепторный орган (*про*) лабиальной пальпы, $\times 300$; 42 — волоски (*v3ЛП*) пальпального рецепторного органа и волоски *v2ЛП* при большем увеличении, $\times 1200$.

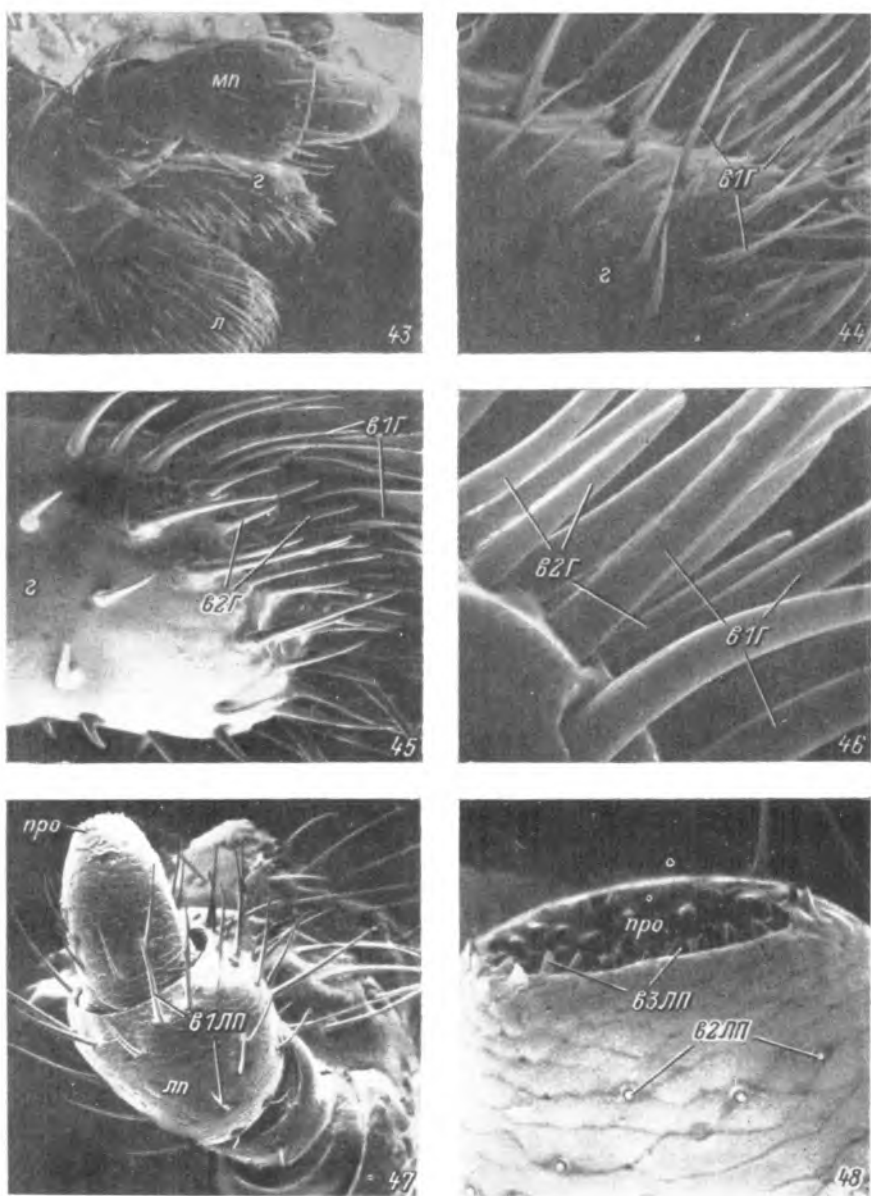


Рис. 43–48. Сенсорное вооружение галеа и лабиальных пальцев *L. decemlineata*.

43 — общий вид галеа (г), лацинии (л) и максиллярной пальпы (мл), $\times 120$; 44 — волоски 61Г, 62Г на галеа, $\times 300$; 45 — волоски 61Г, 62Г (вид на галеа сбоку), $\times 330$; 46 — волоски 61Г и 62Г (вид на галеа сверху), $\times 350$; 47 — волоски 61ЛП и пальпальный рецепторный орган (про) лабиальной пальпы, $\times 130$; 48 — волоски (63ЛП) пальпального рецепторного органа и волоски 62ЛП, локализованные в верхней части конечного сегмента пальпы, $\times 630$.

растущий клонами и являющийся сильным эдификатором, уже в мае значительно снижает число всходов амброзии и в дальнейшем уменьшает ее обилие. Но биология бодяка такова, что к августу он завершает свое развитие, освобождая место для поздноразвивающейся амброзии. Таким образом происходит некоторое временное разделение экологических ниш у него и амброзии. Несмотря на это, борьба за ресурсы питания идет, причем борьба двусторонняя: бодяк влияет на обилие амброзии, но и амброзия оказывает действие на развитие бодяка. На рис. 6, А, Б видно, что при снятии давления амброзии происходит увеличение прироста бодяка от мая к июню, увеличение его покрытия в августе, большее количество молодой поросли в сентябре (при одинаковом покрытии бодяка в июне с амброзией и без нее). Таким образом, мы видим, что амброзия является достойным противником и для многолетних видов.

Сложнее обстоит дело с пыреем ползучим *Elytrigia repens* Nevsky — видом второй стадии сукцессии. Можно предположить, что всходы пырея мало конкурентоспособны, но со временем, по мере накопления его корневищ в почве, его конкурентная сила резко возрастает. Весной побеги пырея появляются рано и при высокой плотности являются достаточно сильными эдификаторами. Важную роль играет ветошь пырея на некосимых участках, во-первых, сильно затемняющая почву, а во-вторых, обладающая аллелопатической активностью (Райс, 1978). Кроме того, пырей сильно обедняет почву, вынося из нее много азота, фосфора и калия (Рожевиц, 1937). Все вышесказанное свидетельствует о том, что пырей — сильный эдификатор. Важной особенностью пырея является то, что он не уменьшает своего обилия к концу лета—осени, т. е. к тому времени, на которое приходится пик биомассы амброзии. В этом его существенное отличие от бодяка. Таким образом, разделения ниш во времени у амброзии и пырея не происходит. Поэтому, если внутри клонов бодяка амброзия может существовать в небольшом обилии, то в старом клоне пырея ее практически нет. Возраст клона пырея имеет решающее значение для исхода конкурентных отношений между ним и амброзией. Ход роста амброзии и пырея по месяцам приведен на рис. 7, А, Б. Кривые роста пырея при разном обилии амброзии различной высоты и поврежденности сходны: на рис., А амброзия имеет покрытие в среднем 40 %,

Т а б л и ц а 4

Взаимоотношения амброзии и пырея на фоне действия листопада

Растения	Месяцы			
	май	июнь	август	сентябрь
Амброзия				
Проективное покрытие	1.0±0.00	40.0±4.00	39.2±4.80	32.20±4.40
Поврежденность		3.5—5 баллов		
Высота		20—25 см		
Пырей				
Проективное покрытие	7.70±1.50	35.10±4.10	40.10±11.1	62.60±5.70
Амброзия				
Проективное покрытие	18.20±1.20	57.10±3.00	68.80±2.50	49.40±2.40
Поврежденность		+—1 балл		
Высота		35—60 см		
Пырей				
Проективное покрытие	23.82±5.23	45.90±8.01	48.78±9.44	59.90±9.54

Пр и м е ч а н и е Проективное покрытие в %.

высоту 20—25 см, поврежденность 3.5—5 баллов, а на рис., Б — 60 %, 35—60 см при поврежденности 1 балл, хотя прирост пырея от мая к июню при уменьшении давления амброзии больше. Средние значения покрытия амброзии и пырея приведены в табл. 4. Так, если на ранних этапах сукцессии амброзия и пырей находятся в конкурентных отношениях, то на более поздних происходит практически одностороннее подавление амброзии внутри старых клонов пырея.

ВЫВОДЫ

Таким образом, листоед вызывает флуктуацию в пределах первой стадии сукцессии: вместо амброзии на первой стадии господствуют обычные участники этой стадии — мелколепестник канадский, латук компасный, морковь дикая. Листоед нормализует ход сукцессии, вводя его в русло, существовавшее до прихода амброзии.

Учитывая высокую конкурентную силу амброзии и отсутствие у нее естественных врагов в Евразии, можно предположить, что она сильнее аборигенных однолетников воздействует на виды второй стадии, несколько задерживая ее наступление.

Что касается времени наступления второй стадии, то, вероятно, происходит некоторое ускорение за счет снятия конкурентных отношений между амброзией и пыреем. Этот вопрос требует дальнейших исследований.

Со временем по мере внедрения листоеда и других интродуцируемых фитофагов в растительные группировки под их воздействием и при помощи растений-конкурентов произойдет снижение фитоценотической роли амброзии.

ЛИТЕРАТУРА

- Ковалев О. В. Биологическая борьба с сорными растениями в СССР // Состояние интродукции и акклиматизации перспективных энтомофагов, акарифагов и фитофагов важнейших вредителей и сорняков в странах — членах ВПС/МОББ. Киев, 1979. С. 55—58.
- Ковалев О. В. Опыт и некоторые итоги биологического метода борьбы с заносными сорняками на примере подавления амброзий // Общая энтомология. Л., 1986. С. 153—156. (Тр. ВЭО; Т. 68).
- Ковалев О. В., Вечернин В. В. Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзиевого листоеда *Zygotogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтотомол. обозрение. 1986. Т. 65, вып. 1. С. 21—38.
- Ковалев О. В., Резник С. Я., Виноградова Е. Б. Методические указания по расселению и производственным испытаниям амброзиевых листоедов рода *Zygotogramma* в биологической борьбе с амброзиями полыннолистной и многолетней. Л., 1966. 28 с.
- Райс Л. Аллелопатия. М., 1978. 392 с.
- Рожевиц Р. Ю. Злаки. М.; Л., 1937. 638 с.
- Семенова-Тян-Шанская А. М. Восстановление растительности на степных залежах в связи с вопросом о «порождении» видов // Ботан. журн. 1953. Т. 38, № 6. С. 862—873.
- Bazzaz F. A. Ecophysiology of *Ambrosia artemisiifolia*: a successional dominant // Ecology. 1974. Vol. 55, N 1. P. 112—119.
- Bazzaz F. A. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in south Illinois // Ecology. 1975. Vol. 56, N 2. P. 485—488.
- Keever C. Causes of succession in old field of the Piedmont, North Carolina // Ecol. Monogr. 1950. Vol. 20, N 3. P. 229—250.
- Keever C. Mechanism of plant succession on old fields of Lancaster County, Pennsylvania // Bull. Torrey Bot. Club. 1979. Vol. 106, N 4. P. 299—308.
- Parrish J. A., Bazzaz F. A. Underground niche separation in succession plants // Ecology. 1976. Vol. 57, N 6. P. 1281—1288.
- Pickett S. T. A. Population patterns through twenty years of old field succession // Vegetatio. 1982. Vol. 49, N 1. P. 45—59.
- Pinder J. E. Effect of species removal on an old-field plant community // Ecology. 1975. Vol. 56, N 3. P. 747—751.
- Quarterman E. Early plant succession on abandoned crop land in the Central Basin of Tennessee // Ecology. 1957. Vol. 38, N 3. P. 300—309.
- Raynal D. J., Bazzaz F. A. Interference of winter annuals with *Ambrosia artemisiifolia* L. in early successional fields // Ecology. 1975. Vol. 56, N 1. P. 35—49.

- Tramer E. J. The regulation of plant species diversity on an early old-field // Ecology. 1975. Vol. 56, N 4. P. 905—914.
- Willemssen R. W., Rice E. L. Mechanism of seed dormancy in *Ambrosia artemisiifolia* // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 59, N 3. P. 248—257.

S U M M A R Y

Influence of the ragweed beetle on vegetation groups' dynamic processes owing to its acclimatization for the biological control of the common ragweed has been studied. Phytocoenotic significance of ragweed in strata succession on the territory of the USSR and North America is compared. Implantation of ragweed into vegetation groups on the territory of the USSR has significant effect on the first stage of succession and delays coming of the second stage. Decline in ragweed quantity permits to increase planned covering of plant species of the first and second stages of succession. Ragweed beetle normalizes succession development leading in to the condition that existed before ragweed appearance.

**ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ АМБРОЗИИ ПОЛЫННОЛИСТНОЙ
(*AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L., ASTERACEAE)
С НЕКОТОРЫМИ СОРНЫМИ И КУЛЬТУРНЫМИ ВИДАМИ**

В. С. Ипатов, В. Х. Сивушкова, А. Б. Ястребов

Проблема изучения амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) с целью изыскания метода борьбы с ней для ряда районов нашей страны стоит сейчас очень остро. Занесенная к нам из Северной Америки в начале XX в. амброзия широко распространилась по югу нашей страны: она встречается во всех южных краях и областях РСФСР, на юге Украины, в Абхазии, Аджарии, в Алма-Атинской области и в Приморском крае. По-видимому, она распространится по всем районам, где условия местообитания соответствуют ее экологическим требованиям. Наибольшая опасность грозит сейчас Молдавии, Армении, югу Казахстана, орошаемым районам Средней Азии. Продвижение на север лимитируется, очевидно, температурным режимом, а не длиной дня, как считалось ранее (Справочник. . ., 1970), поскольку в условиях Ленинграда в теплицах амброзия прекрасно развивается, достигая цветения. В природных условиях амброзия не проникает на север дальше 50° с. ш. (Справочник. . ., 1970).

Внедрение амброзии полыннолистной в растительные группировки нашей страны поставило вопрос о влиянии адвентивного сорняка на ход сукцессионных процессов на залежах. Изучение роли видов в сукцессии можно производить как прямо, описывая год за годом изменение растительности на залежи, так и косвенно, через понимание фитоценотической значимости видов. Два этих пути, взаимно дополняя друг друга, позволяют объективно оценивать ход залежных сукцессий с участием амброзии. Подобная работа производилась на опытных участках Зоологического института АН СССР в Ставропольском крае в составе комплексной экспедиции по разработке биологической борьбы с амброзией под руководством О. В. Ковалева.

Амброзия полыннолистная является однолетним яровым сорняком, засоряет все полевые культуры, огороды, сенокосы, пастбища, лесополосы и т. п. Особенно быстро поселяется по обочинам дорог, вдоль канав, насыпей. Максимального развития амброзия достигает на нарушенных незадерненных участках с разреженным растительным покровом. Подобные условия характерны для полей с пропашными культурами (овощи, кукуруза). Обильно разрастается амброзия и после уборки зерновых (по жнивью). Чем же так опасна амброзия, почему вопрос об этом сорном растении ставится особо?

История борьбы с сорняками насчитывает уже тысячи лет. За это время человек выработал целый ряд методов борьбы, среди которых есть как искусственные (агротехника), так и естественные (использование конкуренции со стороны культурных растений, влияние естественных врагов сорных растений). Эти три фактора позволяют человеку ограничивать неудержимое развитие сорных растений. Амброзия же, попав биологически недавно на другой континент, не сдерживаемая уздой естественных врагов, с триумфом прошествовала по всей Европе и шествует по нашей стране. Итак, отсутствие естественных врагов и недостаточная борьба с помощью агротехники позволили амброзии столь широко и обильно распространиться по стране. И с полным правом можно сказать, что на юге нашей страны свирепствует «амброзиевая чума». Опасность амброзии заключается не только в том, что она, обильно развиваясь в посевах, значительно снижает урожай (иногда уничтожая его полностью), но и в том, что пыльца амброзии является аллергеном для 10 % людей, вызывая так называемую «осеннюю лихорадку».

Широкому распространению амброзии способствует также высокая биологическая пластичность этого сорного растения, выражающаяся в следующих ее особенностях.

1. Для амброзии характерна очень высокая семенная продуктивность (в среднем хорошо развитые экземпляры дают 30—40 тыс. семян, а отдельные до 80—100 тыс.) (Справочник. . ., 1970). Кроме того, семена молочной и восковой спелости могут созревать и давать полноценные всходы (Васильев, 1958). В связи с этим запасы семян в почве очень велики (до 26 тыс./м²) (Справочник. . ., 1970).

2. Развитие мощной корневой системы позволяет амброзии активно использовать влагу и питательные вещества из почвы, при этом ее корни могут достигать горизонтов, расположенных на глубине до 3.5 м (Макодзеба, 1955).

3. Амброзия способна выносить длительное подтопление, образуя при этом придаточные корни.

4. Амброзия способна отрастать после многочисленных скашиваний, что позволяет ей бурно развиваться после уборки сена и хлебов при отсутствии конкуренции со стороны других растений.

5. Высокая пластичность взрослых особей амброзии дополняется высокой пластичностью всходов, выражающейся в следующем: всходы адаптированы к большой освещенности, обеспечивающей им максимальную активность фотосинтеза; к большому интервалу температур; к низким водным потенциалам, позволяющим всходам нормально существовать при недостатке влаги (Bazzaz, 1974).

6. Амброзия содержит горькие вещества и эфирные масла, что позволяет ей аллелопатически подавлять другие растения (Марьюшкина, 1982).

Таким образом, амброзия благодаря своей высокой биологической пластичности и отсутствию естественных врагов широко внедрилась в естественные и искусственные растительные группировки.

Исследования по изучению фитоценотической роли амброзии в различных ценозах проводились в окрестностях Ставрополя на опытном участке, представляющем собой свежую залежь после зерновых культур, на более старых залежах, а также в культурных фитоценозах. Проводились геоботанические описания площадок 0.25 м², расположенных вдоль трансект, проходящих через пятна амброзии и других сорных видов. На площадках учитывалось общее покрытие растений, покрытие амброзии и других видов, высота амброзии. Площадки на трансектах либо непосредственно граничат друг с другом, либо разделяются интервалом в 2 м в зависимости от размеров пятен описываемых участков. Длина трансект также варьировала (от десятков метров до сотен). Всего было описано около 2000 площадок, в обработку пошла только часть. Кроме того, проводились исследования закономерностей распределения биомассы амброзии и других сорных видов по высоте. Для этого вдоль коротких трансект на площадках 0.25 м² брались укосы, в которых разделялись амброзия и виды-конкуренты, измерялась их биомасса, численность, для амброзии — высота. Впоследствии эти совокупности особей разрезались на 10-сантиметровые фрагменты по высоте и взвешивались. Осенью в пятнах различных растений были собраны семена амброзии для сравнения силы влияния различных видов на семенную продуктивность амброзии. Всего было взято 100 проб на семенную продуктивность. Обработка материала проводилась при помощи корреляционного анализа (подсчитывалось значение квадрата корреляционного отношения).

Перейдем к рассмотрению полученных результатов. В районе, где проводились исследования, амброзия наиболее обильно встречается на свежих залежах, достигая проективного покрытия 80—100 %, при этом аборигенным сорнякам (моркови дикой — *Daucus carota* L., бодяку полевому — *Cirsium arvense* (L.) Scop., синяку обыкновенному — *Echium vulgare* L.) позволяет лишь образовывать небольшие куртины, прочие же мелкие сорняки (дымянка Шлейхера — *Fumaria Schleicheri* Soy.-Willem., вероника блестящая — *Veronica polita* Fries., горец птичий — *Polygonum aviculare* L., репеда желтая — *Reseda lutea* L.)

довольствуются местом под пологом амброзии, где, впрочем, они себя довольно хорошо чувствуют. Помимо свежих залежей амброзия достигает максимального развития на оросителях, вырастая выше человеческого роста, а также вдоль дорог. Здесь с ней могут содоминировать бурьянные виды, развивающие большую биомассу (латук компасный — *Lactuca serriola* L., полыни обыкновенная и горькая — *Artemisia vulgaris* L., *A. absinthium* L., дурнишник обыкновенный — *Xanthium strumarium* L.).

На участках с многолетней дерниной амброзия также присутствует, но покрытие ее здесь мало (10—30%), а высота невелика (5—15 см). На лугах с постоянным нарушением (антропогенные нагрузки, выпас скота) амброзия развивается обильнее, причем размеры особей малы, а плотность велика. На старых залежах, удаленных от источников амброзии, она вообще исчезает. Таким образом, амброзия обладает гибкой тактикой поведения: если в оптимальных условиях — на нарушенном субстрате — она ведет себя как эксплерент (активно захватывает большие территории и достигает максимального развития), то в неблагоприятных условиях — на старых залежах — она ведет себя как пациент (при небольшом обилии, с малым количеством семян, она все же постоянно воспроизводится в данном ценозе). Гибкость тактики подтверждает тот факт, что при нарушении старой залежи амброзия дает вспышку развития, переходя таким образом от терпеливого пациента к господствующему эксплеренту. Все это позволяет амброзии давать семена в различных фитоценологических условиях и постоянно поддерживаться в различных растительных группировках.

Наши исследования фитоценологических связей амброзии проводились на залежи первого года после зерновых. Основной фон растительности давала амброзия разного обилия и довольно крупные пятна бодяка полевого. Небольшие пятна давали василек синий (*Centaurea cyanus* L.), осот колючий (*Sonchus asper* (L.) Hill.), чина клубневая (*Lathyrus tuberosus* L.). В небольшом обилии, но постоянно, встречались марь белая (*Chenopodium album* L.), щирица запрокинутая (*Amaranthus retroflexus* L.), щетинник зеленый (*Setaria viridis* P. P.) и др. Как уже говорилось, при математической обработке подсчитывалось значение квадрата корреляционного отношения между покрытием амброзии и покрытием других видов по следующей формуле:

$$\eta^2 = \frac{C_x}{C_y} \quad \begin{aligned} C_x &= \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^k (x_{ij} - \bar{x}_j)^2 \cdot n_j \\ C_y &= \sum_{i=1}^n (x_{ij} - \bar{x})^2 \end{aligned}$$

где C_x — межгрупповая дисперсия, C_y — случайная дисперсия, \bar{x} — общее среднее, \bar{x}_j — групповое среднее, n_j — число членов в группе. Достоверность связей проверялась при помощи критерия Фишера

$$F = \frac{\eta^2}{2 - \eta^2} \cdot \frac{n - a}{a - 1},$$

где n — общая выборка, a — число групп. Для анализа были взяты наиболее обильные виды — конкуренты амброзии, а также малообильные константные виды. Результаты анализа представлены в табл. 1.

Для ряда видов была обнаружена положительная связь с амброзией: т. е. с увеличением покрытия амброзии увеличивалось покрытие этих видов. Речь идет о следующих видах: ярутка полевая (*Thlaspi arvense* L.), горицвет летний (*Adonis aestivalis* L.), дымянка Шлейхера (*Fumaria Schleicheri*), горчица полевая (*Sinapis arvensis* L.). Типичная линия регрессии приведена

Значения квадратов корреляционных отношений (η^2) для связей между покрытиями сорных видов для свежей залежи

	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	<i>Cirsium arvense</i>	<i>Elytrigia repens</i>	<i>Matricaria perforata</i>
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>		(—) 0.22	(—) 0.19	(—) 0.12
<i>Cirsium arvense</i>	(—) 0.27			
<i>Elytrigia repens</i>	(—) 0.14			(—) 0.56
<i>Matricaria perforata</i>	(—) 0.02		(—) 0.37	
<i>Chenopodium album</i>	(+) 0.05	(—) 0.11		
<i>Thlaspi arvense</i>	(+) 0.04	(—) 0.13		
<i>Fumaria Schleicheri</i>	(+) 0.06	(—) 0.06		
<i>Sonchus asper</i>	(+) 0.07	(—) 0.13		
<i>Centaurea cyanus</i>	(+) 0.03	(—) 0.04		
Суммарное покрытие видов на площадке	(—) 0.12			

Примечание. Здесь и в табл. 2 достоверные связи подчеркнуты, знаки устанавливались на основании линий регрессии.

на рис. 1. Видно, что связь положительная, хотя и не слишком сильная. Вряд ли амброзия — сильный эдификатор и конкурент — создает благоприятные условия для указанных видов. Скорее всего, амброзия и эти виды имеют сходные экологические требования и сходную биологию. И действительно, данные виды, как и амброзия, являются видами первой стадии залежной сукцессии, все они предпочитают рыхлую незадерненную почву. Какие же механизмы позволяют указанным видам нормально существовать даже при большом обилии амброзии? Во-первых, здесь может быть общее объяснение: сорные растения в течение всей своей истории были вынуждены приспосабливаться к сосуществованию с культурными растениями, эксплорентами по воле человека. Для них амброзия — аналог культурных эксплорентов и поэтому привычный враг. Благодаря тактике пациентов сорные растения могут успешно развиваться как в густых посевах культурных видов, так и в зарослях амброзии. Во-вторых, такие виды, как вероника плющелистная (*Veronica hederifolia* L.), *Fumaria Schleicheri*, *Adonis aestivalis* имеют дополнительный механизм защиты, позволяющий им избежать влияния амброзии. Этим механизмом является эфемерность. Ранневесеннее развитие (май—июнь) позволяет указанным видам закончить вегетацию до времени максимального развития амброзии (июль—август).

При анализе были выявлены виды, «безразличные» к обилию амброзии. Объяснение нейтральной реакции на амброзию кроется в биологии этих видов. Виды — лианы (вьюнок полевой — *Convolvulus arvensis* L., подмаренник цепкий — *Galium spurium* L.) мало конкурируют с амброзией за свет, и поэтому их обилие практически не зависит от обилия амброзии. Виды, имеющие озимые и зимующие формы (василек синий — *Centaurea cyanus*, ромашкапахучая — *Matricaria perforata* Mèrat., ярутка полевая — *Thlaspi arvense*, пастушья сумка — *Capsella bursa-pastoris* L.), появляются весной из-под снега уже в виде розеток или даже целых растений, быстро развиваются, опережая медленно растущую весной амброзию, и поэтому мало от нее зависят. Этим же объясняется сильное угнетение амброзии озимыми хлебами. Подавляя чувствительные к свету всходы амброзии, озимые заглушают их, сводя обилие амброзии к минимуму.

Но, несмотря на положительные и нейтральные связи амброзии с указанными видами, в целом она отрицательно влияет на суммарное покрытие видов на площадке (табл. 1). Вероятно, роль указанных видов в сукцессионных процессах будет невелика, так как при большом обилии амброзии эти виды будут лишь наполнителями, способными сосуществовать с амброзией в небольшом

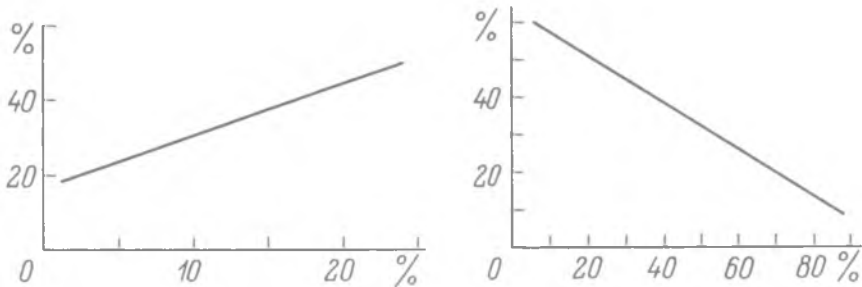


Рис. 1. Связь между проективным покрытием амброзии и дымянки Шлейхера.

По оси абсцисс — проективное покрытие дымянки, по оси ординат — проективное покрытие амброзии.

Рис. 2. Зависимость проективного покрытия амброзии от проективного покрытия бодяка.

По оси абсцисс — проективное покрытие бодяка, по оси ординат — проективное покрытие амброзии.

обилии и развиваться в массе только при ее отсутствии. Анализ положительных и нейтральных связей амброзии показал, что механизмами, позволяющими противостоять амброзии, являются 1) эфемерность, 2) наличие озимых и зимующих форм.

Перейдем теперь к рассмотрению видов, вступающих с амброзией в сложную и часто неоднозначную борьбу. Это виды, дающие отрицательные связи с проективным покрытием амброзии: бодяк полевой, ромашка непахучая и пырей ползучий.

Что касается ромашки, то она конкурентоспособна по отношению к амброзии только на залежи второго года, где дает зимующие формы, в меньшей степени зависящие от однолетней амброзии. Механизм взаимоотношений амброзии с видами, имеющими озимые и зимующие формы, рассматривался выше. На свежей залежи ромашка угнетается амброзией.

Перейдем к рассмотрению взаимосвязей амброзии с бодяком полевым. На рис. 2 приведена линия регрессии для связи между покрытием бодяка и амброзии. Крутизна наклона линии регрессии, а также высокое значение η^2 свидетельствуют о сильной отрицательной связи между этими видами, т. е. об острой конкурентной борьбе. Кто же оказывает подавляющее действие — амброзия или бодяк? Сравнивая биологию этих двух видов, прежде всего нужно отметить, что если амброзия — однолетний яровой сорняк, то бодяк — много-

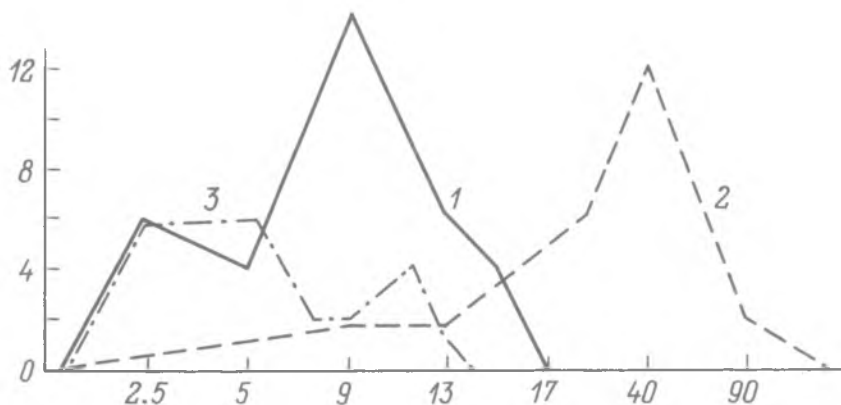


Рис. 3. Семенная продуктивность амброзии в различных растительных группировках.

По оси абсцисс — удельная семенная продуктивность (семян/% проективного покрытия), по оси ординат — встречаемость в пробах. 1 — удельная семенная продуктивность в чистой амброзии, 2 — то же в заросли пырея, 3 — то же в клоне бодяка.

летник. Он растет клонами, каждый год захватывая новые площади. Внутри таких клонов создаются особые микроклиматические условия, в частности наблюдается значительное снижение освещенности. Побеги бодяка от мощных корневищ появляются рано весной и обгоняют в росте всходы амброзии. Кроме этих данных по биологии о большей конкурентной силе бодяка свидетельствуют данные корреляционного анализа (табл. 1): если бодяк отрицательно связан со всеми проанализированными видами, то амброзия с частью из них связана положительно. При движении внутрь клона бодяка уменьшаются плотность амброзии, фитомасса одной особи, а также фитомасса амброзии на площадку (рис. 4). Показательно, что отсутствие бодяка в начале трансекты объясняется не тем, что он подавлен амброзией, а тем, что он здесь еще не вырос (рост клона бодяка идет радиально от центра). Таким образом, угнетение амброзии происходит только внутри клонов, где обилие бодяка велико; при небольшом обилии или по краям клонов амброзия прекрасно развивается, так как в меньшей степени зависит от бодяка.

Интересно воздействие бодяка на семенную продуктивность амброзии. На рис. 3 видно, что внутри пятен амброзии распределение встречаемости различных классов семенной продуктивности близко к нормальному и пик находится в области 9 семян на процент проективного покрытия. В пятнах же бодяка наиболее часто встречаются пробы из 40 семян на процент проективного покрытия, т. е. наблюдается увеличение семенной продуктивности. Вероятно, это объясняется тем, что при больших покрытиях бодяка для амброзии создаются стрессовые условия и как ответ на них амброзия увеличивает производство семян, при меньшем обилии давая больше семян.

При анализе распределения биомассы амброзии и бодяка было выяснено следующее: цилиндрическая форма кроны амброзии в чистой амброзиевой заросли меняется на конусовидную внутри клона бодяка (рис. 5). Это говорит о конкурентной борьбе между амброзией и бодяком, в результате которой амброзии приходится «выгонять» вверх основную часть своей массы в борьбе за свет. Таким образом, кроны амброзии и бодяка комплементарны одна другой, что позволяет полностью использовать жизненное пространство.

Итак, все перечисленные факты говорят о подавляющем влиянии бодяка на амброзию: бодяк образует верхний господствующий ярус, а амброзия оказывается в нижнем угнетенном ярусе.

Следующий вид, с которым амброзия связана отрицательно, — это пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski), вид следующей стадии сукцессии. После бурьянистой стадии, для которой характерно развитие таких видов, как *Ambrosia artemisiifolia*, *Centaurea cyanus*, *Lactuca serriola*, *Chenopodium album* и др., постепенно наступает стадия господства длиннокорневищных злаков, к которым и относится пырей. Обычно, постепенно разрастаясь, пырей необратимо вытесняет однолетние виды. Это связано с большим количеством корневищ, пронизывающих почву в слое 5—10 см, с ранним появлением побегов весной и обычно с высокой плотностью этих побегов. Все это позволяет пырею успешно конкурировать с однолетними видами, к которым относятся и исследуемые амброзия и ромашка непахучая, что подтверждается рядом полученных нами данных. Во-первых, это данные корреляционного анализа: обнаружена достаточно сильная отрицательная связь между покрытием пырея и амброзии, пырея и ромашки (табл. 1). Линии регрессии для связей пырей—амброзия и пырей—ромашка приведены на рис. 6. При движении в глубь заросли пырея постепенно падает проективное покрытие, общая биомасса и биомасса одной особи амброзии. Причем масса одной особи пырея при этом увеличивалась. Все это говорит о том, что фитоценотическое положение амброзии при движении в пырей ухудшается. Это подтверждают и данные по семенной продуктивности амброзии (рис. 3). Как видно на рисунке, наиболее часто встречаются пробы с небольшим количеством семян (2—5 семян на процент проективного покрытия). Здесь мы уже не наблюда-

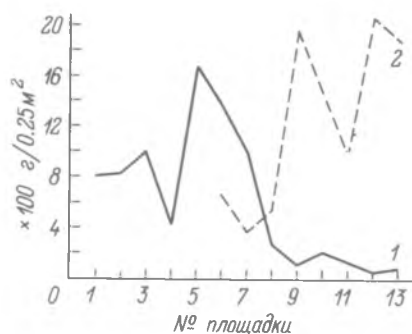
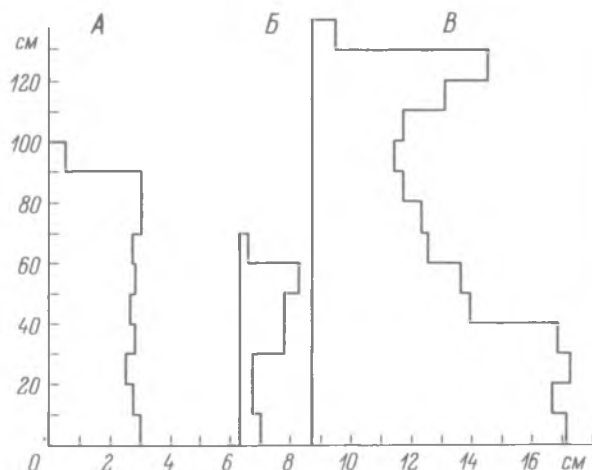


Рис. 4. Изменение фитомассы амброзии и бодяка при движении в глубину клона бодяка.

По оси абсцисс — площадка транsekты, по оси ординат — фитомасса на площадку. 1 — фитомасса амброзии, 2 — фитомасса бодяка.

Рис. 5. Распределение фитомассы амброзии и бодяка на площадке по высоте.

По оси абсцисс — 1 см соответствует 2 г фитомассы в слое 10 см, по оси ординат — высота. А — распределение фитомассы амброзии по высоте в чистой заросли, Б — распределение фитомассы амброзии по высоте внутри клона бодяка, В — распределение фитомассы бодяка по высоте внутри собственного клона.



даем «стрессового» увеличения количества семян. Видимо, конкуренция со стороны пырея сильнее, чем со стороны бодяка. Возможно, что речь идет не о конкуренции, а об одностороннем подавлении амброзии пыреем (по крайней мере в глубине массива пырея). Любопытно, что изменяется не только количественный характер конкуренции, но и качественный. Если в конкуренции с бодяком главный фактор — свет (о чем говорит «комплемментарность» крон), то в конкуренции с пыреем — питательные вещества и воздух. Об этом свидетельствует наложение максимумов биомасс амброзии и пырея внутри клона пырея (рис. 7), т. е. не происходит выгона биомассы наверх, как в бодяке. Размеры особой амброзии закономерно уменьшаются при движении из чистой амброзиевой заросли (70—80 см) внутри клона бодяка (50—60 см) и в заросль пырея (20—30 см). Это показано на графике распределения амброзии по грациям высот (рис. 8). Наименьшая высота амброзии в пырее свидетельствует о наиболее сильном воздействии его на амброзию. Интересно, что в группировках с пыреем амброзия и ромашка дают положительную связь ($\eta^2=0.55$) друг с другом, и обе, конечно же, отрицательную связь с пыреем. Следовательно, отношения однолетних видов находятся под сильным влиянием многолетнего пырея, т. е. пырей — главный фактор во взаимоотношениях этих трех видов. Любопытно, что при движении в глубину клона пырея быстрее исчезает ромашка, чем амброзия, что свидетельствует о большей конкурентной силе амброзии. Таким образом, противостоять амброзии позволяет еще один механизм — это многолетность.

В агрофитоценозах (пшеничном и ячменном полях) проводилось исследование влияния зерновых культур (пшеницы твердой *Triticum durum* Desf. и ячменя обыкновенного *Hordeum vulgare* L.) на амброзию и бодяк. Анализ описаний дал результаты, занесенные в табл. 2. Обнаружено отрицательное влияние

культурных злаков на указанные сорняки. При большой плотности злаков оба сорняка исчезают и могут давать всплески обилия только в просветах, где на первый план выходит конкуренция между сорняками. При отсутствии бодяка в просветах амброзия может достигать покрытия 30—35 %, при двойном же прессинге (злаков и бодяка) покрытие амброзии падает до 1—5 %. Любопытно, что степень угнетения бодяка меньше, чем степень угнетения амброзии. Об этом свидетельствует большее покрытие бодяка и то, что он более чутко реагирует на изменение обилия злаков (в очень маленьких просветах он увеличивает свое покрытие, а покрытие амброзии остается неизменным). Вероятно, это связано с многолетностью бодяка и ранней всхожестью весной.

Механизм подавления амброзии озимыми растениями рассматривался ранее. Таким образом, плотный посев озимых злаков позволяет свести обилие амброзии к минимуму.

Проведенный анализ фитоценологических связей между сорными растениями позволил выделить главных конкурентов амброзии: на свежей залежи — бодяк полевой, на залежи второго года — ромашка непахучая, на более старых залежах — пырей ползучий, в агрофитоценозах — озимые злаки.

Рис. 6. Зависимость проективного покрытия амброзии и ромашки от проективного покрытия пырея.

По оси абсцисс — проективное покрытие пырея, по оси ординат — проективное покрытие амброзии и ромашки. 1 — проективное покрытие амброзии, 2 — проективное покрытие ромашки.

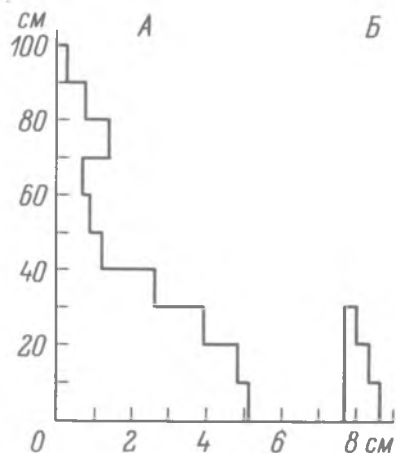
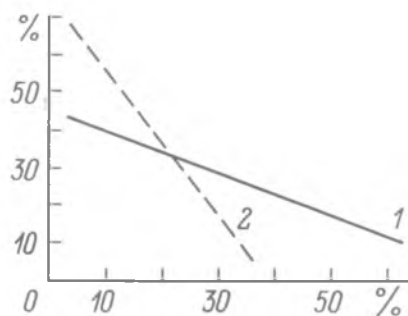


Рис. 7. Изменение фитомассы амброзии и пырея по высоте.

По оси абсцисс — 1 см соответствует 2 г фитомассы в слое 10 см, по оси ординат — высота. А — изменение фитомассы амброзии по высоте в заросли пырея, Б — изменение фитомассы пырея по высоте в собственной заросли.

Рис. 8. Распределение особей амброзии по грациям высот в различных растительных группировках.

По оси абсцисс — градации высот особей амброзии, по оси ординат — встречаемость. 1 — распределение амброзии по грациям высот в чистой амброзии, 2 — то же в клоне бодяка, 3 — то же в заросли пырея.

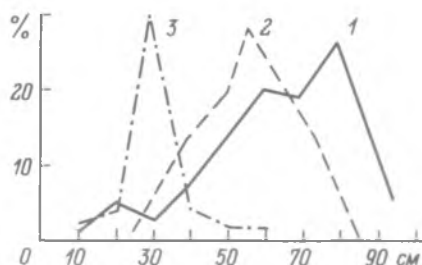


Таблица 2

Значения квадратов корреляционных отношений (η^2) в агрофитоценозах

	<i>Hordeum vulgare</i>	<i>Triticum durum</i>
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	(-) 0.05	(-) 0.10
<i>Cirsium arvense</i>	(-) 0.28	0.01

Из всего вышесказанного можно сделать следующие выводы.

1. В районе, где проводились исследования, амброзия наиболее обильно развивалась на участках с нарушенным субстратом (свежих залежах, обочинах дорог и т. п.), в небольшом обилии она встречалась на участках с многолетней дерниной (лугах, пастбищах и т. п.).

2. Амброзия — наиболее сильный эксплент из всех однолетних сорных растений в наших условиях; без посторонних вмешательств ни одно из них не способно подавить амброзию.

3. Конкурентоспособны по отношению к амброзии и способны с ней содоминировать и подавлять ее виды-однолетники, имеющие озимые и зимующие формы, и многолетние виды.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев Д. С. Амброзия полыннолистная и меры борьбы с ней. Краснодар, 1958. 88 с.
 Макодзоба И. А. Амброзия полыннолистная и меры борьбы с ней. М., 1955. 64 с.
 Марьюшкина В. Я. Аллелопатический потенциал амброзии полыннолистной // Докл. АН УССР. Сер. 5. 1982. № 3. С. 69—71.
 Справочник по карантинным и другим опасным вредителям, болезням и сорным растениям. М., 1970. 240 с.
 Bazzaz F. A. Ecophysiology of *Ambrosia artemisiifolia*: a successional dominant // Ecology. 1974. Vol. 55, N 1. P. 112—119.

SUMMARY

Problems of coenotic correlations of common ragweed with some other weeds and cultivated species are discussed. Biological peculiarities permitting its stable development in various groups are given. Different correlations of common ragweed with various biological species are described using correlation analysis. Mechanism permitting species to avoid dominant influence of the common ragweed is determined. Analysis of various dominant influences on the seed production of common ragweed and on distribution of its biomass depending on height is made.

АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ВИДОВ,
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ КОРНЕВИЩНОЙ СТАДИИ ЗАЛЕЖНОЙ СУКЦЕССИИ

В. Я. Марьюшкина, О. В. Ковалев

Антропогенное влияние существенно изменяет облик растительности. В связи с этим получает распространение сорная, так называемая рудеральная растительность, в которой все более значительное место занимают адвентивные виды. Причину всплеск распространения адвентивных видов прежде всего следует искать в отсутствии естественных трофических связей между этими видами и местной фауной. Численность некоторых видов возрастает порой очень быстро. Например, в 1918 г. ботаником С. Г. Колмаковым в окрестностях Ставрополя были обнаружены небольшие очаги карантинного сорняка амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L., сем. Asteraceae Juss.) (Фисюнов, 1974). Обнаруживали отдельные очаги сорняка и на территории Украины (Котов, 1934; Артемчук, Березовский, 1939), и в окрестностях Алма-Аты (Рубцов, 1937).

К настоящему времени массовое распространение амброзии полыннолистной приняло характер бедствия. Занимая самые плодородные земли степной зоны РСФСР и УССР, она наносит значительный ущерб сельскому хозяйству и здоровью людей (Котт, 1953; Акопов, Остроумов, 1967; Протопопова, 1973; Адо, 1978). Для снижения ее численности применяют агротехнические и химические меры борьбы (Васильев, 1970; Козенко, 1974; Barbour, Meade, 1981); на непахотных угодьях предложено создавать искусственные травостои из многолетних трав, культурных (Марьюшкина, 1983) и дикорастущих (Дзыбов, 1981). Но все же наиболее существенным методом подавления сорняка является применение его олигофагов. Значительная работа по подбору специфических узкоспециализированных вредителей амброзии полыннолистной была проведена О. В. Ковалевым (Ковалев, 1971; Ковалев, 1973; Ковалев, Медведев, 1983). В результате этой работы в Ставропольском крае акклиматизирован североамериканский вид — амброзиевый полосатый листоед (*Zygomma suturalis* F., Coleoptera, Chrysomelidae). Установлено, что при уничтожении жуком амброзии полыннолистной начинается быстрое восстановление аборигенной растительности, ускоряется процесс демутации залежей (Ковалев, 1986).

Мы предположили, что в основе этого процесса лежит, с одной стороны, освобождение жизненного пространства и заполнение свободных экологических ниш другими видами растений, с другой — аллелопатическое влияние этих видов на ослабленную жуком амброзию, что ускоряет выпадение ее из травостоя.

Однако, чтобы проверить это, необходимо провести предварительную оценку аллелопатической активности этих видов в динамике на протяжении вегетационного периода. Для анализа были взяты наиболее распространенные в бывших очагах амброзии двулетние и многолетние виды: морковь дикая (*Daucus carota* L.), лопух паутинистый (*Arctium tomentosum* Mill.), пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski), тысячелистник благородный (*Achillea nobilis* R.), бодяк седой (*Cirsium incanum* Fisch.), зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum* L.), цикорий дикий (*Cichorium intybus* L.).

Оценку аллелопатической активности указанных видов проводили на кресс-салате по методу А. М. Гродзинского (1965). В результате анализа было установлено, что двулетние виды (морковь дикая и лопух паутинистый) в целом обладают более низкой аллелопатической активностью, чем многолетники. В динамике аллелопатическая активность корней двулетников также существенно отличалась от таковой у многолетних видов (рис. 1). Если в корнях многолетников в течение вегетационного периода происходило накоп-

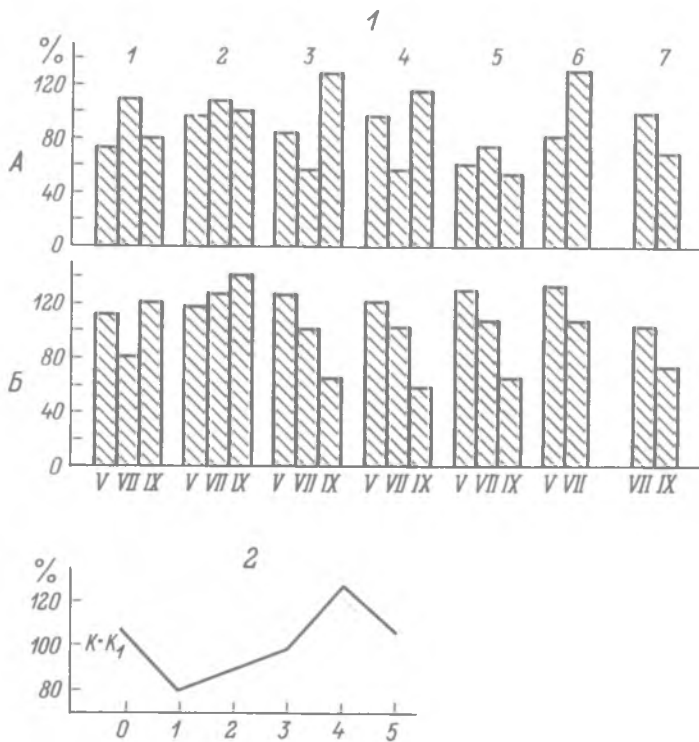


Рис. 1. Динамика аллелопатической активности двулетних и многолетних видов, сменяющих амброзию полыннолистную в процессе сукцессии.

По горизонтали — месяцы, по вертикали — прирост корней кресс-салата в % к контролю. А — надземная часть, Б — корни. Двулетники: 1 — морковь дикая, 2 — лопух паутинистый; многолетники: 3 — пырей ползучий, 4 — тысячелистник благородный, 5 — бодяк седей, 6 — зверобой продырявленный, 7 — цикорий дикий.

Рис. 2. Аллелопатическая активность почвы из-под амброзии полыннолистной разной степени поврежденности амброзиевым листоедом.

По оси абсцисс — балл поврежденности, по оси ординат — прирост корней кресс-салата в % к контролю. К — контроль (вода), К₁ — контроль (почва, отобранная на паровой площади).

ление колинов, то у двулетников к осени вытяжки из корней обладали стимулирующим эффектом. Скорее всего, это связано с завершением двулетними растениями большого жизненного цикла и расходом питательных веществ, накопленных в корне, на образование семян. Многолетние виды обладают более высокой аллелопатической активностью. Отмечено в опытах возрастание уровня колинов в корнях и корневищах обусловлено, вероятно, накоплением запасных веществ в течение вегетационного периода в этих органах, что необходимо для успешной перезимовки.

Следовательно, в процессе замещения амброзии полыннолистной двулетними и многолетними видами определенную роль играет, с одной стороны, снижение уровня колинов амброзии в почве (рис. 2), а с другой — отсутствие вспашки, которая создает идеальные условия для этого сорняка и препятствует развитию двулетников и многолетников. Растительные выделения последних играют, вероятно, подчиненную роль в подавлении амброзии полыннолистной.

ЛИТЕРАТУРА

- Адо А. Д. Общая аллергология. М., 1978. 462 с.
- Акопов И. Э., Остроумов А. И. Амброзия — враг человека // Здоровье. 1967. № 5. С. 11.
- Артемчук Г. А., Березовский Р. А. До питання про поширення *Ambrosia* в УРСР // Журн. ін-ту ботаніки АН УРСР. 1939. № 20. С. 193—194.
- Васильев Д. С. Рекомендации по борьбе с амброзией полыннолистной. Краснодар, 1970. 21 с.
- Гродзинский А. М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев, 1965. 199 с.
- Дзыбов Д. С. Основы создания поликомпонентных сенокосно-пастбищных фитоценозов // Тез. Всесоюз. совещ. по пробл. агрофитоценологии и агробиогеноценологии. Ижевск, 1981. С. 164—165.
- Ковалев О. В. Фитофаги амброзий (*Ambrosia* L.) в Северной Америке и их использование в биологической борьбе с этими сорняками в СССР // Зоол. журн. 1971. Т. 50, № 2. С. 199—209.
- Ковалев О. В. Применение биологического метода в борьбе с сорными растениями. М., 1973. 32 с.
- Ковалев О. В., Медведев Л. Н. Теоретические основы интродукции амброзиевых листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в СССР для биологической борьбы с амброзией // Энтомол. обозрение. 1983. Т. 62, № 1. С. 17—33.
- Котов М. І. Про поширення нових адвентивних рослин на Україні // Журн. ін-ту ботаніки ВУАН. 1934. Т. 3 (11). С. 99—101.
- Котт С. А. Карантинные сорные растения и борьба с ними. М., 1953. 222 с.
- Марьюшкина В. Я. Агрофитоценологические особенности амброзии полыннолистной и разработка биологического метода борьбы с ней: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Киев, 1983. 22 с.
- Протопопова В. В. Адвентивні рослини лісостепу та степу України. Київ, 1973. 190 с.
- Рубцов Н. И. Амброзия (краткая заметка о находке американского растения в окрестностях Алма-Аты) // Сов. ботаника. 1937. № 1. С. 132.
- Фисюнов О. В. Карантинні бур'яни. Киев, 1974. 114 с.
- Barbour B. M., Meade J. A. The effects of cutting date and height on anthesis of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) // Proc. Amer. Meet. N.-E. Weed Sci. Soc. 1981. Vol. 35. P. 82—86.

SUMMARY

In biotests on cress dynamics of allelopathic activity of species replacing common ragweed during process of stratum succession is studied. Two 2 year old species have been studied (*Daucus carota* L., *Arctium tomentosum* Mill.) and 5 many year species (*Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Achillea nobilis* L., *Cirsium incanum* Fisch., *Hypericum perforatum* L., *Cichorium intybus* L.). It is established that allelopathic activity in 2 year old is lower than in many year old species. Activity of 2 year old root extractions showed decreasing tendency during vegetation period and activity of many year old had increasing tendency. With damaging or destruction of the common ragweed by *Zygogramma suturalis* the process of its replacement by the other species is hastening. Vegetation extractions of this species play, probably, auxiliary role in the biological control of the common ragweed.

НАСЕКОМЫЕ, ОБИТАЮЩИЕ НА АМБРОЗИИ НА ЧЕРНОМОРСКОМ ПОБЕРЕЖЬЕ КAVKAZA

В. Г. Кузнецова, Э. П. Нарчук

Настоящая работа была проделана в связи с большим интересом к проблеме поиска насекомых, способных освоить амброзию в качестве места обитания и кормового растения, с целью ее подавления. Летом 1986 г. в окрестностях ст. Лазаревское Краснодарского края мы провели наблюдения на участке амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia*) за населяющими ее насекомыми. Участок, поросший амброзией, размером около 1 га, расположен на склоне, обращенном на юго-запад. Это открытое пространство, засаженное молодыми растениями пицундской сосны, с понижением в центре, куда ранее сбрасывали мусор. Участок окружен естественным лесом, его площадь заросла сорняками; наибольшее количество амброзии сконцентрировано возле понижения. В 1985 г. О. В. Ковалевым на этот участок был дважды выпущен амброзиевый полосатый листоед *Zygogramma suturalis* F.

Нами на растениях амброзии найдено заметное количество нескольких видов насекомых. Наблюдения и сборы проводились в течение 1,5 месяцев (20 июня, 15, 22, 29 июля и 4 августа). На их основании были выделены виды, которые оказались наиболее постоянными обитателями амброзии. Из растительноядных насекомых — жуки, тли и клопы (по одному виду), из хищников — мухи (1 вид), клопы (3 вида).

Амброзиевый листоед *Z. suturalis* на участке акклиматизировался, успешно перезимовал и размножался. Мы наблюдали 2 генерации листоеда. 20 июня на растениях были обнаружены жуки, яйцекладки и личинки разных возрастов. Численность жуков была 10—15 особей на растение, столько же было личинок. Листья растений были объедены по краям, однако угнетающего воздействия жуков на рост и цветение растений отмечено не было. Листоед располагался очагом в месте наибольшего скопления амброзии. Единичные растения, находящиеся на расстоянии 50 м от основного очага, не были заселены листоедом. 15 июля появились жуки нового поколения, спаривавшиеся на растениях. Кроме того, можно было обнаружить еще куколок предыдущего и кладки яиц нового поколения жуков. К концу наблюдений, 4 августа, численность жуков на амброзии сохранялась на том же уровне. Растения амброзии достигали в высоту 1 м, генеративные органы повреждены не были. Обычно угнетающее воздействие амброзиевого листоеда на растения отмечается при значительно более высокой плотности заселения.

Из других фитофагов на амброзии был обнаружен травяной клоп *Lygus rugulipennis* Poppr. (Miridae). Находки клопов этого вида за весь период наблюдений были единичные, однако регулярные. Этот вид широко распространен по всей территории СССР от южных границ до крайнего севера. Известен как опасный вредитель полевых культур в лесостепной и на юге лесной зон европейской части страны. Отличается широчайшей многоядностью. Вредит, в частности, подсолнечнику (Пучков, 1972), представителю родственной амброзиевым трибы Heliantheae. Наибольший вред причиняет генеративным органам растений. Травяной клоп относится к группе зоофитофагов; способен высасывать яйца насекомых, личинок и взрослых тлей и т. д. В литературе сообщалось о питании *L. rugulipennis* яйцами колорадского жука (Богуш, 1964). Прямых наблюдений за питанием травяного клопа у нас нет. Не исключено, что на амброзии этот вид питается только как хищник — возможно, яйцами амброзиевого листоеда — близкого родственника колорадского жука, сходного с ним по экологическим особенностям и биологии развития.

Интересные наблюдения сделаны нами за тлями, встречающимися на амброзии. 20 июня на отдельных растениях амброзии были обнаружены тли *Macro-*

siphum sp. aff. *avenae* F. (Aphididae, Macrosiphina). На тех же растениях имелись яйцекладки амброзиевого листоеда. Колонии тлей состояли почти исключительно из личинок I—II возрастов. Имелись также крылатые партеногенетические самки этого вида, по-видимому мигранты с других растений. Крылатые особи находились либо вне колоний личинок, либо в них. 15 июля тли были обнаружены почти на каждом растении амброзии; пораженные тлями части были деформированы. При тщательном осмотре были найдены, как и прежде, только личинки I—II возрастов и крылатые мигранты. При следующем осмотре, 22 июля, наблюдалась сходная картина, однако количество личинок было ничтожно мало. 29 июля и 4 августа личинок и крылатых тлей *Macrosiphum* sp. на растениях практически не было. За весь период наблюдений нам не удалось обнаружить в колониях тлей ни бескрылых девственниц, ни личинок старших возрастов. Можно предположить, что тли стали жертвами хищников, которые на амброзии были многочисленными и разнообразными. По наблюдениям от 20 июня и 15 июля, почти каждая колония тлей была заселена хищными личинками двукрылых — на одном растении их насчитывалось от 3 до 7 экземпляров. Взрослые личинки были собраны 15 июля, они окуклились на следующий день, и 19 июля вылетели имаго. Двукрылые оказались мухами-серебрянками из сем. Chamaemyiidae — *Leucopis ninae* Tapas. Этот вид мух широко распространен по югу Палеарктики, включая юг европейской части СССР, Кавказ и Среднюю Азию, к северу — до 50° с. ш. Его личинки характеризуются весьма широкой многоядностью. Отмечено, в частности, их питание за счет 50 видов тлей (среди них — *Macrosiphum avenae*) на покрытосеменных растениях, включая деревья, кустарники и травы (Танасийчук, 1986).

Кроме личинок двукрылых на амброзии были обнаружены 3 вида хищных клопов: *Aptus mirmicoides* (O. Costa), *Nabis pseudoferus* Rem. (Nabidae) и *Orius niger* Wolff. (Anthocoridae). Наиболее многочисленны были личинки *O. niger*: 4 августа их количество было максимальным и достигало 20 экземпляров на отдельных растениях. Перечисленные виды клопов широко распространены и известны как многоядные хищники. В литературе среди их жертв отмечаются тли (Кержнер, Ячевский 1964; Кержнер, 1981). Таким образом, исчезновение тлей на амброзии могло произойти вследствие их уничтожения хищниками.

Возможно, однако, и другое объяснение. Как было отмечено выше, в колониях тлей отсутствовали личинки старших возрастов и взрослые бескрылые девственницы. Создалось впечатление, что тли погибали, не завершая своего развития из-за непригодности для них амброзии в качестве кормового растения. Последнее, в частности, может быть обусловлено биохимическим составом амброзии — наличием у нее специфических сесквитерпеновых лактонов (Маггу, 1970). В этой связи следует подчеркнуть также, что тли, специфичные к амброзии, до сих пор вообще неизвестны (Ковалев, 1971).

Массовое заражение амброзии тлями *Macrosiphum* sp. aff. *avenae* указывает на то, что этот вид активно размножался на каких-то злаках вблизи участка и его мигранты попали на амброзию во время поискового полета. Нельзя исключить, что амброзия обладает известной привлекательностью для тлей этого вида, однако, скорее всего, ее попадание на этот сорняк произошло случайно.

На одном из растений амброзии были найдены также 1 взрослая бескрылая самка и 1 личинка младшего возраста другого вида тлей — *Brachycaudus helichrisi* Kalt. (Aphididae, Anuraphidina). Взрослая самка могла попасть на амброзию с другого растения и отродить здесь личинку. По своим размерам, однако, эта самка едва превосходила личинку. Последнее обстоятельство позволяет предположить, что ее развитие целиком прошло на амброзии, которая оказалась для этого вида тлей столь же малопригодным кормовым растением, как и для *Macrosiphum* sp.

Из литературных источников известно, что виды рода *Macrosiphum* встречаются на амброзии чаще, чем другие тли (Ковалев, 1971). Размножение на этом сорняке тлей *Macrosiphum* sp. отмечено нами впервые. Случай довольно необычный, ибо этот вид известен как вредитель злаков и других однодольных растений (Шапошников, 1964).

Кроме перечисленных видов тлей, клопов и двукрылых было найдено также не менее трех видов кокциnellид и один вид кобылок.

Обследованный участок удобен для проведения на нем наблюдений за энтомофауной амброзии и для экспериментальных исследований. Участок амброзии относительно невелик, расположен вдали от поселка, окружен разнообразной естественной растительностью, не подвергается распашке. Так как в настоящее время вся площадь открытого пространства засажена пицундской сосной, можно предполагать, что не существует опасности нового заноса амброзии на этот участок.

Авторы благодарны специалистам, определившим материал: И. М. Кержнеру (клопы), В. Н. Танасийчуку (двукрылые), А. А. Стекольникову (тли), а также О. В. Ковалеву за интерес к полученным данным и их обсуждение.

ЛИТЕРАТУРА

- Богуш П. П. Хищник колорадского жука // Защита растений от вредителей и болезней. Москва, 1964. № 8. С. 42.
- Кержнер И. М. Полужесткокрылые сем. Nabidae. 1981. 326 с. (Фауна СССР; Т. 13, вып. 2).
- Кержнер И. М., Ячевский Т. Л. Отряд Hemiptera — Полужесткокрылые или клопы // Определитель насекомых европейской части СССР. 1964. Т. 1. С. 655—845.
- Ковалев О. В. Фитофаги амброзии (*Ambrosia* L.) в Северной Америке и их использование в биологической борьбе с этими сорняками в СССР // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 2. С. 199—209.
- Пучков В. Г. Отряд Hemiptera (Heteroptera) — Полужесткокрылые. 2 // Насекомые и клещи — вредители сельскохозяйственных культур. 1972. Т. 1. С. 222—262.
- Танасийчук В. Н. Мухи-серебрянки (Chamaemyiidae). 1986. 335 с. (Фауна СССР; Т. 14, вып. 7).
- Шапошников Г. Х. Подотряд Arhidinea — тли. 2 // Определитель насекомых европейской части СССР. 1964. Т. 1. С. 489—613.
- Mabry F. J. Intraspecific variation of sesquiterpene lactones in *Ambrosia* (Compositae): applications to evolutionary problems at the populational level // Phytochemical phylogeny. London, 1970. P. 269—300.

SUMMARY

Successful acclimatization of *Zygogramma suturalis* beetle in this area contaminated with the common ragweed is found together with plant inhabited by phytophagous (aphids, true bugs) and by predacious (flies, bugs) of the local fauna. Mass settling of *Macrosiphum* aff. *avenae* F. on the common ragweed is observed for the first time. It is supposed that the reason for their disappearance could be their destruction by predacious insects or impossibility for the common ragweed to be used as a host plant.

**ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЙ МЕТОД БОРЬБЫ
С АМБРОЗИЕЙ ПОЛЫННОЛИСТНОЙ — *AMBROSIA ARTEMISIFOLIA* L.**

Д. С. Д з ы б о в

Рекомендуемый метод борьбы с амброзией полыннолистной — биологический, в его основе — фитоценотический эффект конкурентного давления многовидового степного или лугового сообщества на более слабого в этих условиях однолетнего сорняка. Большим числом геоботанических описаний залежной и целинной растительности в равнинных и горных частях Ставрополья и некоторых смежных с ним районов Северного Кавказа в 1970—1982 гг. установлено: 1) за последние 40—45 лет амброзия полыннолистная активно и массово внедрилась в зону дерновинно-злаковой и луговой степи с черноземными почвами, продолжает медленно проникать на восток — в сухие степи, и на юг — в горные долины; 2) в настоящее время сорняк распространен в амплитуде высот 250 (300)—1000 (1200) м над уровнем моря; 3) массовое распространение амброзии отмечается в регионе, где доля пашни составляет 80—90 % от общей площади сельхозугодий; 4) лишь естественные степные и луговые сообщества обладают долговременным барьером против экспансии сорняка; 5) посевы культурных многолетних трав в этом аспекте действуют только в течение 3—4 лет, после чего они изреживаются и их экологические ниши вновь оказываются занятыми сорно-полевой флорой; 6) нарушение дернового горизонта целины землероями, техникой и т. д. в первое же лето приводит к возникновению пятен — зарослей амброзии, за пределы которых, как правило, сорняк не способен проникнуть из-за мощной ценотической оппозиции естественного биогеоценоза; 7) запас семян амброзии в почвах целин значительный, но их прорастание, рост и развитие сдерживаются конкурентным «прессом» со стороны зонального сообщества.

Карьерные выработки, обочины дорог, сильно эродированные пастбища, эрозионно опасные территории с овражно-балочной сетью, техногенные ландшафты и зоны усиленной реакции, пустыни и другие бросовые земли, являющиеся, как правило, рассадниками и очагами массовой генерации аллергенной пыльцы амброзии, — объекты применения фитоценотического метода борьбы с этим злостным карантинным сорняком.

Суть метода — в ускоренном создании на нарушенных землях сходных по основным флороценотическим параметрам с зональными травостоями искусственных сообществ — агростепей или агролугов. Антиамброзиевый эффект достигается при этом на второе лето жизни агростепей.

Посевной материал — богатая видами природная травосмесь — совокупность семян дикорастущих растений и листостебельной массы нерегулируемого состава. Его получают сплошной уборкой целинного травостоя силосоуборочными комбайнами типа «КСК-100», «Е-302» («Ева»). Небольшие партии травосмесей для залужения ограниченных площадей можно заготавливать ручной косой. Уборку приурочивают к моменту созревания семян доминантов, главным образом злаков — основы степных и луговых травостоев: типчака (*Festuca valesiaca* и *F. rupicola*), келерии (*Koeleria cristata*), тимофеевки степной (*Phleum phleoides*), коротконожки скальной (*Brachypodium rupestre*), трясушки (*Briza media*), костреца берегового (*Bromopsis riparia*), видов ковылей, а также бобовых и разнотравья — люцерны (*Medicago romanica*, *M. glutinosa*), клеверов (*Trifolium ambiguum*, *T. alpestre*, *T. montanum*, *T. repens*, *T. pratense*), лядвенца (*Lotus caucasicus*), черноголовника многобрачного (*Poterium polygamum*), дубровника обыкновенного и седого (*Teucrium chamaedrys* и *T. polium*) и др. В наших экспериментах в зоне ставропольских луговых степей на 1 и 100 м² целинных семенников соответственно росло 40—45 и 90 (100) видов высших растений.

Чтобы ввести в состав агростепей такое разнообразие видов с одновременным сохранением их относительного обилия, естественный семенник-целина (или старовозрастная залежь) убирается дважды-трижды по мере созревания семян у группы компонентов, с интервалом 20—25 дней, каждый раз на новой, очередной делянке. Этим достигается многокомпонентность состава — важнейшего условия самоподдержания и долговечности агростепей (агролугов).

Культивацией, боронованием, дискованием или иными приемами готовятся почвогрунты к залужению — в момент внесения травосмесей они должны быть свободны от сорняков и находиться во взрыхленном состоянии.

Уборку первой партии травосмеси среди луговой степи мы проводим во второй-третьей декаде июня и сразу из-под комбайна-измельчителя перевозим ее на залужаемый участок и ровным тонким слоем рассеиваем поверхностно. По созревании семян позднелетних групп растений, в июле и августе, убираются очередные травосмеси и также раскладываются поверх предыдущей. На открытом воздухе протекает процесс сушки и созревания зародышей семян; при этом вегетативная масса играет роль мульчи, предохраняя почву от иссушения, удерживает семена на месте, а также создает среду, близкую к естественной дессиминации. Норму расходования посевного материала можно устанавливать, исходя из площади семенника и залужаемой территории — от 1 : 1 до 1 : 3 (5) и более в зависимости от урожая семян целинных растений, который по годам подвержен колебаниям.

В конце августа—первой декаде сентября смесь прикатывается с целью заделки семян на небольшую (до 0.5—1.0 см) глубину и уплотнения почвы. Если в это время наблюдается активизация осенних видов сорняков, то для предупреждения их обсеменения они подкашиваются на низком срезе. Подкашивание повторяют в мае—июне—июле первого лета жизни агростепи также на небольшой высоте от поверхности почвы. При этом медленно растущие целинные виды затрагиваются лишь частично. Осветление же молодой степи способствует быстрому кущению злаков, закладке генеративных органов у 80—90 % видов противоамброзиевого фитоценоза.

На второе лето позиции амброзии полыннолистной ослабевают настолько, что ее особи если и встречаются, то главным образом в догенеративном, ювенильно-виргинильном состоянии. Почти полностью сформировавшаяся наземная часть агростепи в результате напряженного конкурентного давления угнетает ее всходы. Агростель с двухлетнего возраста оказывается закрытой и для прочих видов сорно-полевой флоры, количество которых на Ставрополье более 400. Сходство агростепи в этом возрасте с исходным целинным семенником выражается в видовом богатстве, обилии компонентов, биопродуктивности, внешней аспективности и ряде других показателей.

Так, при залужении лугово-степной травосмесью бывшего известнякового карьера в 1978 г. удалось создать агростель, имевшую в 1980 г. состав на площади 800 м²: злаковых — 19, бобовых — 12, разнотравья — 79 видов. Единичные слаборослые особи амброзии полыннолистной встречались в этом покрове только в местах, в которых дикорастущие травы были изрезаны в результате неравномерного внесения в почву семян — посев был проведен не измельченной свежубранной травосмесью. С возрастом искусственный ценоз становится недоступным для амброзии. Таким образом, фитоценотический метод практически полностью подавляет амброзию полыннолистную, исключает ее вредоносное влияние на окружающую среду, здоровье людей. Агростепи при этом могут явиться источником корма, ценного растительного сырья, средством сохранения редких и исчезающих видов растений в условиях, максимально сходных с естественными. Возможность их создания на небольших участках школ, средних и высших учебных заведений, промышленных предприятий и организаций открывает перспективы широкого привлечения населения к проблеме

рационального природопользования и оптимизации современных урбанизированных ландшафтов.

Метод организационно прост, экономически выгоден и экологически целесообразен. Он может быть использован отдельно или в сочетании с другими методами биологических средств борьбы с опасным карантинным сорняком — амброзией полыннолистной и с другими сорными растениями местной и интродуцированной флоры.

S U M M A R Y

Results of inhibitor competition of the common ragweed created by phytocoenosis similar to that of the steppe zone (Stavropol Region) are given. Sowing material — combination of seeds field plants and grass mass of uncontrolled composition can be obtained by a complete harvest of the wild grasses.

**АМБРОЗИЯ — ИСТОЧНИК МАССОВЫХ
АЛЛЕРГИЧЕСКИХ ЗАБОЛЕВАНИЙ**

А. И. Остроумов

Пыльца амброзии является причиной возникновения многих аллергических заболеваний, которые объединены под названием «поллиноз» (от английского слова «pollen» — пыльца). Эти заболевания известны также как «сенная лихорадка», «пыльцевая аллергия», «сенной насморк», «сенная астма» и др.

Впервые роль амброзии в возникновении заболевания была установлена в Америке свыше 100 лет тому назад (Kressman, 1969). С тех пор это растение становилось настоящим социальным бедствием в тех странах, где оно находило благоприятную почву для своего роста и размножения. Только в США амброзийным поллинозом болеет ежегодно от 7 до 10—12 млн человек (Arbesman, 1958; Фетт, 1961).

Изучение аллергии к пыльце амброзии в нашей стране было начато по инициативе и под руководством академика АМН СССР А. Д. Адо. Первые случаи заболевания амброзийным поллинозом в СССР были установлены нами в 1936 г. В дальнейшем роль пыльцы амброзии в возникновении поллинозов была выявлена в Алма-Атинской (Ермекова, Жукова, 1968), Ростовской (Поляк, Ракова, 1973), Донецкой (Жукова, 1973) областях и Грузинской ССР (Гургенидзе, Лабадзе, 1973). По далеко неполным нашим данным, заболеваемость амброзийным поллинозом в различных районах СССР составляет от 20 до 100 больных на 1000 жителей.

В настоящее время установлено, что у чувствительных к пыльце растений больных приступы заболевания возникают тогда, когда из воздуха на 1 см³ оседает не менее 20 пыльцевых зерен (Durham, 1946). Вполне понятным становится беспокойство аллергологов, если учесть, что на участке произрастания амброзии, равном всего 0.1 м², в сезон цветения продуцируется 8 млрд пыльцевых зерен (Coca et al., 1931). По данным Дархэма (Durham, 1947), концентрация пыльцы в воздухе вблизи цветущей посадки амброзии составляет 10 млрд зерен. Этот автор вычислил, что сезонная продукция пыльцы амброзии в США приблизительно равна 1 млн т (Durham, 1954). Исследованиями (Bouillene, Bouillene, 1930) установлено, что в 1 г пыльцы амброзии содержится 90 млн пыльцевых зерен.

Наблюдения, проведенные нами в Краснодарском крае, показали, что время, в течение которого пыльца амброзии улавливается в атмосферном воздухе, продолжается с июля по ноябрь. При этом наибольшая концентрация наблюдалась с 20—24 августа по 5—10 сентября. В этот период в различные годы в 1 м³ воздуха содержалось от 216 до 632 пыльцевых зерен, что в 11—25 раз превышает пороговую концентрацию, вызывающую амброзийный поллиноз. Наивысшее содержание пыльцы амброзии наблюдается утром и днем.

Амброзийный поллиноз является классическим аллергическим заболеванием и принадлежит к числу атопических форм аллергии, а поэтому к нему применимы общие для этих заболеваний положения о наследственном характере возникновения, о роли антител, о критериях диагноза и о механизмах развития патологического процесса.

Для клиники амброзийного поллиноза характерны строгая сезонность, продолжительность течения и рецидивы. Это заболевание практически не имеет возрастных ограничений, но чаще встречается у лиц от 15 до 40 лет. Нередко амброзийным поллинозом страдают дети. Известны случаи заболеваемости четырехлетнего ребенка и девяностолетнего старика (Thompen, 1931).

Доминирующим проявлением заболевания является аллергическое воспаление глаз и носа. Ежегодно, почти с точностью до одного дня, у чувствительных к пыльце амброзии больных появляются приступы чихания, легкий зуд в носу и

зеве, иногда недомогание, потеря аппетита. Эти первые признаки заболевания наблюдаются за 7—10 дней до более тяжелых симптомов и обычно соответствуют началу цветения амброзии.

В дальнейшем возникают резко выраженные конъюнктивит и ринит. Конъюнктивит выражается в сильном воспалении оболочек глаз, отеке век, слезотечении и светобоязни. Для ринита характерна триада симптомов: 1) ощущение зуда в носу, сопровождающееся изнуряющими приступами чихания; 2) затрудненное носовое дыхание, вызванное отеком слизистой оболочки носа; 3) сильный насморк с профузным водянистым отделяемым. У части больных при этом возникают полипы носа, отек и гиперемия носоглотки.

В целом для клинической картины заболевания характерно наличие разнообразных синдромов и симптомов. При этом наиболее часто встречаются сочетания ринита и конъюнктивита, а также конъюнктивита, ринита и бронхиальной астмы.

Одним из грозных клинических проявлений амброзийного поллиноза является бронхиальная астма, которой страдает 46 % больных. У 6 % больных нами выявлены различные кожные проявления: крапивница, отек Квинке, экзема, атопический и контактный дерматиты.

При атопическом дерматите на открытых частях тела появляются экзематозные высыпания и участки лихенизации. Для контактного дерматита характерно более тяжелое течение. Клинически он характеризуется изнуряющим зудом, диффузными везикулярными экзематозными высыпаниями на открытых частях тела, особенно лице, шее, кистях и голени.

Поражение нервной системы проявляется в виде мигрени, синдрома Миньера и даже эпилептоидных припадков. Из других симптомов следует отметить головные боли, психическую астению, поражения сердца, желудочно-кишечного тракта, суставов, мышц, мочевого пузыря и половых органов. У 30 % больных может наблюдаться повышение температуры от 37.1 до 39 °С.

На высоте клинических проявлений поллиноза больные, как правило, становятся нетрудоспособными от 1—2 недель до 1.5—2 месяцев.

При аллергии, вызываемой пылью амброзии, практически трудно прекратить контакт больного с аллергеном, а неспецифическое лечение дает кратковременные и непостоянные положительные результаты.

Поэтому без преувеличения можно сказать, что успехам, достигнутым в лечении и профилактике поллинозов, мы прежде всего обязаны широкому внедрению в практическую медицину методов специфической терапии, основанной на выработке в организме защитных «блокирующих» антител. Каждый из применяемых в настоящее время методов специфической терапии отличается как по виду аллергенов, так и по времени лечения. Длительность курса терапии колеблется от 2 до 5 месяцев. Лечение обычно эффективно в 60—90 % случаев.

Проблема борьбы с амброзийным поллинозом значительно более широкая, чем только выявление и специфическое лечение больных. Решение этой проблемы осуществимо лишь в случае применения специальной системы выявления, лечения и профилактики заболевания, что в значительной степени зависит от ряда организационных мероприятий.

Самым лучшим способом, разумеется, явилось бы полное уничтожение сорняка амброзии в местах его распространения. Однако отработанный веками биологический механизм приспособления, направленный не только на сохранение, но и на дальнейшее распространение вида, развит у амброзии настолько совершенно, что ни одно из предложенных до настоящего времени мероприятий не помогло человеку справиться с этим сорняком. Вероятно, полное уничтожение амброзии может быть осуществлено только тогда, когда борьба с ней будет поднята на уровень важных хозяйственных задач и уничтожение амброзии станет проводиться постоянно и повсеместно. При этом подразумевается

уничтожение амброзии не только в районах ее широкого распространения, но и во всех краях и областях СССР, где обнаружены хотя бы малейшие признаки распространения этого сорняка.

ЛИТЕРАТУРА

- Гургенидзе Г. В., Лабадзе Р. М. Поллинозы в Грузии // Поллинозы. Краснодар, 1973. С. 29—30.
- Ермекова Р. К., Жукова О. М. Поллинозы Алма-Атинской области // Материалы I Межресп. науч.-практ. конф. оториноларингологов Средней Азии, Казахстана и Московского НИИ уха, горла и носа Министерства здравоохранения РСФСР. Душанбе, 1968. С. 58—66.
- Жукова Т. К. Поллинозы Донецкой области // Поллинозы. Краснодар, 1973. С. 29—39.
- Поляк А. И., Ракова К. А. Распространенность и причины поллинозов в городе Ростове-на-Дону и его окрестностях // Поллинозы. Краснодар, 1973. С. 50—51.
- Фетт В. Атмосферная пыль. М., 1961. 336 с.
- Arbesman С. E. Asthma bronchiale // III Congres internationale d'Allergologie. Paris, 1958. P. 691—704.
- Bouillene M., Bouillene R. Recherches experimentales sur l'agent toxique du pollen d'Ambrosia div. sp. // Bull. Acad. roy. Belg. clin. Sci. 1930. T. 16, N 8. P. 1052—1072.
- Coca A. F., Walzer M., Thommen A. A. Asthma and hay fever in theory and practice. Springfield, 1931. 851 p.
- Durham O. C. The volumetric incidence of atmospheric allergens. 3. Rate of fall of pollen grains in still air // J. Allergy. 1946. Vol. 17, N 2. P. 70—78.
- Durham O. C. The volumetric incidence of atmospheric allergens. 5. Spot testing in the evaluation of species // J. Allergy. 1947. Vol. 18. P. 231—238.
- Durham O. C. Aerobiology, development and tecnic // Practice of allergy. Saint-Louis, 1954. P. 444—458.
- Kressman M. La pollinose à «Ambrosia», à propos de 108 cas observés dans la région lyonnaise. Lyon, 1969. 84 p.

S U M M A R Y

Significance of the common ragweed as of one of the strongest pollen allergenes known by now is discussed. The main clinical symptoms of ragweed polinoze are described, comparative characterization of the main treatment methods is given. The most effective prevention method based on development of defensive «blocking» antibodies in organisms is suggested.

О Г Л А В Л Е Н И Е

Предисловие	5
I. Отбор фитофагов амброзий для интродукции и биология амброзиевого листоеда	
Ковалев О. В. Расселение адвентивных растений трибы амброзиевых в Евразии и разработка биологической борьбы с сорняками рода <i>Ambrosia</i> L. (Ambrosieae, Asteraceae)	7
Резник С. Я. Поведение амброзиевого полосатого листоеда при яйцекладке	24
Резник С. Я. Избирательность яйцекладки, плотность популяции и эффективность амброзиевого полосатого листоеда	45
Резник С. Я., Ковалев О. В. Поведение имаго амброзиевого полосатого листоеда при поиске и выборе кормового растения	56
Виноградова Е. Б., Богданова Т. П. Особенности сезонного развития амброзиевого полосатого листоеда <i>Zygogramma suturalis</i> F.	62
Марьюшкина В. Я., Ковалев О. В. Влияние амброзиевого листоеда на аллелопатическую активность амброзии полыннолистной	76
Ковалев О. В., Присный А. В. Сравнительная оценка патогенов и энтомофагов у листоедов рода <i>Zygogramma</i> Chevг. и колорадского жука <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say (Coleoptera, Chrysomelidae) в Старом и Новом Свете	81
II. Математическое моделирование системы «листоед—амброзия»	
Ковалев О. В., Вечернин В. В. Обнаружение и описание явления образования уединенной популяционной волны интродуцированных насекомых	105
Ковалев О. В., Вечернин В. В. Исследование равновесного состояния в системе амброзиевый листоед (<i>Zygogramma suturalis</i> F., Chrysomelidae)—амброзия полыннолистная (<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L., Asteraceae)	121
Ковалев О. В., Оносовская Е. Г. Математическое описание агрегированности пространственного распределения амброзиевого полосатого листоеда с помощью связи среднего и дисперсии	131
Ковалев О. В., Оносовская Е. Г. Применение факторного анализа при изучении влияния амброзиевого листоеда на динамику растительности в очаге амброзии полыннолистной	134
III. Микроэволюционные процессы в популяциях амброзиевого листоеда и их фенетическая структура	
Ковалев О. В. Микроэволюционные процессы в популяции амброзиевого листоеда <i>Zygogramma suturalis</i> F. (Coleoptera, Chrysomelidae), интродуцированного из Северной Америки в СССР	139
Сапунов В. Б., Белокобыльский С. А. Фенетическая структура популяции амброзиевого листоеда <i>Zygogramma suturalis</i> F. (Coleoptera, Chrysomelidae) в Ставропольском крае	166
Сергиевский С. О. Выбор партнера для спаривания в популяциях амброзиевого листоеда <i>Zygogramma suturalis</i> F.	173
Медведев Л. Н. Изменчивость интродуцированной в СССР популяции полосатого амброзиевого листоеда <i>Zygogramma suturalis</i> F.	177
IV. Особенности морфологии имагинальных и преимагинальных стадий амброзиевого листоеда	
Иванов В. П. Распределение и ультраструктурные особенности рецепторов, расположенных на антеннах, максиллярных и лабиальных пальцах у амброзиевого полосатого листоеда <i>Zygogramma suturalis</i> F. (Chrysomelidae) и колорадского картофельного жука <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say (Chrysomelidae)	182
Ковалев О. В., Белокобыльский С. А. К вопросу о строении гениталей и прегениталей стернитов родов <i>Zygogramma</i> Chevг. и <i>Leptinotarsa</i> Stål (Coleoptera, Chrysomelidae)	190
Ерошкина Г. А. Размеры преимагинальных стадий ставропольской популяции полосатого амброзиевого листоеда и практическое различие возрастов в полевых условиях	196
V. Роль амброзии и насекомых в динамике растительности. Аллергия	
Ковалев О. В., Сивушкова В. Х., Якутина М. А. Влияние амброзиевого листоеда на динамику растительности на залежах	200

Ипатов В. С., Сивушкова В. Х., Ястребов А. Б. Фитоценотические связи амброзии полыннолистной (<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L., Asteraceae) с некоторыми сорными и культурными видами	212
Марьюшкина В. Я., Ковалев О. В. Аллелопатическая активность видов, представителей корневищной стадии залежной сукцессии	221
Кузнецова В. Г., Нарчук Э. П. Насекомые, обитающие на амброзии на Черноморском побережье Кавказа	224
Дзыбов Д. С. Фитоценотический метод борьбы с амброзией полыннолистной — <i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	227
Остроумов А. И. Амброзия — источник массовых аллергических заболеваний	230

CONTENTS

Preface	5
I. Choosing phytophages of the <i>Ambrosia</i> genus and life history of the ragweed leaf beetle	
Kovalev O. V. Spread out of adventive plants of Ambrosieae tribe in Eurasia and methods of biological control of <i>Ambrosia</i> L. (Asteraceae)	7
Reznik S. Ya. Oviposition behavior of the ragweed leaf beetle <i>Zygogramma suturalis</i> F.	24
Reznik S. Ya. Oviposition selectivity, population density and efficiency of the ragweed leaf beetle <i>Zygogramma suturalis</i> F.	45
Reznik S. Ya., Kovalev O. V. Feeding behavior of imago of the ragweed leaf beetle <i>Zygogramma suturalis</i> F.	56
Vinogradova E. B., Bogdanova T. P. Characteristics of seasonal development of <i>Zygogramma suturalis</i> F.	62
Maryushkina V. Ya., Kovalev O. V. Influence of the ragweed leaf beetle on allelopathic activity of the common ragweed (<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.)	76
Kovalev O. V., Prisnii A. V. Comparative evaluation of pathogens and entomophages of the <i>Zygogramma</i> Chev. and Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) in the Old and New worlds	81
II. Mathematic modelling of the system «leaf beetle—common ragweed»	
Kovalev O. V., Vechernin V. V. Discovery and description of the phenomenon of creation of the solitary population wave of the introduced insects	105
Kovalev O. V., Vechernin V. V. A study of equiponderant condition in the system <i>Zygogramma suturalis</i> F., Chrysomelidae— <i>Ambrosia artemisiifolia</i> L., Asteraceae	121
Kovalev O. V., Onosovskaya E. G. Mathematical description of spatial aggregation of the ragweed beetle <i>Zygogramma suturalis</i> F. using correlation between the mean and dispersion	131
Kovalev O. V., Onosovskaya E. G. Application of the factor analyses for studying of <i>Zygogramma suturalis</i> beetle's influence on the dynamics of vegetation in the areas contaminated with the common ragweed	134
III. Microevolutional processes in populations of the ragweed beetle and their phenetic structure	
Kovalev O. V. Microevolutional processes in population of <i>Zygogramma suturalis</i> F. (Coleoptera, Chrysomelidae) introduced from North America to the USSR	139
Sapunov V. B., Belokobylskij S. A. Phenetic structure of the population of <i>Zygogramma suturalis</i> F. (Coleoptera, Chrysomelidae) in Stavropol area	166
Sergievskii S. O. Choosing of partner for copulation in populations of <i>Zygogramma suturalis</i> F.	173
Medvedev L. N. Variability of <i>Zygogramma suturalis</i> F. population introduced to the USSR	177
IV. Morphology characters of imago and immature stages of the ragweed beetle	
Ivanov V. P. Distribution and ultrastructural specifications of receptors situated on antennae, maxilliar and labial palps in <i>Zygogramma suturalis</i> F. (Chrysomelidae) and <i>Leptinotarsa decemlineata</i> Say (Chrysomelidae)	182

Kovalev O. V., Belokobylskij S. A. On the structure of genital and pregenital sternits in <i>Zygogramma</i> Chev. and <i>Leptinotarsa</i> Stål (Coleoptera, Chrysomelidae)	190
Eroshkina G. A. Sizes of immature stages of <i>Zygogramma suturalis</i> F. and practical age distinctions in field conditions	196
V. Role of the common ragweed and insects in vegetation dynamics. Allergy	
Kovalev O. V., Sivushkova V. Ch., Yakutina M. A. Influence of the ragweed beetle (<i>Zygogramma suturalis</i> F.) on vegetation dynamics in strata	200
Ipatov V. S., Sivushkova V. Ch., Yastrebov A. B. Phytocoenotic correlation of <i>Ambrosia artemisiifolia</i> L. (Asteraceae) with some other weeds and cultivated plants	212
Maryushkina V. Ya., Kovalev O. V. Allelopathic activity of species — representatives of the root stage of stratum succession	221
Kuznetsova V. G., Narchuk E. P. Insects inhabiting common ragweed in the coastal area of the Black sea in the Caucasus	224
Dzybov D. S. Phytocoenotic method of <i>Ambrosia artemisiifolia</i> L. control	227
Ostroumov A. I. The common ragweed as a source of mass allergic diseases	230

Научное издание

**ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ БОРЬБЫ С АМБРОЗИЕЙ**

(Труды Зоологического института АН СССР. Т. 189)

Утверждено к печати Зоологическим институтом Академии наук СССР

Редактор издательства *Е. А. Тахтаджян*
Художник *Л. А. Яценко*. Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Корректоры *Г. Н. Мартыанова, Г. В. Семерикова* и *К. С. Фридлянд*

ИБ № 44115

Сдано в набор 15.03.89. Подписано к печати 25.08.89. М-34219. Формат 70×100¹/₁₆. Бумага офсетная № 1. Гарнитура литературная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 19.50+0.65 вкл. Усл. кр.-от. 20.71. Уч.-изд. л. 23.19. Тираж 1000. Тип. зак. № 1340. Цена 3 р. 70 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука». Ленинградское отделение.
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская лин., 1.

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука».
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.

РЕФЕРАТЫ

УДК 632.51:591.951:591.618:581.527

Ковалев О. В. Расселение адвентивных растений трибы амброзиевых в Евразии и разработка биологической борьбы с сорняками рода *Ambrosia* L. (Ambrosiaceae, Asteraceae) // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 7—23.

Расселение американских сорняков трибы амброзиевых приняло глобальный характер: наиболее опасные виды — не только злостные конкуренты культур, но и возбудители аллергических заболеваний населения. Биологическая борьба путем интродукции естественных врагов с родины растений может быть радикальным средством контроля размножения амброзиевых. Описываются пути расселения амброзиевых в Евразии: через Берингию с мигрировавшими животными у дурнишников и занос с транспортом у амброзий. Показана хронология заноса отдельных видов амброзий, сводится в синоним название широко распространенного вида *Ambrosia psilostachya*. При отборе комплекса специфических фитофагов амброзий для интродукции в СССР анализировались сведения по 450 видам организмов, обитающих на амброзиях в Северной Америке. Специфические фитофаги из различных семейств насекомых после проверки на специфичность интродуцируются в СССР. Основные исследования связаны с акклиматизацией амброзиевого полосатого листоеда. Библиогр. 67 назв. Табл. 1. Ил. 5.

УДК 591.512.14:595.768.12+632.937

Резник С. Я. Поведение амброзиевого полосатого листоеда при яйцекладке // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 24—44.

Пролесжена динамика интенсивности откладки яиц амброзиевым листоедом в естественных условиях. Выявлена зависимость числа яиц в кладке от субстрата. Избирательность яйцекладки делится на три этапа: выбор территории, выбор растения и выбор места на растении. Корреляционный анализ результатов полевых учетов показал, что на выбор территории для откладки яиц влияют фитомасса и поврежденность амброзии. Доля яиц, отложенных непосредственно на амброзию, тоже зависит от ее поврежденности. На крупные экземпляры откладывается больше яиц, чем на мелкие (пропорционально высоте и фитомассе). По всем выявленным закономерностям приводятся коэффициенты корреляции и уравнения регрессии. Лабораторные опыты подтвердили предпочтение амброзии в качестве субстрата для яйцекладки и обнаружили полиморфизм поведения при откладке яиц. Библиогр. 22 назв. Табл. 5. Ил. 20.

УДК 591.512.14:591.526:595.768.12+632.937

Резник С. Я. Избирательность яйцекладки, плотность популяции и эффективность амброзиевого полосатого листоеда // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 45—55.

Эффективность уничтожения амброзии листоедом зависит от плотности популяции фитофага, в значительной мере определяющей избирательностью откладки яиц самками предыдущего поколения. Выбор территории для яйцекладки зависит от фитомассы и поврежденности амброзии, а также от пропорций амброзии, латука и других растений в общей фитомассе. Определенное значение имеют форма и размер участка, засоренного амброзией. Избирательность яйцекладки играет ведущую роль в регуляции плотности популяции при малых и средних плотностях. При высоких плотностях популяции яйцекладущие самки мигрируют, и дальнейшие процессы (уничтожение амброзии жуками или личинками) подчиняются иным закономерностям. Библиогр. 39 назв. Табл. 1. Ил. 1.

УДК 591.512.13:595.768.12+632.937

Резник С. Я., Ковалев О. В. Поведение имаго амброзиевого полосатого листоеда при поиске и выборе кормового растения // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 56—61.

В естественных и лабораторных условиях изучено поведение имаго амброзиевого листоеда при поиске и выборе корма. Основным способом передвижения является переползание по субстрату, полет наблюдается редко. Дистантная хеморецепция развита слабо — кормовое растение обнаруживается на расстоянии 1—3 см. Аттрактивным действием обладают и многие некормовые растения. Контактная хеморецепция несколько более специфична. Решающим этапом выбора корма является пробное кусание. В естественных условиях голодные жуки движутся почти хаотически и подвергают пробному кусанию практически все встреченные на пути растения. Жуки и личинки способны питаться и развиваться на двух видах амброзии — полынолистной и многолетней. Циклахена дурнишколистная поедается частью особей, но малоприспособна для развития и непригодна для размножения (самки не откладывают яиц). Библиогр. 14 назв. Табл. 2. Ил. 1.

УДК 591.543.42:591.165:595.768.12

Виноградова Е. Б., Богданова Т. П. Особенности сезонного развития амброзиевого полосатого листоеда *Zygogramma suturalis* F. // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 62—75.

В 1984—1986 гг. проведено лабораторное и полевое исследование особенностей сезонного развития амброзиевого листоеда в Ставропольском крае. На основании изучения состояния жирового тела и функциональных изменений в яичниках самок в процессе созревания, яйцекладки и формирования диапаузы разработан метод определения физиологического состояния природных популяций жука. В Ставрополье жук развивается в двух генерациях. Главная роль в формировании зимующего запаса принадлежит жукам I генерации. К размножению приступает около 80 % особей перезимовавшей и около 50 % особей I летней

генераций. Их средняя ежесуточная плодовитость колеблется от 7.2 до 13.9 яиц в сутки. Средняя продолжительность периода яйцекладки и общая плодовитость варьируют соответственно от 76.9 до 111.6 сут и от 1066 до 100 яиц в зависимости от генерации, сроков отрождения жуков и в разные годы. Такая изменчивость обусловлена большой склонностью листодея к репродуктивной диапаузе. Диапауза выражается в нескольких формах: она может наступать до, во время и после яйцекладки; в зависимости от сезонной приуроченности имеют место летне-зимняя, осенне-зимняя, весенняя и летняя формы диапаузы; отмечены немногочисленные случаи повторной диапаузы. Большая пластичность стратегии сезонного развития листодея не только объясняет причины его успешной акклиматизации в новых местах, но и служит хорошей экологической предпосылкой для дальнейшего расширения его ареала путем естественного или искусственного расселения. Библиогр. 13 назв. Табл. 5. Ил. 4.

УДК 632.51+632.937 — 581.1

Марьюшкина В. Я., Ковалев О. В. Влияние амброзиевого листодея на аллелопатическую активность амброзии полыннолистной // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 76—80.

Приведены данные об изменении аллелопатической активности амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) при повреждении ее амброзиевым полосатым листодеом *Zygogramma suturalis* F. В биотестах на кресс-салате показано, что небольшое повреждение амброзии жуком вызывает резкое повышение аллелопатической активности. Ингибирование пророста корней кресс-салата вытяжками из надземной части сорняка составило 11 % (у неповрежденных — 37 %). При увеличении степени повреждения ингибирование снижается до 26—32 %. Подобная зависимость была получена при биотестировании вытяжек из почвы из-под амброзии разной степени поврежденности (соответственно 83, 108, 92—125 %). При прямом биотестировании этих же образцов почвы на проростках озимой пшеницы получено достоверное ингибирование пророста надземной массы пшеницы на почве из-под амброзии средней степени поврежденности. Это свидетельствует о специфичности действия аллелопатически активных веществ на разные виды растений. В целом же все образцы как в биотестах на пшенице, так и в биотестах надземной части амброзии на кресс-салате показали достоверное ингибирование по сравнению с контролем, что еще раз свидетельствует о высокой аллелопатической активности амброзии полыннолистной. Библиогр. 17 назв. Табл. 2. Ил. 3.

УДК 595.792:595.768.12(4/5+7/8)

Ковалев О. В., Присный А. В. Сравнительная оценка патогенов и энтомофагов у листодеов рода *Zygogramma* Chev. и колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) в Старом и Новом Свете // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 81—104.

Для американского континента и территории Европы приводится список энтомофагов и патогенов двух видов из близких родов американских листодеов — колорадского жука и амброзиевого листодея, расселяющихся в Евразии. Обсуждаются представители всех таксономических групп, связанных с листодеями, от грибов до насекомых и наземных позвоночных: более 80 видов в Америке и более 200 видов в Европе. Изучение способности хищных членистоногих включать в рацион интродуцированных листодеов проводилось с помощью оригинальных лабораторных поведенческих тестов. Обнаружена близость всех групп энтомофагов у колорадского жука и амброзиевого листодея в Евразии. Для отдельных территорий Евразии рекомендуется учитывать около 20 видов хищников и патогенов, среди которых лишь 4—6 потенциально значимых. Резко отличен спектр фауны энтомофагов у листодеов дорифорин на американском континенте ведущей ролью внутренних паразитов яиц, личинок и имаго, отсутствующих в Европе. Для биологической борьбы с колорадским жуком обосновывается поиск специфических паразитов и патогенов, не представляющих опасности для расселения в Евразии амброзиевых листодеов. Библиогр. 43 назв. Табл. 2.

УДК 595.768.2:532.592:517.933

Ковалев О. В., Вечернин В. В. Обнаружение и описание явления образования уединенной популяционной волны интродуцированных насекомых // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 105—120.

Обнаружено новое явление — образование уединенной популяционной волны (УПВ) насекомых (амброзиевого листодея), возникающее при интродукции их в свободную экологическую нишу. Оно заключается в том, что в процессе расселения насекомых по новой территории в результате целенаправленного поиска ими пищи (амброзии полыннолистной) образуется уединенная незатухающая волна насекомых, движущаяся с постоянной скоростью и характеризующаяся полным уничтожением (на 100 %) сорного растения после своего прохождения, что определяется фундаментальными свойствами УПВ. Для описания явления разработана новая математическая модель, отличающаяся от хорошо известных моделей автоволн и солитонов. При изучении модели использована аналогия с механической системой, описывающейся теми же уравнениями, что позволило сделать математический анализ модели наглядным. Поддержание очень высокой численности в УПВ — десятков миллионов особей на территории в сотни гектаров — приводит к полному разрушению очагов амброзии и способствует повышению урожая сельскохозяйственных культур. Библиогр. 22 назв. Ил. 9.

УДК 595.768.2:532.592:517.933

Ковалев О. В., Вечернин В. В. Исследование равновесного состояния в системе амброзиевый листодей (*Zygogramma suturalis* F., Chrysomelidae) — амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia* L., Asteraceae) // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 121—130.

В результате детального изучения взаимоотношений амброзиевого листодея с амброзией полыннолистной в районе акклиматизации фитофага на Северном Кавказе построена математическая модель, описывающая

динамику изменения численности листоеда и количества амброзии на отдельном поле. На основе модели проведено исследование равновесного состояния в системе листоед—амброзия и способа его достижения. Качественно проанализировано влияние внешних факторов на процесс установления равновесного состояния. Показано, что из-за влияния факторов внешней среды система может лишь стремиться к своему равновесному состоянию, никогда его не достигая. Это приводит к постоянным незатухающим колебаниям численности в системе листоед—амброзия, аналогичным колебаниям в системе «хищник—жертва». Библиогр. 5 назв. Ил. 5.

УДК 595.768.12:57.087.1:519.281.2

Ковалева О. В., Оносовская Е. Г. Математическое описание агрегированности пространственного распределения амброзиевого полосатого листоеда с помощью связи среднего и дисперсии // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 131—133.

Приведено описание распределения амброзиевого полосатого листоеда с помощью модели Тейлора. Для всех стадий развития насекомого, а также для амброзии полынолистной получены коэффициенты модели. Предполагается, что чем выше величина коэффициентов, тем больше агрегированность распределения. Библиогр. 3 назв.

УДК 57.087.1:581.524.3:591.618

Ковалева О. В., Оносовская Е. Г. Применение факторного анализа при изучении влияния амброзиевого листоеда на динамику растительности в очаге амброзии полынолистной // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 134—138.

С помощью факторной программы на ЭВМ обработаны многолетние материалы по влиянию интродуцированного из Северной Америки амброзиевого листоеда на динамику растительности в очаге амброзии и особенности сукцессионного процесса. Виды растений первой стадии сукцессии не проявляют отрицательных корреляций с амброзией или имеют положительную корреляцию, наиболее заметно реагируя на поврежденность амброзией листоедом. Эти виды резко увеличивают свое участие в растительном покрове вслед за расселением листоеда. В контроле таких изменений в очаге амброзии не происходит. Библиогр. 1 назв. Табл. 2. Ил. 3.

УДК 595.768.12:591.951:575.21

Ковалева О. В. Микроэволюционные процессы в популяции амброзиевого листоеда *Zygomma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae), интродуцированного из Северной Америки в СССР // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 139—165.

Впервые применен метод фенетического анализа для описания популяционной структуры амброзиевого листоеда. Приводятся анализ изменчивости окраски надкрылий, структуры крыла и размеров тела взрослых особей, степень полового диморфизма и соотношение полов ставропольской популяции и выборки из Канады. Обнаружены закономерности изменения рисунка элитр в зависимости от структуры трахейной системы надкрылий. Выделены классы фенотипических норм. Разработан метод графического описания фенотипа популяции. Библиогр. 21 назв. Табл. 3. Ил. 90.

УДК 595.768.12(471.63)

Сапунов В. Б., Белокобыльский С. А. Фенетическая структура популяции амброзиевого листоеда *Zygomma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) в Ставропольском крае // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 166—172.

Проведено изучение фенотипической изменчивости амброзиевого листоеда в популяциях из Ставропольского края и Канады. На основе изучения выборок из разных субпопуляций дано описание их структуры по фенам рисунка надкрылий, а также проанализированы средняя длина тела, степень полового диморфизма, соотношение полов. Математический анализ полученных данных свидетельствует, что в целом новые условия обитания интродуцированного листоеда оказались для него благоприятными. Стрессовые воздействия, которые в различной степени отражаются на фенотипе листоеда, имеют место только в условиях полей, обрабатываемых инсектицидами, а также в процессе зимовки. Библиогр. 11 назв. Табл. 6.

УДК 595.768.12

Сергиевский С. О. Выбор партнера для спаривания в популяциях амброзиевого листоеда *Zygomma suturalis* F. // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 173—176.

В популяциях амброзиевого листоеда обнаружен эффект положительного ассортативного спаривания по признаку размера партнеров. В копулирующих парах самцы всегда мельче самок. Основная доля неслучайности при спаривании обусловлена особями, наиболее различающимися по размерам. Выдвигается двойное объяснение эффекта ассортативного спаривания: 1) невозможность для мелких самцов удержаться на крупных самках и завершить брачный ритуал; 2) нарушение панмиксии вследствие перекрытия размерных распределений партнеров. Полученные данные обсуждаются в связи с аналогичными работами на других листоедах. Библиогр. 6 назв. Табл. 2. Ил. 3.

УДК 595.768.12

Медведев Л. Н. Изменчивость интродуцированной в СССР популяции полосатого амброзиевого листоеда *Zygomma suturalis* F. // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 177—181.

Проведено изучение изменчивости рисунка надкрылий амброзиевого листодея. Дается описание номинативного типа рисунка. Выделены две группы цветковых вариаций — с ослаблением и с усилением рисунка; в каждой описывается по 6 типов aberrаций. Обсуждается частота встречаемости различных aberrаций рисунка надкрылий ставропольской популяции листодея. Библиогр. 1 назв. Табл. 1. Ил. 1.

УДК 591.48:595.7

Иванов В. П. Распределение и ультраструктурные особенности рецепторов, расположенных на антеннах, максиллярных и лабиальных пальцах у амброзиевого полосатого листодея *Zygogramma suturalis* F. (Chrysomelidae) и колорадского картофельного жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Chrysomelidae) // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 182—189.

При изучении в сканирующем электронном микроскопе сенсорного вооружения антенн, пальп и галеа у амброзиевого листодея как у самцов, так и самок на антеннах было обнаружено 9, на галеа 2, а на максиллярных и лабиальных пальцах по 3 типа рецепторных волосков, различающихся размерами, формой и деталями микроскульптуры. Такие же типы рецепторных волосков имеются у самцов и самок колорадского жука, таксономически близкого к амброзиевым листодеям и характеризующегося сходными экологическими условиями существования. Почти идентичным является и распределение рецепторных волосков у этих двух видов жуков-листодеев, но при одинаковой плотности размещения их численность больше у колорадского жука, имеющего более крупные размеры и соответственно большей величины антенны, пальпы и галеа, чем у амброзиевого полосатого листодея. Библиогр. 27 назв. Ил. 48.

УДК 591.464.1 : 595.768.12

Ковалев О. В., Белокобильский С. А. К вопросу о строении гениталий и прегенитальных стернитов родов *Zygogramma* Chev. и *Leptinotarsa* Stål (Coleoptera, Chrysomelidae) // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 190—195.

С использованием сканирующего микроскопа подробно изучено строение гениталий самцов родов *Leptinotarsa* Stål и *Zygogramma* Chev. Особо отмечены как важные диагностические признаки форма вершины эдеагуса, строение лопастей вершинного отверстия пениса, вершины флагеллума и тегмена. Изучено строение прегенитальных стернитов самцов и самок этих родов. Библиогр. 4 назв. Ил. 24.

УДК 595.768.12:581.524.3

Ерошкина Г. А. Размеры преимагинальных стадий ставропольской популяции полосатого амброзиевого листодея и практическое различие возрастов в полевых условиях // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 196—199.

Проведено изучение личинок всех возрастов и куколок амброзиевого листодея из ставропольской популяции. Показано, что ширина головной капсулы является единственным надежным признаком для различения личиночных возрастов листодея. Длина тела хотя и коррелирует с возрастом личинки, но подвержена значительной изменчивости и перекрывается в разных возрастах. Личинки всех возрастов и куколки из ставропольской популяции заметно крупнее североамериканских. Предлагаются признаки для определения возраста личинки в полевых условиях. Библиогр. 2 назв. Табл. 1. Ил. 3.

УДК 581.55:582.998.2:632.51:633/635:595.768.12

Ковалев О. В., Сивушкова В. Х., Якутина М. А. Влияние амброзиевого листодея на динамику растительности на залежах // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 200—211.

В связи с проведением работ по биологической борьбе с адвентивным сорняком амброзией полынно-листной путем акклиматизации амброзиевого листодея изучалось влияние насекомого на динамические процессы в растительных группировках. Сравнивается фитоценоотическое значение амброзии в залежной сукцессии на территории СССР и в Северной Америке. Внедрение амброзии в растительные группировки на территории СССР существенно влияет на первую стадию сукцессии и задерживает наступление второй стадии. Снижение обилия амброзии листодеем позволяет увеличивать проективное покрытие видами растений первой и второй стадий сукцессии. Листоед нормализует ход сукцессии, вводя его в русло, существовавшее до появления амброзии. Библиогр. 18 назв. Табл. 4. Ил. 7.

УДК 581.524+581.55

Ипатов В. С., Сивушкова В. Х., Ястребов А. Б. Фитоценоотические связи амброзии полынно-листной (*Ambrosia artemisiifolia* L., Asteraceae) с некоторыми сорными и культурными видами // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 212—220.

В статье рассматриваются вопросы ценоотических взаимоотношений амброзии с рядом сорных и культурных видов. Показаны биологические особенности амброзии, позволяющие ей стабильно развиваться во многих растительных группировках. При помощи корреляционного анализа выявлены различные связи амброзии с видами разной биологии. Определены механизмы, позволяющие видам избегать подавляющего влияния амброзии. Проведен анализ влияния разных доминантов на семенную продуктивность амброзии и на распределение ее биомассы по высоте. Библиогр. 5 назв. Табл. 2. Ил. 8.

УДК 632.51—581.24

Марьюшкина В. Я., Ковалев О. В. Аллелопатическая активность видов, представителей корневичной стадии залежной сукцессии // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 221—223.

В биотестах на кресс-салате исследована динамика аллелопатической активности видов, сменяющих амброзию полыннолиственную в процессе залежной сукцессии. Исследовали два двулетних вида: морковь дикую и лопух паутинистый и 5 многолетних: пырей ползучий, тысячелистник благородный, бодяк седой, зверобой продырявленный, цикорий дикий. Установлено, что в целом аллелопатическая активность двулетних ниже, чем многолетних. Активность вытяжек из корней двулетних обнаруживала тенденцию к снижению в течение вегетационного периода, а многолетних — к повышению. При повреждении и уничтожении амброзии полыннолиственной амброзиевым листоедом происходит ускорение процесса замещения ее другими видами, указанными выше. Растительные выделения этих видов играют, вероятно, вспомогательную роль в подавлении амброзии полыннолиственной. Библиогр. 16 назв. Ил. 2.

УДК 595.72/76:582.998(471.62)

Кузнецова В. Г., Нарчук Э. П. Насекомые, обитающие на амброзии на Черноморском побережье Кавказа // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 224—226.

На ст. Лазаревское (Большие Сочи) на участке амброзии полыннолиственной отмечены успешная акклиматизация листоеда *Zygogramma suturalis* F., а также заселение растений растительноядными (тли, клопы) и хищными (мухи, клопы) насекомыми местной фауны. Впервые обнаружено массовое заселение амброзии тлями *Macrosiphum* aff. *avenae* F. Тли, однако, не завершали развитие на амброзии. Предполагается, что причиной исчезновения тлей могло быть уничтожение их хищниками (хищные клопы, личинки мух-серебрянок) или непригодность амброзии как кормового растения. Библиогр. 8 назв.

УДК 581.55:582.998.2

Дзыбов Д. С. Фитоценотический метод борьбы с амброзией полыннолиственной — *Ambrosia artemisiifolia* L. // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 227—229.

Приводятся результаты конкурентного подавления амброзии полыннолиственной искусственным сообществом, близким к зональной степи (Ставропольский край). Посевной материал — совокупность семян дикорастущих растений и листостебельной массы нерегулируемого состава — получают сплошной уборкой целинного травостоя.

УДК 582.998.2:612.017.3

Остроумов В. И. Амброзия — источник массовых аллергических заболеваний // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 230—232.

Обсуждается значение амброзии как одного из самых сильных растительных аллергенов, изученных в настоящее время. Описаны основные клинические проявления амброзийного поллиноза, дана сравнительная характеристика основных методов лечения, предложен наиболее эффективный метод профилактики, основанный на выработке в организме защитных «блокирующих» антител. Библиогр. 13 назв.

Экологические взрывы размножения инородных сорняков приводят не только к значительным потерям урожая полезных растений, но и становятся причиной массовых аллергических заболеваний населения, пришельцы вторгаются в растительные сообщества. В сборнике обобщены результаты комплексных исследований по разработке метода биологического подавления карантинных американских растений — амброзий путем интродукции полезных насекомых-фитофагов. В подготовке материалов принимали участие энтомологи, ботаники, математики. Тематика работ затрагивает широкий круг вопросов от сукцессионных процессов в фитоценозах, математического моделирования до биологии и морфологии амброзиевого листоеда.



«НАУКА»
Ленинградское отделение