

УДК 573, 591.618

© О. В. Ковалев, Ю. В. Тютюнов, Л. П. Ильина и С. В. Бердников

**ОБ ЭФФЕКТИВНОСТИ ИНТРОДУКЦИИ АМЕРИКАНСКИХ  
НАСЕКОМЫХ — ФИТОФАГОВ АМБРОЗИИ (AMBROSIA  
ARTEMISIIFOLIA L.) НА ЮГЕ РОССИИ**[O. V. KOVALEV, Yu. V. TYUTYUNOV, L. P. ILJINA a. S. V. BERDNIKOV.  
ON THE EFFICACY OF INTRODUCTION OF AMERICAN INSECTS — PHYTOPHAGES OF COMMON  
RAGWEED (AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA L.) IN THE SOUTH OF RUSSIA]

Инвазии заносных растений относятся к важнейшим факторам в процессах антропогенной эволюции растительности. Постоянное внимание европейских, в том числе отечественных исследователей уделяется активизации агрессивных инвазивных неофитов североамериканского происхождения из родов *Ambrosia*, *Xanthium*, *Cyclachaena* и др. (Asteraceae). Эти высоко конкурентные эксплеренты не только расселяются в антропогенных нарушенных сообществах, но и становятся доминантами в фитоценозах, вытесняя другие виды, занимая лидирующие позиции в конкуренции с другими растениями за пространство и питательные ресурсы. Наибольшую опасность представляют виды рода *Ambrosia* (Виноградова и др., 2010; Миркин, Наумова, 2012). В последние годы карантинный сорняк амброзия полыннолистная (*A. artemisiifolia* L.) активно распространяется и расширяет свой ареал на территории Восточной и Западной Европы (Gladieux et al., 2011).

Успешность борьбы с амброзией полыннолистной требует объективной оценки текущего состояния проблемы и результатов предпринятых ранее усилий, которые были направлены на подавление этого инвазивного сорняка и злостного аллергена. Без такой оценки невозможно сформулировать приоритетные задачи биометода, которые сегодня существенно отличаются от задач прошедших десятилетий, и выбрать наиболее эффективные методы их решения.

В истории инвазии амброзии полыннолистной в России можно четко выделить три этапа: начальный период (1918—1942 гг.) эксплерентного расширения ареала сорняка, легко занимающего свободные пространства, но не оказывающего разрушительного влияния на экосистемы; послевоенный этап (40—70-е гг. XX в.) экологического взрыва амброзии, вызванного нарушением почвенного покрова в результате военных действий, и формирования плотных гомогенных фитоценозов, на годы блокирующих процесс сукцессии; и современный период, являющийся результатом завоза в 60—70-е гг. XX в. на европейскую территорию первых полезных инородных фитофагов: амброзиевой совки *Tarachidia candefacta* Hüb. (Lepidoptera, Noctuidae) и амброзиевого полосатого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) (Ковалев, 1971; Ковалев, Медведев, 1983). Интродуцированные на Северный Кавказ после длительной проверки на специфичность, эти два вида насекомых в настоящее время широко рассели-

лись далеко за пределами Юга России. Однако особую важность работам по акклиматизации фитофагов амброзии придает обнаружение и описание феномена уединенных популяционных волн (УПВ) (Ковалев, Вечернин, 1986, 1989), являющихся ключевым фактором эффективности биометода в подавлении амброзии полыннолистной (Kovalev, 1989, 2004). Влияние популяционных процессов, связанных с УПВ амброзиевого листоеда, обнаруживается даже спустя 20 лет в различных агроценозах, хотя все практические работы по внедрению этого направления были прекращены к началу 90-х годов XX в.

#### УЕДИНЕННАЯ ПОПУЛЯЦИОННАЯ ВОЛНА КАК ФАКТОР ЭФФЕКТИВНОСТИ БИОМЕТОДА

Для УПВ амброзиевого листоеда характерна необычно высокая концентрация насекомых в узкой полосе — до 5000 особей на 1 кв. м. При протяженности фронта волны 1.5 км на поле эспарцета (80 га) концентрировалось порядка 10 млн жуков. Скорость движения фронта волны достигала 3 м/сут. При перемещении волны по полю в ее тылу оставалось пространство, на котором амброзия была полностью уничтожена (рис. 1—4, см. вкл.). Анализ засоренности почвы на территории акклиматизации листоеда (окрестности Ставрополя) показал также резкое снижение запаса семян амброзии (Ковалев, 1989а): на картофельном поле количество семян амброзии в поверхностном слое почвы сократилось с 24 000 шт. на 1 кв. м в 1980 г. до 35 шт. на 1 кв. м в 1985 г.

Подобный процесс, но с экологическим взрывом евразийского зверобоя обыкновенного *Hypericum perforatum* L. (Clusiaceae), происходил в Северной Америке (Huffaker, 1967). Хорошо известно, что лавинообразный рост численности этого вселенца был остановлен после успешной интродукции из Европы нескольких видов листоедов рода *Chrysolina* Motsch. (Coleoptera, Chrysomelidae) (Julien, Griffiths, 1998). К сожалению, в оценке экономического значения подавления этого важного адвентивного сорняка не принимали участия фитоценологи, а энтомологи не обратили внимания на проявление эффективности уединенных популяционных волн, формирующихся при интродукции фитофагов.

Дальнейший анализ мирового опыта биоконтроля (Kovalev, 2004; Moran et al., 2009) показал, что эффективность наиболее успешных кампаний по биологическому подавлению сорных растений обусловлена образованием УПВ. В частности, на Американском суперконтиненте европейский листоед *Chrysolina quadrigemina* (Suffrian) в 1940—1950 гг. разрушил очаги завезенного из Европы зверобоя от Канады на севере до Чили и Аргентины на юге, снизив плотность сорняка на 99 % и обеспечив его устойчивый пролонгированный контроль (Julien, Griffiths, 1998). Такой же эффективной оказалась УПВ южноамериканского слоника *Cyrtobagous salviniae* Calder et Sands (Curculionidae), интродуцированного в пресноводные водоемы Австралии, Африки, Индии и Океании и успешно подавившего очаги сальвинии *Salvinia molesta* Mitchell (Salviniaceae) (Room, Thomas, 1985; Room, 1990). Однако несмотря на то, что волновые особенности в распространении фитофагов отмечались авторами всех цитированных работ, роль уединенных волн не была замечена энтомологами, а УПВ не были исследованы как самостоятельный фактор эффективности биометода (Kovalev, 2004). Впервые это было сделано Ковалевым и Вечерниным (1986, 1989), указавшими на то, что основой эффективного применения биометода являются мероприятия по созданию условий возникновения популяционной волны фитофага, и предложившими математическую модель, описывающую наблюдаемые при интродукции амброзиевого листоеда процессы формирования и перемещения

УПВ. Модель Ковалева—Вечернина вошла в «Руководство по методам физического моделирования экосистем» (Алексеев и др., 1992); ее универсальность подтверждена успешностью практического использования модели для описания перемещения популяционной волны тамарискового листоеда *Diorhabda carinulata* (Desbrochers) (Chrysomelidae) в ходе работ по интродукции этого вида на западе США (Moran et al., 2009). Независимо от этих работ Тютюновым с соавт. (Говорухин и др., 2000; Тютюнов и др., 2002; Saroukhina et al., 2003) были получены теоретические результаты, подтверждающие критическое значение установления пространственных волновых режимов для эффективности биоконтроля в трофической системе. Влиянию на успешность биометода таких факторов, как пространственная неоднородность, способность агентов биоконтроля к направленным перемещениям, агрегированию и поиску высоких концентраций кормового ресурса, посвящены работы Льюиса (Lewis, 1994), Карейвы и Оделла (Kareiva, Odell, 1987), Грюнбаума (Grünbaum, 1998), Окубо и Левина (Okubo, Levin, 2001), Фагана с соавт. (Fagan et al., 2002), а также других теоретиков, однако особая важность результатов по интродукции и акклиматизации амброзиевого листоеда в Ставропольском крае (Ковалев, Вечернин, 1986, 1989; Ковалев, Белокобыльский, 1989), а затем в Абхазии (О. В. Ковалев, 1986) определяется тем, что теоретические предсказания эффективности УПВ при биоконтроле сорняка были убедительно подтверждены и проиллюстрированы результатами крупномасштабных полевых работ.

Каковы же условия возникновения УПВ? Прежде всего следует отметить, что уединенные популяционные волны невозможны в первичном ареале вида. Однако и при интродукции лишь немногие виды проявляют способность к формированию УПВ; до последнего времени на европейской территории не было подобных случаев при инвазиях, хотя были завезены сотни видов. Поведение насекомых, формирующих при интродукции в наземных и пресноводных экосистемах УПВ, следует сходному сценарию. Насекомые не покидают (не могут покинуть) такие необычные агрегации при перемещении волны, в тылу которой кормовой ресурс уничтожается полностью. Образование и перемещение такой популяционной волны представляет собой системный эффект, проявляющийся на популяционном уровне — каждая особь стремится избежать скоплений с недостаточной обеспеченностью кормовым ресурсом, однако именно такое индивидуальное поведение и обеспечивает самоорганизацию волны популяции агента-фитофага (Тютюнов и др., 2010).

В успешных кампаниях по биоконтролю сорных растений на разных континентах особо выделяется эффект быстрого нарастания численности: при формировании УПВ достижение численности в десятки миллионов особей происходит за время развития 4—6 поколений насекомых (Room, Thomas, 1985; Kovalev, 2004). Необходимым условием этого является наличие достаточного протяженных однородных участков с высокой плотностью растения-хозяина. Поскольку наиболее важным фактором, способствующим закреплению амброзии полыннолистной в пределах ее потенциального ареала, является нарушение почвенного покрова (MacDonald, Kotanen, 2010), после Великой Отечественной войны плотные очаги амброзии быстро возникали в нарушенных в результате военных действий местообитаниях. По-видимому, именно история боевых действий (Матишов и др., 2012), а не генетика или фитоценология, позволяет ответить на вопрос, которым задаются западные исследователи (Gladieux et al., 2011): почему, появившись в России на несколько столетий позже, чем в Западной Европе, амброзия полыннолистная более успешно и быстро распространилась на российской территории. Инвазия амброзии в послевоенный период приняла характер экологического взрыва (Ковалев, 1989а): в зоне интенсивного земледелия на

Северном Кавказе амброзия в то время превратилась в господствующий ландшафтный сорняк, блокирующий процесс естественной сукцессии, растительный покров нередко был образован только этим видом, плотность проростков которого при благоприятных условиях достигала 7 тыс. растений на 1 кв. м при фитомассе 10 т/га, — сегодня такие характеристики, как и запас в 20—30 тыс. семян на 1 кв. м поверхностного слоя почвы, могут показаться нереальными. Однако эти условия благоприятствовали формированию УПВ листоеда в 80-е годы XX в.

Из математической модели (Ковалев, Вечернин, 1989) следует, что для образования УПВ, например амброзиевого листоеда, движущейся с некоторой скоростью  $V$  в растительной ассоциации с участием амброзии, необходима вполне определенная плотность жуков на единицу фронта волны. Оценку требуемой плотности насекомых  $N$  можно произвести по формуле (см.: Ковалев, Вечернин, 1989, с. 117):

$$N = \rho V / A,$$

где  $\rho$  — плотность биомассы амброзии,  $A$  — интенсивность потребления амброзии одним жуком. Подставляя, например, значения  $\rho = 200$  г/кв. м,  $A = 0.024$  г/сут и  $V = 0.5$  м/сут, находим требуемую для образования УПВ плотность  $N = 4200$  жуков на 1 м фронта волны. Если плотность насекомых еще не достигла (или не может достигнуть) такой большой величины, то и скорость движения волны будет ниже. Так, при  $N = 1000$  жуков на 1 м фронта волны при той же плотности амброзии скорость волны составляет только 0.1 м/сут. При этом волна, ширина которой в полевых условиях достигает 4—5 метров (Ковалев, Вечернин, 1989; Kovalev, 1989), будет казаться неподвижной. Понятно, что говорить о движущейся УПВ имеет смысл только в том случае, если расстояние, на которое она смещается в течение суток ( $V$ ), сравнимо с шириной волны ( $L$ ).

Расширение территории, занятой листоедом, происходило только при достижении критической плотности, обеспечивающей уничтожение амброзии, т. е. при формировании УПВ. После интродукции в 1978 г. из Канады в Ставропольский край всего лишь 1500 жуков динамика увеличения площади ареала по годам была следующей (рис. 5): 1981 г. — 200 га, 1984 г. — 20 000 га, 1986 г. — 300 000 га. 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 достигнутая в 1985 г. скорость движения УПВ 3 м/сут, а также образование и слияние между собой вторичных очагов высокой плотности фитофага способствовали быстрому расселению листоеда в 1987—1988 гг. по основным зонам интенсивного земледелия на Северном Кавказе. Устойчивость листоеда к агротехническим мероприятиям в севооборотах способствовала резкому сокращению запаса семян сорняка в почве. Расселение листоеда на залежах в очагах амброзии привело к восстановлению естественной периодичности сукцессионного процесса, характерной для этих территорий до нашествия амброзии (Ковалев, Вечернин, 1989). Наиболее эффективный результат получен в севооборотах: до последнего времени амброзия сохраняется в некоторых агроценозах лишь по краям посевов.

Важно отметить, что на своей родине в Северной Америке этот листоед не образует агрегаций и отличается очень низкой плотностью популяций по всему обширному первичному ареалу (Ковалев, 1989б; Kovalev, 2004). Поэтому искусственное формирование уединенных волн фитофага в очагах амброзии становится важной практической задачей. Необходимые мероприятия, в частности, включают организацию участков-резерватов площадью 2—4 га с высокой плотностью фитомассы амброзии полыннолистной, на ко-

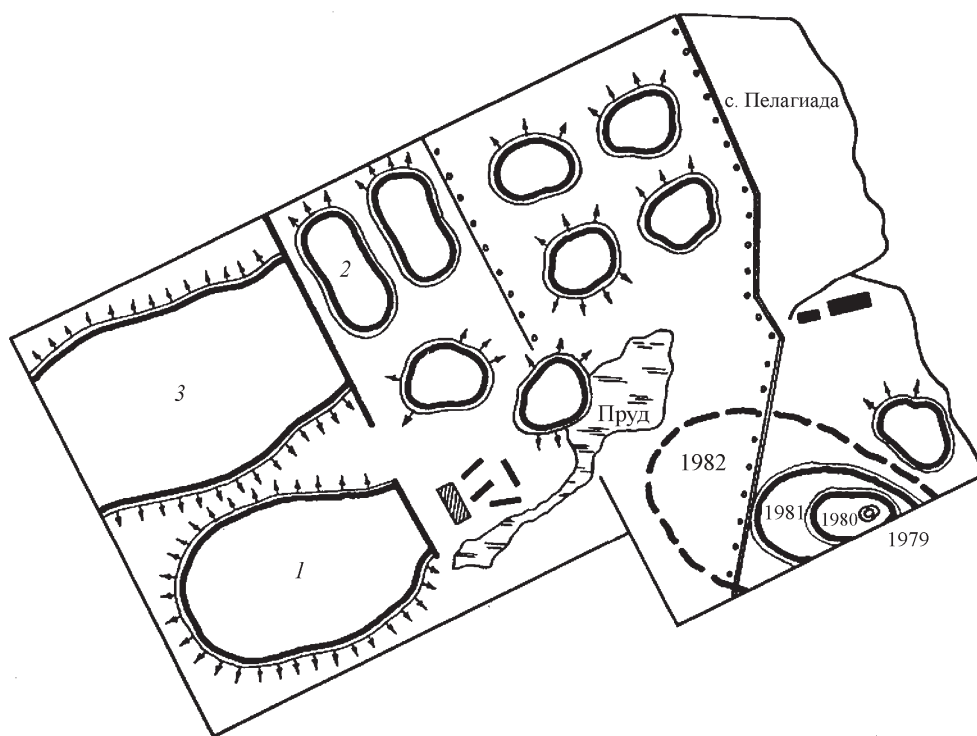


Рис. 5. Формирование уединенных популяционных волн амброзиевого листоеда в 1983 г. на территории колонизации фитофага в 1978 г. (окрестности Ставрополя). 1—3 — посевы многолетних трав и кукурузы.

торых при отсутствии каких бы то ни было агротехнических мероприятий в течение 2—3 лет происходит наращивание резервной популяции листоеда (Черкашин, 1985; Ковалев, Вечернин, 1989). По сравнению с экономическим эффектом, который дает УПВ (Ковалев, 1989а), работы по организации условий для ее возникновения нельзя считать чрезмерно дорогостоящими, особенно если учесть тот факт, что сбор акклиматизированного фитофага сегодня легко осуществляется на территории России. Создание таких резерватов — первичных очагов зарождения популяционных волн амброзиевого листоеда в каждом административном районе зараженных амброзией субъектов федерации — одна из рекомендаций методики, разработанной специалистами Зоологического института РАН (ЗИН) и Ставропольского НИИ сельского хозяйства в 80-х годах XX в.

#### ОСОБЕННОСТИ СОВРЕМЕННОГО ЭТАПА БОРЬБЫ С АМБРОЗИЕЙ ПОЛЫННОЛИСТНОЙ

К сожалению, после прекращения в конце 80-х годов XX в. финансирования работ постоянной экспедиции ЗИН были забыты не только практические рекомендации, но и теоретические выводы о роли уединенной волны фитофага. Не была получена и оценка эффективности УПВ листоеда в отмечавшемся общем подъеме урожая сельскохозяйственных культур в зоне интенсивного земледелия, хотя локально на полях совхоза «Пелагиадский» в 1985 г. была зафиксирована существенная прибавка к урожаю, которую ди-

ректор совхоза отнес к проявлению эффективности вводимого в сельском хозяйстве метода бригадного подряда.

В последние годы роль амброзиевого листоеда получила неожиданную интерпретацию в работах Резника (2009, 2011), который спустя 20 лет (!) после прохождения УПВ листоеда в Ставропольском и Краснодарском краях и Ростовской обл. проводит энтомологические учеты (2005—2007 гг.), даже не упоминая процесса УПВ и разработок УПВ, прекратившихся на этих территориях десятилетия назад, и делает вывод, что эффективность амброзиевого листоеда «пренебрежимо мала» (Резник, 2009). Математическая модель иллюстрирует сходство УПВ листоеда с автоволной горения: при прохождении УПВ среда претерпевает необратимое изменение — уничтожается кормовое растение (Ковалев, Вечернин, 1989). Если в почве сохраняется некоторый запас семян, возможно повторное прохождение УПВ до тех пор, пока этот запас не будет сведен к минимуму, а на территориях сплошных очагов амброзии не восстановится естественная сукцессия. Поэтому попытки интерпретации завершившихся много лет назад процессов некорректны.

В результате подавления плотной биомассы сорняка при прохождении УПВ фитофага достигается устранение вида-ингибитора, блокирующего естественную сукцессию в фитоценозе (Миркин, Наумова, 2012). Этот успех эффективно закрепляется конкурирующим воздействием на амброзию полыннолиственную со стороны растительных культур, рекомендуемых фитоценоотическими методами (Марьюшкина, 1986; Дзыбов, 2010; Матишов и др., 2011), эффективность которых во много раз усиливается благодаря синергетическому взаимодействию популяционных волн фитофага и комплекса культурных растений. Это еще одно проявление системности пролонгированного воздействия УПВ фитофага на биоценоз.

Помимо качественного эффекта разблокирования и ускорения сукцессии (Ковалев, 2004; Миркин, Наумова, 2012), аналогичного достигнутому в США при акклиматизации листоедов рода *Chrysolina* (Huffaker, 1967; Julien, Griffiths, 1998), последствия акклиматизации амброзиевого листоеда могут быть охарактеризованы при помощи таких количественных показателей, как оценка банка семян амброзии полыннолистной и плотности проростков этого сорняка в различных фитоценозах.

В рамках выполняемого междисциплинарного проекта ФЦП «Кадры» (Матишов и др., 2012) в сентябре—октябре 2012 г. были взяты пробы почвы с целью анализа банка семян на засоренных амброзией полыннолистной агроценозах с подсолнечником в окрестностях пос. Кагальник Азовского р-на Ростовской обл., в прибрежной зоне Научно-экспедиционной базы ЮНЦ РАН «Кагальник», а также на о. Донском и в прибрежной части Свиного Гирла Таганрогского залива. Отбор почвенных проб осуществлялся на выделенных ранее мониторинговых площадках по стандартной методике (метод конверта) на глубину 0—20 и 20—50 см с составлением средней пробы с каждого слоя весом до 1.0 кг. Запас семян амброзии рассчитывался для пахотного слоя 0—20 см (шириной 20, длиной 20 и глубиной 20 см, на стандартный штык лопаты). Полученные результаты приведены в таблице. Согласно пятибалльной бонитировочной шкале (Фесюнов, 1974), большинство проб соответствуют очень слабой (до 500 шт./кв. м) и слабой (500—1500 шт./кв. м) степени засоренности почвы семенами амброзии, за исключением октябрьской пробы № 5, которую следует отнести к среднему уровню засоренности (1500—5000 шт./кв. м). Характерно, что максимальная плотность семян достигается на краях полей. Следует заметить, что в образцах, взятых в фитоценозах пос. Кагальник в начале сентября, в верхнем слое (0—20 см) семян амброзии было несколько меньше, чем в слое 20—50 см, по-видимому, в связи с тем, что осень 2012 г. была теплой и относительно сухой, и семена амброзии текущего года еще не начали осыпаться.

Количество семян амброзии в верхнем слое почвы (0—20 см)  
на 1 кв. м (пос. Кагальник)

№ п/п	Мониторинговая площадка	Сроки отбора проб	
		1-я декада сентября	3-я декада октября
1	Поле с подсолнечником	775	900
2	Окраина поля подсолнечника	1100	1550
3	Лесополоса у поля подсолнечника	420	600
4	Поле подсолнечника	850	1375
5	Граница поля подсолнечника	1250	1725
6	Берег НЭБ «Кагальник»	100	575
7	О. Донской	200	375
8	Залежь у кладбища	150	450

Что касается оценки засоренности различных фитоценозов, то, по нашим данным, в Азовском р-не (в котором расположен пос. Кагальник) на залежных землях плотность амброзии полыннолистной составляет 251—265, в агроценозах горчицы и озимой пшеницы — 65—98, в агроценозах подсолнечника — 72—85 экз./кв. м, что в несколько раз ниже плотности проростков этого сорняка, характерной для 70-х годов XX в. (Черкашин, 1985; Ковалев, 1989а).

Результаты проведенных в 2005—2010 гг. экспедиционных исследований на территории природного Биосферного заповедника «Ростовский» Орловского р-на Ростовской обл. на базе Научно-экспедиционного стационара «Маныч» Южного научного центра РАН (Матишов и др., 2011) показали отсутствие амброзии полыннолистной на заповедных степных участках («Стариковский» и «Краснопартизанский»), в охранной зоне этот карантинный сорняк встречается локально, в основном на сильно сбитых пастбищах, вдоль дорог, вблизи кошар и населенных пунктов.

Несколько более высокий уровень засоренности фитоценозов наблюдался участками экспедиции ЮНЦ РАН, проведенной 5—10 сентября 2012 г. на территории Республики Адыгея (Шаповалов и др., 2012), где имеются относительно стабильные куртины амброзии полыннолистной, служащие прибежищем амброзиевого листоеда и амброзиевой совки. На полях с соей и кукурузой в слое почвы 0—20 см было максимальное количество семян — 3800 и 5600 шт./кв. м, что соответствует средней и сильной степени засоренности почвы сорняком. На других учетных площадках (залежах, полях с подсолнечником, окраинах полей и обочинах дорог) плотность семян не превышала 600—1300 шт./кв. м, что соответствует среднему уровню засоренности (Фесюнов, 1974). По мнению участников экспедиции (Шаповалов и др., 2012), наблюдаемая ситуация является следствием регулярного нарушения почвенного покрова: земледельцы в Республике Адыгея часто вспахивают почву, чтобы глубоко заделать семена сорняков, однако при этом большая часть семян сохраняет жизнеспособность в течение нескольких десятков лет, и при вспашке на следующий год они поднимаются на поверхность и дают всходы (Ковалев, Белокобыльский, 1989; MacDonald, Kotanen, 2010; Матишов и др., 2011).

Свидетельства качественного изменения ситуации после интродукции в экосистемы фитофагов амброзии полыннолистной отнюдь не означают, что проблема подавления этого агрессивного неófита на территории Юга России решена, но позволяют скорректировать направление работ. За прошедшие после распада СССР десятилетия изменилась структура агроценозов, наблюдается общее снижение культуры земледелия, появились необработанные

ваемые нарушенные земли, бесхозные участки, заброшенные поля и, что особенно важно, амброзия расселяется в населенных пунктах, где амброзиевый листоед не только не мог формировать уединенные волны, но и регулярно уничтожался карантинными службами вместе со скашиваемой по обочинам дорог и окраинам городов амброзией. Близкие проблемы сегодня стоят перед бывшими союзными республиками, а также странами Восточной и Западной Европы (Bohren et al., 2006; Gladieux et al., 2011; Gerber et al., 2011). В полной аналогии с тем, как это было в послевоенные годы на Юге России (Ковалев, 1989а), нарушение экосистем во время военных действий на территории бывшей Югославии послужило катализатором взрывного распространения амброзии полыннолистной на Балканском п-ове (Galzina et al., 2010; Šarić et al., 2012). В нашей стране очаги нового этапа инвазии этого злостного сорняка образуются по иным причинам. В качестве характерного примера можно привести вызванное масштабными разрушениями лесных формаций вследствие строительства олимпийских объектов невероятное быстрое распространение амброзии в Сочи, ставшее в 2012 г. настоящим бедствием региона. Вне всякого сомнения, без принятия экстренных мер проблемы с засоренностью фитоценозов в этом регионе в ближайшие годы будут только обостряться. Поэтому важной задачей нынешнего этапа борьбы с этим адвентивным сорняком должна быть организация резерватов листоеда вокруг населенных пунктов. Было бы ошибкой ожидать, что само по себе присутствие амброзиевого листоеда в экосистеме автоматически решает проблему подавления амброзии полыннолистной (Ковалев, 1989а; MacDonald, Kotanen, 2010). Апробированная методика применения этого вида хорошо известна (Черкашин, 1985; Ковалев, Вечернин, 1986, 1989), в ее основе лежит искусственное создание условий для формирования уединенных волн фитофага в очагах амброзии. Эта методика актуальна и сегодня, как актуальны и задачи интродукции новых видов из отобранного ранее комплекса фитофагов амброзии полыннолистной (Ковалев, 1989а; Gerber et al., 2011).

#### ОСОБЕННОСТИ ИНВАЗИЙ АДВЕНТИВНЫХ РАСТЕНИЙ ПОДТРИБЫ АМБРОЗИЕВЫХ (ASTERACEAE: HELIANTHEAE, AMBROSIINAE)

Проблема широкого распространения и вредоносности амброзиевых стала глобальной. Одна из причин успеха натурализации амброзиевых — биосинтез сесквитерпеновых лактонов, аналогов ювенильного гормона насекомых, вызывающих нарушение обмена при питании этими растениями и препятствующих освоению амброзиевых неспециализированными фитофагами в местах заноса. Однако на Американском континенте каждый из родов подтрибы *Ambrosiinae* имеет целый набор специфических фитофагов, часть которых может быть использована для интродукции. При отборе потенциально узких олигофагов проводились эксперименты по принудительному питанию на видах рода *Xanthium* (дурнишник), происходящего от примитивных амброзий (Ковалев, 1989а). Эволюция рода *Xanthium* сопровождалась появлением у его видов ксантанолоидов — сесквитерпеновых лактонов, не встречающихся у амброзий и действующих на узких олигофагов амброзий как ювеноиды. Поэтому, например, у гусениц амброзиевой совки *T. candefacta* появляется дополнительный шестой возраст, повышается смертность, изменяется соотношение полов и т. д. Эти показатели отклонения развития от нормы — характерная реакция на ювеноиды, которыми являются сесквитерпеновые лактоны дурнишников, а также проявление глубокой специфичности узкого олигофага к амброзиям.

При акклиматизации амброзиевого листоеда на Северном Кавказе было обнаружено редкое и необычное явление — питание жуков в уединенной по-



пуляционной волне на листьях циклахены *Cyclachaena xanthifolia* (Nutt.) Fresen., вида из близкого к амброзиям рода. Это один из самых агрессивных адвентивных видов и источник аллергических заболеваний, идентичных амброзиевым поллинозам, поэтому питание листоеда на циклахене было бы желательным. Однако при переходе на циклахену у самок этого вида прекращается развитие яиц в результате защитного действия сесквитерпеновых лактонов.

Для объяснения успеха экспансий адвентивных видов при развитии биосферных инвазий и для понимания особенностей таксонов в системе «адвентивное растение—фитофаг» при формировании уединенной популяционной волны предложена концепция экспансии «ювенильных таксонов» (Ковалев, 2004). Филогенетически молодые виды становятся начальным этапом в эволюции надвидовых таксонов, обеспечивая быстрое заполнение экологических ниш при экспансиях в разрушенные системы. В эволюционном процессе это «ценофобы», нередко занимающие начальные стадии сукцессий. Такие таксоны, сохраняя нестабильное состояние генома, при инвазиях в нарушенные экосистемы с легкостью заселяют новые территории. Среди покрытосеменных растений как самые успешные вселенцы и самые вредоносные виды адвентивных сорняков особо выделяются травянистые формы апопластных растений (Гамалей и др., 2005). Ювенильные таксоны апопластных семейств растений, в частности адвентивные виды из семейств сложноцветных, сохраняют способность к экстенсивной дивергенции и в случае инвазии успешно расширяют адаптивную зону.

Все известные в мировой практике уединенные популяционные волны (Kovalev, 2004) формируются апопластными таксонами. При этом все интродуцированные в коэволюционную систему «растение—фитофаг» виды, в частности листоеды подсемейств Chrysomelinae и Galerucinae, относятся к ювенильным таксонам рангом до подсемейства.

В заключение следует упомянуть еще об одном положительном эффекте расселения *Z. suturalis* в 80-х годах XX в. Благодаря очень высокой численности листоеда в УПВ оказалась возможной акклиматизация на Юге России американского энтомофага — клопа-периллюса *Perillus bioculatus* F. (Pentatomidae), интродукция которого на территории Краснодарского края в 1960—1970 гг. ранее была признана неудачной. Показательно, что нарастающие численности этого хищного клопа, являющегося важным фактором регуляции размножения листоеда-зигогаммы, не было замечено при проведении энтомологических учетов (Резник, 2009, 2011), энтомофаг был случайно обнаружен лишь в 2008 г., когда его присутствие в экосистеме стало повсеместным (Исмаилов, Агасьева, 2010; Есипенко, 2012). Клоп периллюс считается едва ли не единственным перспективным агентом биоконтроля колорадского жука в Европе (Суитмен, 1964; Исмаилов, Агасьева, 2010). Однако все многолетние попытки его акклиматизации, начиная с 30-х годов XX в., ни в одной из европейских стран не были успешными, и лишь недавно появились сообщения об обнаружении этого вида летом 2003 г. на европейской территории Турции (Kivan, 2004; Rabitsch, 2008, 2010) и в 2012 г. — в Болгарии (Simov et al., 2012). Упоминаются также неопубликованные сведения о находке периллюса в Греции (Rabitsch, 2008). Во всех случаях обнаруженные энтомофаги питались колорадским жуком, но об успехе интродукции говорится с большой осторожностью, поскольку речь идет лишь о небольших количествах клопов. При этом авторы не могут определить источники инвазии, связывая ее либо с предшествующими попытками интродукции *P. bioculatus* на Балканы и недавними относительно мягкими зимами (Simov et al., 2012), либо с непреднамеренным завозом клопов из США авиацией НАТО (Kivan, 2004). Очевидно, периллюс расселяется по расширяющимся ареалам амброзиевого листоеда и амброзиевой

совки в странах Черноморского бассейна. Этот энтомофаг не смог ранее акклиматизироваться в Европе, поскольку самки периллюса появляются весной значительно раньше, чем колорадский жук на картофеле (Исмаилов, Агасьева, 2010). Но именно в этот период выходят из почвы жуки амброзиевого листоеда, которые относятся к ближайшему к *Leptinotarsa* роду *Zygotogramma*. Позднее рацион периллюса пополняется гусеницами амброзиевой совки *T. candefacta* — еще одним полезным интродуцированным американским видом.

#### ВЫВОДЫ

1. При успешной интродукции фитофага формирующаяся подвижная уединенная популяционная волна (УПВ) не имеет аналогов в скорости подавления очагов адвентивных сорных растений. Необычно высокая численность насекомых в УПВ (сотни миллионов особей) никогда не достигается в первичном ареале вида.

2. УПВ обладает как свойствами автоволн, так и свойствами солитонов, занимая особое положение. Поведение насекомых в УПВ происходит по одному сценарию, подчиняясь физическим законам самоорганизации спонтанного образования волновых упорядоченных структур. Опыт показывает, что для формирования УПВ насекомых необходимо достижение ими в начальной области расселения некоторой критической плотности, позволяющей обеспечить необходимое число насекомых на единицу ширины фронта волны, т. е. как и для формирования солитона, требуется начальный «импульс» с амплитудой, превышающей определенное критическое значение.

3. Как и в результате действия автоволны, среда при прохождении УПВ претерпевает необратимое изменение — происходит практически полное уничтожение кормового растения (амброзии). Однако в почве сохраняется запас семян, что приводит к восстановлению среды — появлению амброзии на следующий год. Это делает возможным повторное прохождение УПВ до тех пор, пока не будет исчерпан запас семян амброзии в почве.

4. Устраняя доминирование амброзии, системное воздействие уединенных популяционных волн амброзиевого листоеда на фитоценозы обеспечивает пролонгированный эффект восстановления естественной сукцессии.

5. На современном этапе борьбы с амброзией полыннолистной особое внимание должно быть уделено адаптации ранее апробированных методик организации очагов распространения волн амброзиевого листоеда к условиям применения в окрестностях населенных пунктов, а также интродукции новых видов из отобранного ранее комплекса фитофагов.

Работа частично поддержана грантом ФЦП «Кадры» «Новый подход к согласованному биологическому контролю амброзии полыннолистной и колорадского жука» (шифр 2012-1.1-12-000-1001-033, согл. 8044).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В. В., Крышев И. И., Сазыкина Т. Г. Физическое и математическое моделирование экосистем. (Руководство по методам физического моделирования экосистем). СПб.: Гидрометеоиздат, 1992. 368 с.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 494 с.
- Гамалей Ю. В., Пахомова М. В., Баташев Д. Р., Разумовская А. В., Войцеховская О. В., Шереметьев С. Н. Симпластные и апопластные дудольные // Ботан. журн. 2005. Т. 90. С. 1473—1485.

- Говорухин В. Н., Моргулис А. Б., Тютюнов Ю. В. Медленный таксис в модели хищник—жертва // ДАН. 2000. Т. 372, № 6. С. 730—732.
- Дзыбов Д. С. Агростепи. Ставрополь: АГРУС, 2010. 256 с.
- Есипенко Л. П. Сопряженная инвазия амброзиевого полосатого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) и хищного клопа *Perillus bioculatus* F. (Heteroptera, Pentatomidae) на юге России // XIV съезд Русского энтомологического общества. Россия, Санкт Петербург, 27 августа—1 сентября 2012 г. Матер. съезда. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2012. С. 145.
- Исмаилов В. Я., Агасьева И. С. Хищный клоп *Perillus bioculatus* Fabr. Новый взгляд на возможности акклиматизации и перспективы использования // Защита и карантин растений. 2010. № 2. С. 30—31.
- 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. Опыт и некоторые итоги биологического метода борьбы с заносными сорняками на примере подавления амброзий // Тр. Всесоюз. энто-мол. общ-ва. 1986. Т. 68. С. 153—156.
- Ковалев О. В. Расселение адвентивных растений трибы амброзиевых в Евразии и разработка биологической борьбы с сорняками рода *Ambrosia* L. (Ambrosiaceae, Asteraceae) / Ковалев О. В., Белокобыльский С. А. (ред.). Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989а. С. 7—23. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 189).
- Ковалев О. В. Микроэволюционные процессы в популяции амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae), интродуцированного из Северной Америки в СССР / Ковалев О. В., Белокобыльский С. А. (ред.). Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989б. С. 139—165. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 189).
- Ковалев О. В. Новая концепция формирования биосферных инвазий: экспансия «ювенильных» таксонов / Алимов А. Ф., Богущкая Н. Г. (ред.). Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищ. науч. изд. КМК, 2004. С. 53—68.
- Ковалев О. В., Белокобыльский С. А. (ред.). Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. 235 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 189).
- Ковалев О. В., Вечернин В. В. Обнаружение и описание явления образования уединенной популяционной волны интродуцированных насекомых / Ковалев О. В., Белокобыльский С. А. (ред.). Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 105—120. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 189).
- Ковалев О. В., Вечернин В. В. Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтномол. обозр. 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 // Энтномол. обозр. 1983. Т. 62, вып. 1. С. 17—32.
- Марьюшкина В. Я. Амброзия полыннолистная и основы биологической борьбы с ней. К.: Наукова думка, 1986. 120 с.
- Матишов Г. Г., Афанасенко В. И., Кринко Е. Ф., Курбат Т. Г. Война. Юг. Перелом. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2012. 284 с.
- Матишов Г. Г., Есипенко Л. П., Ильина Л. П., Агасьева И. С. Биологические способы борьбы с амброзией в антропогенных фитоценозах Юга России. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2011. 144 с.
- Матишов Г. Г., Тютюнов Ю. В., Титова Л. И., Ковалев О. В., Ильина Л. П., Бердников С. В. Согласованный биоконтроль амброзии полынно-листной и колорадского жука на Юге России (междисциплинарный проект) // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2012. Т. 6. С. 80—84.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа, АН РБ: Гелем, 2012. 488 с.

- Резник С. Я. Факторы, определяющие границы ареалов и плотность популяций амброзии полыннолистной *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) и амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Вестн. защ. раст. 2009. № 2. С. 20—28.
- Резник С. Я. Плотность популяции и характер произрастания кормового растения как факторы, лимитирующие ареал амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомолог. обозр. 2011. Т. 90, вып. 1. С. 17—27.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
- Суитмен Х. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми и сорными растениями (пер. с англ.). М.: Колос, 1964. 575 с.
- Тютюнов Ю. В., Загребнева А. Д., Сурков Ф. А., Азовский А. И. Моделирование потока популяционной плотности организмов с периодическими миграциями // Океанология. 2010. Т. 50, № 1. С. 72—81.
- Тютюнов Ю. В., Сапухина Н. Ю., Сенина И. Н., Ардити Р. Явная модель поискового поведения хищника // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63, № 2. С. 137—148.
- Фисюнов А. В. Методические рекомендации по учету и картированию засоренности посевов. Днепропетровск: ВНИИК, 1974. 70 с.
- Черкашин В. Н. Акклиматизация амброзиевого полосатого листоеда *Zygogramma suturalis* F. в Ставропольском крае и возможность использования его в борьбе с амброзией полыннолистной // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси: Грузинский НИИ защ. раст., 1985. 24 с.
- Шаповалов М. И., Ильина Л. П., Зотов А. А., Соколова Т. А., Сушко К. С., Стахеев В. В., Моторин А. А. Экологические особенности комплекса «амброзия—фитофаг—хищник» на Северо-Западном Кавказе // Вестн. Адыгейск. гос. ун-та. Сер. 4: Естественно-математические и технические науки. 2012. № 4 (110). С. 54—67.
- Bohren C., Mermillod G., Delabays N. Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in Switzerland: development of a nationwide concerted action // J. Plant Diseases Protection (Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz. Sonderheft). 2006. Vol. 20. P. 497—503.
- Fagan W. F., Lewis M. A., Neubert M. G., Van Den Driessche P. Invasion theory and biological control // Ecology Letters. 2002. Vol. 5, iss. 1. P. 148—157.
- Galzina N., Barić K., Šćepanović M., Goršić M., Ostojić Z. Distribution of invasive weed *Ambrosia artemisiifolia* L. in Croatia // Agriculturae Conspectus Scientificus. 2010. Vol. 75, N 2. P. 75—81.
- Gerber E., Schaffner U., Gassmann A., Hinz H. L., Seier M., Müller-Schärer H. Prospects for biological control of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe: learning from the past // Weed Research. 2011. Vol. 51, N 6. P. 559—573.
- Gladieux P., Giraud T., Kiss L., Genton B. J., Jonot O., Shykoff J. A. Distinct invasion sources of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in Eastern and Western Europe // Biol. Invasions. 2011. Vol. 13. P. 933—944.
- Grünbaum D. Using spatially explicit model to characterize performance in heterogeneous landscape // Amer. Naturalist. 1998. Vol. 151, N 2. P. 97—115.
- Huffaker C. B. A comparison of the status of biological control of St. John's wort in California and Australia // Mushi. 1967. Vol. 39. (Suppl.). P. 51—73.
- Julien M. N., Griffiths M. W. Biological Control of Weeds: A World Catalogue of Agents and Their Target Weeds, 4<sup>th</sup> edn. Wallingford, UK: CABI Publishing, 1998. 223 p.
- Kareiva P., Odell G. Swarms of predators exhibit «prey-taxis» if individual predators use area-restricted search // Amer. Naturalist. 1987. Vol. 130, N 2. P. 233—270.
- Kivan M. Some observations on *Perillus bioculatus* (F.) (Heteroptera: Pentatomidae), a new record for the entomofauna of Turkey // Turkish J. Entomol. 2004. Vol. 28, N 2. P. 95—98.
- Kovalev O. V. New factor of efficiency of phytophages: a solitary population wave and succession process / Delfosse E. S. (ed.). Proc. VII Int. Symp. Biol. Weeds, 6—11 March 1988, Rome, Italy: Ist. Sper. Patol. Veg. (MAF). 1989. P. 51—53.

- Kovalev O. V. The solitary population wave, a physical phenomenon accompanying the introduction of a chrysomelid / Jolivet P., Santiago-Blay J. A., Schmitt M. (eds). *New Developments in the Biology of Chrysomelidae*. The Hague, the Netherlands: SPB Academic Publishing bv, 2004. P. 591—601.
- Lewis M. A. Spatial coupling of plant and herbivore dynamics: the contribution of herbivore dispersal to transient and persistent «waves» of damage // *Theor. Population Biol.* 1994. Vol. 45, N 3. P. 277—312.
- MacDonald A. A. M., Kotanen P. M. The effects of disturbance and enemy exclusion on performance of an invasive species, common ragweed, in its native range // *Oecologia*. 2010. Vol. 162. P. 977—986.
- Moran P. J., DeLoach C. J., Dudley T. L., Sanabria J. Open field host selection and behavior by tamarisk beetles (*Diorhabda* spp.) (Coleoptera: Chrysomelidae) in biological control of exotic saltcedars (*Tamarix* spp.) and risks to non-target athel (*T. aphylla*) and native *Frankenia* spp. // *Biol. Control*. 2009. Vol. 50. P. 243—261.
- Okubo A., Levin S. A. *Diffusion and Ecological Problems: Modern Perspectives*. New York: Springer, 2001. 467 p.
- Rabitsch W. Alien true bugs of Europe (Insecta: Hemiptera: Heteroptera) // *Zootaxa*. 2008. N 1827. P. 1—44.
- Rabitsch W. True bugs (Hemiptera, Heteroptera). Chapter 9.1 / Roques A., Kenis M., Lees D., Lopez-Vaamonde C., Rabitsch W., Rasplus J.-Y., Roy D. (eds). *Alien Terrestrial Arthropods of Europe*. Sofia: Pensoft Publishers, 2010. *BioRisk*. Vol. 4, N 1. P. 407—433.
- Room P. M. Ecology of a simple plant—herbivore system. Biological control of *Salvinia* // *Trends in ecology and evolution*. 1990. Vol. 5, N 3. P. 74—79.
- Room P. M., Thomas P. A. Nitrogen and establishment of a beetle for biological control of the floating weed *Salvinia* in Papua New Guinea // *J. Appl. Ecol.* 1985. Vol. 22. P. 139—156.
- Sapoukhina N., Tyutyunov Yu., Arditi R. The role of prey-taxis in biological control: a spatial theoretical model // *Amer. Naturalist*. 2003. Vol. 162, N 1. P. 61—76.
- Šarić T., Ostojić Z., Stefanović L., Milanova S. D., Kazinczi G., Tyšer L. The changes of the composition of weed flora in southeastern and central Europe as affected by cropping practices // *Herbologia*. 2011. Vol. 12, N 1. P. 5—27.
- Simov N., Langourov M., Grozeva S., Gradinarov D. New and interesting records of alien and native true bugs (Hemiptera: Heteroptera) from Bulgaria // *Acta Zool. Bulgar.* 2012. Vol. 64, N 3. P. 241—252.

Зоологический институт РАН,  
 Санкт-Петербург;  
 e-mail: kovalev@OK11495.spb.edu;  
 Институт аридных зон  
 Южного научного центра РАН,  
 Ростов-на-Дону;  
 НИИ механики и прикладной математики  
 Южного федерального университета,  
 Ростов-на-Дону;  
 e-mail: tyutyunov@sfnu.ru;  
 iljina@ssc-ras.ru  
 Южный научный центр РАН,  
 Ростов-на-Дону;  
 e-mail: berdnikov@ssc-ras.ru

Поступила 5 III 2013.

#### SUMMARY

Being stimulated by disturbance of the natural habitats, explosive spread of common ragweed in the postwar years created an ideal vacant niche for acclimatization of the North American phytophagous insects introduced to the South of Russia in the 1960—1970th. The propagation of these species resulted in restoration of natural periodicity of succession process and promoted the subsequent acclimatization of the predacious stink bug *Perillus bioculatus*, an extremely important entomophage for biological control of the Colorado potato beetle. Besides an economic effect, the studies on introduction had important theoretical significance, allowing revealing the phenomenon of solitary population wave (SPW) of the ragweed leaf beetle. Theoretical study of SPW as a key factor determining the efficacy of weed biocontrol application underlies the method of biological suppression of common ragweed, based on SPW formation by means of arranging local refuges for initial increase of the beetle population abundance.



Рис. 1. Амброзиевый листоед *Zygogramma suturalis* F. в уединенной популяционной волне на поврежденных растениях амброзии полыннолистной (Ставропольский край). Фото О. В. Ковалева.

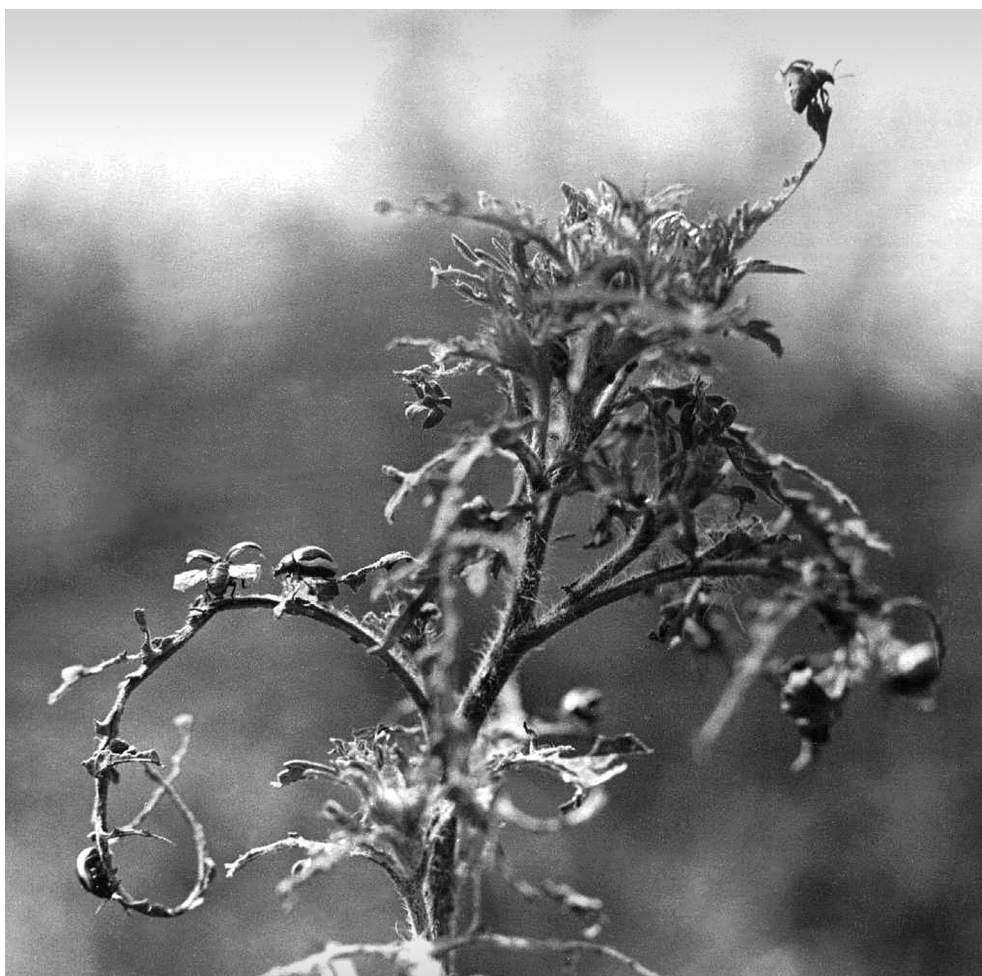


Рис. 2. Летающие особи амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. в уединенной популяционной волне (Ставропольский край). Фото О. В. Ковалева.





Рис. 3. Перезимовавшие жуки амброзиевого листоеда на проростках амброзии полынно-листной (Ставропольский край). Фото О. В. Ковалева.



Рис. 4 (продолжение рис. 3).