

УДК 595.768.23 : 591.532.2

© С. Я. Попов

ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ МАЛИННО-ЗЕМЛЯНИЧНОГО ДОЛГОНОСИКА ANTHONOMUS RUBI HERBST (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE)

[S. J. POPOV. TROPICAL RELATIONS OF THE STRAWBERRY BLOSSOM WEEVIL ANTHONOMUS RUBI HERBST (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE)]

Малинно-земляничный долгоносик (*Anthonomus rubi* Herbst), подгрызающий при откладке яиц бутоны земляники, малины и шиповника, отличается высокой вредо-способностью и вредоносностью. Почти любая яйцекладка означает потерю будущего плода растения. Его специфичный образ жизни (развитый у имаго танатоз, скрытое развитие преимагинальных стадий внутри подгрызенных бутонов) позволяет сохра-няться популяциям выше уровня экономического порога вредоносности даже на промышленных плантациях, где применяются инсектицидные обработки. В связи с тем что в агроценозах земляники неоптимально полагаться на эффективную регуля-цию его популяций со стороны природных паразитов и хищников (Попов, 1991), а химический инсектицидный пресс на скороплодных деликатесных культурах неже-лателен, целесообразно обратиться к детальному анализу пищевых связей вредителя, которые могут выступать регулятором популяций как на уровне рождаемости, так и смертности. В первом случае кормовые растения, обнаруживая широкий континуум в разнообразии тканей как источника питания имаго и личинки и в разнообразии форм бутонов как субстрата для размещения яиц, могут обеспечивать процветание или, наоборот, депрессию популяции. Во втором случае, учитывая невысокие мигра-ционные свойства *A. rubi* (Leska, 1965), его относительно узкую специализацию (Савздарг, 1929, 1960; Lekic, 1962), при рационально построенном культурообороте, а также при отсутствии в близлежащих стациях дикорастущих кормовых растений, пищевой фактор может выступать причиной почти полной гибели популяций вреди-теля.

Регистрация трофических связей *A. rubi* позволяет полнее исследовать процесс становления пищевой специализации как типа адаптации. Она важна и с точки зрения познания поведенческих или иных барьеров, затрудняющих или нарушающих проте-кание довольно сложного и энергоемкого стереотипа откладки яйца, что важно при выведении устойчивых к вредителю сортов. Отметим, что имеющиеся в литературе сведения по кормовым растениям *A. rubi* довольно отрывочны, некоторые — проти-воречивы, они разбросаны в разрозненных публикациях. В предлагаемой работе приведен анализ трофических связей *A. rubi*, сделанный на основе литературных данных и собственных наблюдений. Подобное обобщение, проведенное в объеме европейской флоры, хотя и не претендующее на завершенность, осуществлено в мировой литературе впервые. Оно выполнено в связи с необходимостью дальнейшего совершенствования интегрированной защиты земляники, малины и шиповника от опасного вредителя.

Наблюдения осуществлялись в ботанических садах Москвы, на промышленных плантациях земляники и малины и в прилегающих к ним станциях коллективного сельскохозяйственного производства им. Ленина Московской обл., культивирующего землянику с 1932 г., а также на приусадебных участках Московской и Тверской областей, имевших высокую заселенность вредителем. Параллельно наблюдениям с целью установления потенциального предпочтения половозрелые осемененные самки *A. rubi* помещались по одной в изоляторы — химические стаканы объемом 500—700 мм, прикрытые сверху двухслойной марлей; туда же в небольших сосудах с водой выставлялись букетики бутонизирующих растений. Минимальное число повторностей (изоляторов) — 3, однако если бутоны тестируемых растений не подгрызались, то оно увеличивалось до 6—10, или же опыт повторялся в очередном сезоне. При этом в течение недели и более фиксировали наличие пищевых погрызов на растениях и все случаи погрызов цветоножек бутонов. Эталонным кормовым растением, по которому предварительно тестировались самки *A. rubi* на индивидуальную возможность откладки яиц, служила садовая земляника *Fragaria × ananassa* Duch. Маршрутные обследования и лабораторные опыты в разных объемах осуществлялись в 1986, 1987, 1990, 1992 и 1994 гг.

Особи, находившиеся в подгрызенных бутонах некоторых растений, выводились до имаго. При этом подгрызенные бутоны помещались в стеклянные боксы, прикрытые ватными пробками, а те в свою очередь — под стеклянный колпак, где создавалась более благоприятная влажность. Изоляторы находились при комнатной температуре 18—22°.

Наименование семейств и родов растений, а также их местоположение в списке тестируемых растений дано, по Тахтаджяну (1987), растения в пределах рода размещены в алфавитном порядке. Виды растений обозначены в соответствии со сводкой «Сосудистые растения СССР» Черепанова (1981), в некоторых случаях приведены их синонимы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

ДОПОЛНИТЕЛЬНОЕ И АКТИВНОЕ ПИТАНИЕ *A. RUBI*

Известные нам сведения о трофических связях *A. rubi* приведены в таблице. В природных условиях дополнительное (весеннее) питание *A. rubi* осуществлялось в основном на растениях подкласса Rosidae: семейств Rosaceae и Grossulariaceae. Нами зафиксирован только один случай, когда несколько жуков питались в природе на растении, филогенетически отдаленном от Rosidae, — сурепке *Barbarea vulgaris* R. Br. (сем. Cruciferae, подкласс Dilleniidae). Дополнительное питание *A. rubi* на несвойственных ему растениях — *Barbarea vulgaris*, а также на смородине *Ribes nigrum* L. (сем. Grossulariaceae) осуществлялось, если основное растение-хозяин (земляника) находилось на ранних стадиях морфогенеза, в частности в фазе отрастания листьев, а дополнительное растение — в фазе бутонизации или цветения. Как только формировались генеративные органы основного растения-хозяина, имаго полностью концентрировались на нем.

В природных условиях нами не зафиксировано питание насекомого на бутонизирующих или цветущих растениях семейств Ranunculaceae (*Ranunculus* L.) и Papaveraceae (*Chelidonium* L.), содержащих «острые» для многих фитофагов гликозиды, а также на растениях семейств Geraniaceae (*Geranium* L.), Hydrangeaceae (*Philadelphus* L.) и Viburnaceae (*Viburnum* L.). Не были зарегистрированы *A. rubi* на доминирующем весной на промышленных плантациях земляники сорном растении одуванчике лекарственном *Taraxacum officinale* Wigg. (анализировалось более 500 учетных площадок с несколькими растениями на каждой).

В изоляторах самки *A. rubi* в основном воздерживались от погрызов на растениях семейств Ranunculaceae и Papaveraceae, но осуществляли погрызы лепестков и других частей соцветия у растений остальных упомянутых выше семейств. Тем не менее в одном из опытов нами отмечены погрызы *A. rubi* на бутонах лютика ползучего *Ranunculus repens* L., однако, как мы считаем, они выполнены не в качестве собственно дополнительного питания, а как элемент стереотипа поведения при откладке яйца, где пищевые (пробные) погрызы субстрата перед овуляцией обязательны. В таблице подобные случаи выделены звездочками.

В пределах сем. Rosaceae наибольшее число пищевых связей отмечено в отноше-

Трофические связи *Anthonomus rubi* Herbst

Анализируемые растения	Дополнительное питание		Откладка яиц		Автор
	в природе	в изоляторах	в природе	в изоляторах	
Сем. Ranunculaceae					
<i>Ranunculus acris</i> L.	Не зафиксировано	Не зафиксировано	—	—	Собственные наблюдения
<i>R. repens</i> L.	То же	+*	—	—	То же
Сем. Papaveraceae					
<i>Chelidonium majus</i> L.	*	Не зафиксировано	—	—	*
Сем. Crucifera					
<i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.	+	Не изучалось	—	—	*
Сем. Grossulariaceae					
<i>Ribes nigrum</i> L.	+	То же	—	—	*
Сем. Rosaceae					
Подсем. Spiraeoideae					
<i>Spiraea chamaedryfolia</i> L.	Не зафиксировано	Не зафиксировано	—	—	*
<i>Stephanandra tanakae</i> Franch. et Sav.	То же	То же	—	—	*
<i>Physocarpus amurensis</i> (Maxim.) Maxim.	*	*	—	—	*
<i>Ph. opulifolius</i> (L.) Maxim.	*	+*	Не зафиксирована	+*	*
Подсем. Rosoideae					
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	Не зафиксировано	Не изучалось	—	—	*
<i>Rubus caesius</i> L.			Не зафиксирована	+	Савдарг, 1929
То же	+		+		Lekic, 1962
*	Не зафиксировано	+	Не зафиксирована	+	Собственные наблюдения
<i>R. fruticosus</i> L.	+		+		Lekic, 1962
<i>R. idaeus</i> L.	+	+	+	+	Все авторы
<i>R. montanus</i> Hal.	+		+		Lekic, 1962
<i>Rubacer odoratum</i> (L.) Rydb.	Не зафиксировано	+	Не зафиксирована	+	Собственные наблюдения
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	+		+		Чэнь Чжунмэй, 1960
<i>R. canina</i> L.	+	+	+	+	Все авторы
<i>R. cinnamomea</i> L.	+		+		Чэнь Чжунмэй, 1960
<i>R. gallica</i> L.	+		+		Hoffmann, 1954
<i>R. hugonis</i> Hemsl.	+		+		Jorgensen, 1980
<i>R. pimpinellifolia</i> L. (= <i>R. spinosissima</i> L.)	+		+		Чэнь Чжунмэй, 1960
	+		+		Jorgensen, 1980
<i>R. rubrifolia</i> Vill. (= <i>R. glauca</i> Poir.)	+		+		Иоаннисиани, 1972

Анализируемые растения	Дополнительное питание		Откладка яиц		Автор
	в природе	в изоляторах	в природе	в изоляторах	
<i>Rosa rugosa</i> Thunb.	+		+		Hoffmann, 1954
То же	+		+		Glowacki, 1966
<i>R. tomentosa</i> Smith	+		+		Hoffmann, 1954
<i>Potentilla alba</i> L.	Не зафиксировано	+	Не зафиксирована	+	Собственные наблюдения
<i>P. anserina</i> L.	+	+	+	+	Савдарг, 1960
То же		+		+	Чэнь Чжун-мэй, 1960
«	+	+	+	+	Собственные наблюдения
<i>P. argentea</i> L.	+		+		Lekic, 1962
<i>P. argyrophylla</i> Wall.	Не зафиксировано	+	Не зафиксирована	+	Собственные наблюдения
<i>P. collina</i> Wib.	+		+		Lekic, 1962
<i>P. erecta</i> (L.) Raeusch.	Не зафиксировано	+	Не зафиксирована	+	Собственные наблюдения
<i>P. megalantha</i> Takeda		+		+	То же
<i>P. nepalensis</i> Hook.		Не зафиксировано	—	—	«
<i>P. nitida</i> L.		+	Не зафиксирована	+	«
<i>P. rupestris</i> L.	+	+	+	+	«
<i>Comarum palustre</i> L.	Не зафиксировано	Не изучалось	—	—	«
<i>Pentaphylloides davurica</i> (Nestl.) Ikonn.	+	+	+	+	«
<i>P. friederichsenii</i> Hort.	+	+	+	+	«
<i>P. fruticosa</i> (L.) O. Schwarz	+	+	+	+	«
<i>Duchesnea indica</i> (Andr.) Focke	Не зафиксировано	+	Не зафиксирована	+	«
<i>Fragaria × ananassa</i> Duch. (=F. grandiflora Ehrh.)	+	+	+	+	Все авторы
<i>F. chiloensis</i> (L.) Duch.	+	+	+	+	Собственные наблюдения
<i>F. elatior</i> Ehrh.	+		+		Чэнь Чжун-мэй, 1960
То же	+		+		Lekic, 1962
<i>F. moschata</i> Duch.	+	+	+	+	Все авторы
<i>F. nipponica</i> Makino	+	+	+	+	Собственные наблюдения
<i>F. orientalis</i> Losinsk.	+	+	+	+	То же
<i>F. ovalis</i> (Legm.) Rydb.	Не зафиксировано	+	Не зафиксирована	+	«
<i>F. virginiana</i> Duch.	+	+	+	+	«
<i>F. viridis</i> Duch.	+	+	+	+	«
<i>F. yezoensis</i> Hara	+	+	+	+	«
<i>Geum aleppicum</i> Jacq.	+	+	Не зафиксирована	+	«
<i>G. bulgaricum</i> Panc.	+	+	То же	+	«
<i>G. chiloense</i> Balb.	+	+	+	+	«
<i>G × intermedium</i> Ehrh.	+	+	Не зафиксирована	+	«
<i>G. rivale</i> L.		+	То же	+	Савдарг, 1960

Анализируемые растения	Дополнительное питание		Откладка яиц		Автор
	в природе	в изоляторах	в природе	в изоляторах	
<i>Geum rivale</i> L.	Не зафиксировано	+	Не зафиксирована	+	Чэнь Чжун-мэй, 1960
То же		+	То же	+	Собственные наблюдения
<i>G. urbanum</i> L.	+	+	+	+	Lekic, 1962
То же	+	+	+	+	Собственные наблюдения
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	Не зафиксировано	Не изучалось			«
<i>Poterium sanguisorba</i> L.	То же	То же			«
<i>Alchemilla vulgaris</i> L.	+		+		Савдзарг, 1960
	+				Чэнь Чжун-мэй, 1960
	+	+	+		Lekic, 1962
					Иоаннисиани, 1972
	Не зафиксировано	Не изучалось			Собственные наблюдения
<i>Sanguisorba</i> L.	То же	То же			То же
Подсем. Maloideae					
<i>Pyrus communis</i> L.	Не зафиксировано	«	Не зафиксирована	Не изучалась	«
<i>Malus domestica</i> Borkh.	То же	«			«
<i>Cotoneaster pyracantha</i> Sprach.			+		Hoffmann, 1954
То же			+		Lekic, 1962
<i>Crataegus intricata</i> Lge.			+		Glowacki, 1966
<i>C. monogyna</i> Jacq.			+		Hoffmann, 1954
<i>C. oxyacantha</i> L. (= <i>C. curvisepala</i> Lindm.)			+		То же
<i>C. sanguinea</i> Pall.	«	+	+	+	Собственные наблюдения
Подсем. Prunoideae					
<i>Cerasus</i> Mill.	«	Не изучалось	Не зафиксирована	Не изучалась	Собственные наблюдения
<i>Prunus spinosa</i> L.	«		+		Hoffmann, 1954
Сем. Geraniaceae					
<i>Geranium pratense</i> L.	«	+*			Собственные наблюдения
Сем. Hydrangeaceae					
<i>Philadelphus</i> L.	«	+*			То же
Сем. Viburnaceae					
<i>Viburnum opulus</i> L.	«	+*			«
Сем. Asteraceae					
Подсем. Lactucoideae					
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.		Не изучалось			«

Анализируемые растения	Дополнительное питание		Откладка яиц		Автор
	в природе	в изоляторах	в природе	в изоляторах	
<i>Arctium lappa</i> L.	+**				Чэнь Чжун-мэй, 1960 Lekic, 1962
<i>Cirsium acaule</i> Scop. <i>C. arvense</i> (L.) Scop.	+** +**				
Подсем. <i>Asteroideae</i>					Чэнь Чжун-мэй, 1960 Lekic, 1962
<i>Rudbeckia laciniata</i> L.	+**				
То же	+**				То же Чэнь Чжун-мэй, 1960 Lekic, 1962
<i>Matricaria chamomilla</i> L.	+**				
<i>M. inodora</i> L. (= <i>M. perforata</i> Merat)	+**				Чэнь Чжун-мэй, 1960 Lekic, 1962
<i>M. suaveolens</i> (Buch.) A. et G.	+**				

Примечание. * — питание, связанное с выполнением стереотипа поведения при откладке яйца зрелой самкой; ** — питание отродившихся молодых жуков в летний период.

нии подсем. *Rosoideae*. В своих наблюдениях мы не смогли зафиксировать питание *A. rubi* в природных условиях на древесных растениях подсемейств *Spigaeoideae*, *Maloideae* и *Rupoideae*. Однако, по данным ряда авторов (см. таблицу), на *Maloideae* и *Rupoideae* оно осуществляется. В изоляторах на тестируемых растениях подсем. *Spigaeoideae* только однажды не было отвергания питания на бутонах, в других случаях жуки не питались. Справедливости ради отметим, что не известно, достаточно ли для формирования половых продуктов насекомого комплекса тех растений, на которых оно не откладывает свои яйца.

Активное питание популяций *A. rubi* осуществлялось в основном на тех растениях-хозяевах, где происходило развитие преимагинальных стадий, а также, по сведениям ряда авторов (см. таблицу), на соцветиях растений сем. *Asteraceae*, в массе встречающихся в период отрождения имаго. Отметим, что растения семейств *Asteraceae* и *Rosaceae* происходят от общего предка, восходящего, по классификации Тахтаджяна (1987), к надпорядку *Rosanae*.

В предлагаемую нами таблицу не включены результаты наблюдений Иоаннисиани (1972), которая находила *A. rubi* на ольхе *Alnus* Mill. (сем. *Betulaceae*), иве *Salix* L. (сем. *Salicaceae*), дубе *Quercus* L. (сем. *Fagaceae*), люцерне *Medicago* L. (сем. *Fabaceae*), ревене *Rheum* L. (сем. *Polygonaceae*), лопухе *Arctium* L. и ромашке *Matricaria* L. (сем. *Asteraceae*), поскольку автором публикации не сказано, происходило ли питание насекомого (и какое, когда?) на указанных растениях. То же самое сделано по отношению к результатам наблюдения Рейттера (Reitter, 1916), который, по всей видимости, ошибочно указал местонахождение личинки *A. rubi* на эспарцете *Onobrychis* Mill. (сем. *Fabaceae*).

ОТКЛАДКА ЯИЦ

Откладка яиц *A. rubi* происходила в подавляющих случаях в нераспустившиеся бутоны.

Самки насекомого откладывали яйца только в бутоны растений сем. *Rosaceae* (см. таблицу). В пределах семейства растения разных подсемейств избирались в разной степени, что обусловлено, скорее всего, коэволюционными процессами. В

природных условиях нами не было зафиксировано ни одного случая откладки яиц в бутоны растений подсем. *Spigaeoideae*, которые отличаются от бутонов растений подсем. *Rosoideae* более плоским вогнутым гипантием. В искусственных же условиях только в единственном подгрызенном бутоне пузыреплодника калинолистного *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim. из многих предлагавшихся (опыт с растением выполнялся в 1986, 1989, 1992 и 1994 гг.) было обнаружено одно яйцо. Возможно, что данный факт следует отнести к разряду «выброс яйца» зрелой самкой. По-видимому, яйца не размещались в бутоны *Spigaeoideae* в том числе из-за малого размера бутонов.

В пределах подсем. *Rosoideae* для откладки яиц избирались те виды растений, которые имели оформленные бутоны размером от 3.0 до 12.5 мм в диаметре, как правило, с выпуклым гипантием, с цветоножками от 0.8 до 2.5 мм в диаметре в местах подгрыза. Растения, не имеющие выраженных бутонов, превышающих размер откладываемого яйца насекомого, а именно лабазник *Filipendula* Mill., кровохлебка *Sanguisorba* L., сабельник *Comarum* L., репешок *Agrimonia* L., черноголовник *Potentilla* L., манжетка *Alchemilla* L., по нашим наблюдениям не использовались для откладки яиц. По-видимому, имеющиеся утверждения (Савдарг, 1960; Lekic, 1962) о том, что *A. rubi* могут размещать свои яйца в манжетку, являются ошибочными. Наиболее широким оказался круг растений-хозяев из родов *Fragaria* L., *Rosa* L., *Potentilla* L., *Rubus* L. и *Geum* L. В открытом грунте (в ботаническом саду Сельскохозяйственной академии) на делянках размером 1 × 5 м самки насекомого ежегодно предпочитали размещать свои яйца прежде всего на растениях рода *Fragaria*: землянике садовой *Fragaria × ananassa* Duch., землянике чилотской (чилийской) *F. chilensis* Duch., землянике мускусной *F. moschata* Duch., землянике японской *F. pinnata* Makino, землянике восточной *F. orientalis* Losinsk., землянике лесной *F. vesca* L., землянике виргинской *F. virginiana* Duch., землянике зеленой *F. viridis* Duch., землянике иезской *F. yezoensis* Haga. Однако в некоторые годы *F. pinnata*, зацветая раньше, чем созревали самки насекомого, «уходила» от повреждений, обнаруживая фенологический тип устойчивости. Определенный интерес и недоумение вызывает факт почти полного отсутствия в открытом грунте (на указанных делянках) повреждений земляники овальной *F. ovalis* (Legt.) Rydb., которая, зацветая до первых овуляций насекомого, имела пригодные для откладки яиц бутоны около 50 дней. В изоляторах этот вид растения достоверно повреждался *A. rubi*. Отметим, что *F. ovalis* имеет типичный для *Fragaria* тип двухлучевого соцветия с бутонами, имеющими выпуклый гипантий (Коровкин, Ухова, 1994).

Растения рода *Rubus* L. в природных условиях обнаруживали значительную разницу в избирательности. Малина *R. idaeus* L. по привлекательности для вредителя и частоте повреждений занимала второе место после земляники садовой. По нашим наблюдениям, ежевика сизая *R. caesius* L., если рядом находилась земляника садовая или малина, не повреждалась. Однако о возможности ее повреждения в искусственных условиях сообщал еще Савдарг (1929). Также не размещали *A. rubi* свои яйца в природных условиях в бутоны малиноклена пахучего *Rubus odoratum* (L.) Rydb. Бутоны этого растения покрыты густыми волосками, выделяющими клейкий экссудат. В изоляторах половозрелые самки в течение первых 3—5 дней избегали находиться в его бутоне. В одном из наших опытов, которые проводились трижды (в 1989, 1990 и 1992 гг.), откладка яиц в бутоны *R. odoratum* все же состоялась, но с явным запаздыванием: из 10 самок, содержащихся поодиночке, одна отложила яйцо с соответственным подгрызанием цветоножки на четвертый день после посадки, 3 другие самки — в последующие два дня. Из-за экссудата большинство отродившихся личинок погибло и только одна дожила до 3-го возраста. Мы квалифицируем данный факт запаздывания откладки яиц как «привыкание» насекомых к новому кормовому источнику. При этом очевидно, что у части самок ввиду неподходящего субстрата для откладки яиц происходила их резорбция в овариолах.

Все анализируемые нами виды рода *Rosa* L. повреждались *A. rubi*. Из литературы известен случай 75—80 %-ного повреждения розы *Rosa hugonis* Hemsl., описанный

Jorgensen (1980). Однако специфичность форм бутонов различных сортов и гибридов роз настолько велика, что, по нашему мнению, в пределах этого рода требуется отдельное исследование по экологической избирательности насекомого и соответственно устойчивости растений к нему.

Нами и другими авторами зарегистрирована положительная избирательность самками *A. rubi* растений рода *Potentilla* L., близкого к роду *Fragaria* L. Почти все представители этого рода, имеющиеся в коллекции ботанического сада Сельскохозяйственной академии, а именно лапчатка белая *P. alba* L., лапчатка гусиная *P. anserina* L., лапчатка серебристолистная *P. argyrophylla* Wall., лапчатка прямостоящая *P. erecta* (L.) Hampe, лапчатка блестящая *P. nitida* L., лапчатка крупноцветковая *P. megalantha* Takeda, лапчатка скальная *P. rupestris* L., повреждались либо в природных, либо в искусственных условиях. Исключение составила лапчатка непальская *P. nepalensis* Hook., бутоны которой отличаются мелкими размерами (диаметром около 3 мм). Определенный интерес вызывает факт откладки яиц *A. rubi* в бутоны *P. rupestris* и *P. argyrophylla*. Бутоны и цветоножки *P. rupestris* сильно опушены «войлоком» волосков; в связи с этим, по наблюдениям 1989 г., самки *A. rubi*, отобранные с земляничной плантации, при содержании в изоляторах или вообще не выполняли пищевые погрызы на листьях и бутонах, или выполняли с запаздыванием, после «привыкания». Однако в естественном ценозе (ботаническом саду) нами достоверно зафиксированы яйцекладки с соответственным подгрызанием бутонов этого растения. (Не исключено, что природная популяция *A. rubi*, вынужденная «работать» в условиях ботанического сада на разных растениях, имела более широкую норму реакции в отношении предпочтения разных видов, чем популяция, взятая с монокультуры). Другое растение из этого рода — *P. argyrophylla* — имеет весьма своеобразное по строению компактное соцветие: его центральный бутон, имеющий короткую цветоножку длиной до 1—2 мм, со всех сторон окружен 4—5 сидячими, без выраженных цветоножек, бутонами, что должно было вызвать трудности с его подгрызанием. Тем не менее центральный бутон, несмотря на защищенность, в искусственных условиях подгрызался самками, которые раздвигали периферийные бутоны и проникали к цветоножке. Ранее сходные свойства насекомого были зарегистрированы нами при посадке *A. rubi* на растения с искусственно изолированными цветоножками (Попов, 1985). Отметим, что *P. argyrophylla* имела такую же густую опушенность покровных тканей, как и *P. rupestris*.

Ежегодно на улицах Москвы до 10—20 % повреждались бутоны курильского чая кустарникового *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz (= *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb.), бутонизирующего обычно несколько позже земляники, во второй половине июня—июле. Летом 1991 г. на отдельных кустах нами было зафиксировано почти 15 %-ное повреждение *Pentaphylloides* spp. в г. Вагенингене в Голландии. В условиях ботанического сада Сельскохозяйственной академии повреждались как желтая, так и белая форма *P. fruticosa*, а также другие представители данного рода (см. таблицу).

Бутоны дюшенеи индийской *Duchesnea indica* (Andr.) Focke в естественном ценозе обнажались позже, чем у земляники садовой. Может быть поэтому их повреждения нами не были зарегистрированы; в условиях же изолятора бутоны достоверно подгрызались.

Довольно контрастна избирательность самок природной популяции *A. rubi* при откладке яиц в отношении разных видов растений рода гравилат *Geum* L. Нами почти ежегодно регистрировалась откладка яиц в бутоны гравилата городского *G. urbanum* L., но никогда — в бутоны гравилата речного *G. rivale* L., отличающегося от первого более крупными бутонами. Так, на приусадебном участке близ Дубны Московской обл., по наблюдениям 1987 г., из 500 бутонов *G. rivale*, находившихся на растениях в непосредственной близости к земляничной плантации, ни один не был поврежден, хотя на землянике мы насчитали 1540 подгрызенных бутонов. В изоляторах это растение повреждалось (см. таблицу). Что касается гравилатов алеппского *G. aleppicum* Jacq, болгарского *G. bulgaricum* Panc., чилийского *G. chilense* Walb. и среднего *G. × intermedium* Ehrh., то из-за расположения отдельных групп растений в

ки не питались, не были парализованы паразитами (могли двигать челюстями при прикосновении к ним иглой в отличие от паразитированных личинок) и имели более выраженную С-образную изогнутость по сравнению с активными личинками. Возможно, что несвойственная насекомому личиночная диапауза была ответной реакцией на дефицит влажности при выведении. Менее вероятно, хотя и не исключено, что она была обусловлена специфичностью кормового источника. Во всяком случае, при многочисленных отборах проб подгрызенных бутонов земляники, выполняемых нами на промышленных плантациях почти ежегодно с 1977 по 1994 г., подобный факт нами не отмечался.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суммируя известные нам сведения о растениях-хозяевах *A. rubi*, мы выяснили, что в основе его трофических связей с растениями лежат два фактора: 1) пищевые предпочтения, 2) забота о потомстве, выражающаяся в размещении яиц только в оформленные бутоны определенного размера и, как правило, с выпуклым гипантием, с последующим их подгрызанием. Первый фактор опосредован пригодностью растительных тканей как источника дополнительного питания для своевременного эмбриогенеза, второй — обеспечением потребностей питания личинки, которая не покидает бутон. Анализ трофических связей *A. rubi* показал, что для насекомого характерна умеренная олигофагия, понимаемая нами как питание и откладка яиц на растениях разных родов в пределах одного ботанического семейства. Основными растениями-хозяевами являются растения из сем. Rosaceae, подсем. Rosoideae. Учитывая возможности питания *A. rubi* на растениях других семейств, в том числе филогенетически отдаленных, можно констатировать, что физиологическая специализация *A. rubi* шире, чем органотрофная, связанная с собственно размещением яиц. Последний фактор обуславливает сравнительно низкую трофическую лабильность его популяций. Можно предположить, что поскольку гербофилия в отношении *A. rubi* распространена в большей степени, то связь с древесными растениями, скорее всего, вторична. Обитание *A. rubi* в нижнем ярусе растений обеспечивает большее соответствие его фенологии с фенологией травянистых растений, чем древесных, микроклимат которых отличается. В ряде случаев для *A. rubi* в отношении некоторых «новых» растений-хозяев зафиксировано «привыкание».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иоаннисиани Т. Г. Жуки-долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1972. 352 с.
- Ковалев Н. Е., Полевая О. Ю. Биохимические основы иммунитета к низкомолекулярным химическим соединениям. М.: Наука, 1985. 304 с.
- Коровкин О. А., Ухова Н. В. Морфогенез *Fragaria ovalis* (Rydb.) при выращивании из семян // Известия ТСХА. 1994. Вып. 2. С. 50—62.
- Попов С. Я. К вопросу об устойчивости земляники к малинно-земляничному долгоносику-цветоеду // Интегрированная защита растений. М.: ТСХА, 1985. С. 14—17.
- Попов С. Я. Паразиты малинно-земляничного долгоносика *Anthonomus rubi* Hbst. и их роль в снижении его вредоносности в земляничных агроценозах // XII Международный симпозиум по энтомофауне Средней Европы. Киев: Наукова думка, 1991. С. 176—180.
- Рапопорт Е. Г. Вторичный обмен растений и становление пищевой специализации насекомых-фитофагов // Изменчивость насекомых-вредителей в условиях научно-технического прогресса в сельском хозяйстве. Л.: ВИЗР, 1988. С. 23—30.
- Савздарг Э. Э. Малинный долгоносик *Anthonomus rubi* Hbst. на землянике и малине и его хозяйственное значение // Сад и огород. 1929. № 5. С. 17—27.
- Савздарг Э. Э. Вредители ягодных культур. М.: Гос. изд. с.-х. литературы, 1960. 272 с.
- Тахтаджян А. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.
- Чэнь Чжун-мэй. Землянично-малинный долгоносик как вредитель земляники в условиях Ленинградской области. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1960. 15 с.
- Ehrlich P. R., Raven P. H. Butterflies and plants: a study in coevolution // *Evolution*. 1964. Vol. 18. N 4. P. 586—608.

- Głowacki J. Uwagi o niektórych owadach szkodliwych w owocach czereśni i glogu // **Polskie Pismo Entomologiczne**. Ser. B. 1966. N 3—4. S. 43—44.
- Hoffmann A. Coléoptères, Curculionides. Faune de France. II. Paris, 1954. P. 1103.
- Jørgensen J. Et angreb af hindbarsnudebillen (*Anthonomus rubi* (Herbst)) på roser (Coleoptera: Curculionidae) // **Ent. Meddr.** 1980. Vol. 48. P. 47—48.
- Lekić M. Razvojni ciklus i ekologija jagodinog cvetojeda // **Zastita Bilja**. 1962. N 67—68. S. 87—100.
- Leska W. Badania nad biologią i szkodliwością kwieciaka malinowca *Anthonomus rubi* Hbst. (Col., Curculionidae) // **Polsk. Pismo Ent.** Ser. B. 1965. N 1—2. S. 81—146.
- Reitter E. **Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches**. Bd 5. Stuttgart: K. G. Lutz' Verlag, 1916. 343 S.

Московская сельскохозяйственная
академия им. К. А. Тимирязева.

Поступила 29 VII 1994.