

УДК 591.5 (595.768.2)

© М. Г. Волкович, М. Ю. Долговская, Б. А. Коротяев,
С. Я. Резник и А. Гассман

**ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ПЛОТНОСТЬ
ПОПУЛЯЦИИ ДОЛГОНОСИКА *MICROPLONTUS MILLEFOLII* SCHZE.
(COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: CEUTORHYNCHINAE)
В ОКРЕСТНОСТЯХ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА**

[M. G. VOLKOVITSH, M. Yu. DOLGOVSKAYA, B. A. KOROTYAEV,
S. Ya. REZNIK a. A. GASSMANN. FACTORS INFLUENCING POPULATION DENSITY
OF THE WEEVIL *MICROPLONTUS MILLEFOLII* SCHZE.
(COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: CEUTORHYNCHINAE)
IN THE ENVIRONS OF ST. PETERSBURG, RUSSIA]

Ареал — один из основных атрибутов биологического вида. Распределение особей в пределах ареала далеко не однородно: оно определяется многими факторами окружающей среды, некоторые из которых детерминируют также границы географического распространения вида в целом (Лопатин, 1989; Крыжановский, 2002; Konstantinov et al., 2009; Резник, 2009; Sexton et al., 2009). При исследовании насекомых-хортобионтов основное внимание обычно уделяется их распределению по различным местообитаниям (Исаев, 2000; Кривошеина, Егоров, 2006; Konstantinov et al., 2009; Mazur, 2011; Дедюхин, 2012; Воловник, 2012), хотя в реальности каждое местообитание представляет собой набор определенных значений множества биотических и абиотических параметров, прямо или опосредованно влияющих на поведение и физиологию насекомого (Чернышев, 1996). При изучении насекомых-вредителей и агентов биометода во внимание обычно принимается лишь один из этих параметров — плотность популяции кормового растения (или насекомого-хозяина) (Myers et al., 1981; Murdoch et al., 1985; Hofmann, Moran, 1992; Reznik, 1993; Reznik et al., 1994; Yamanaka et al., 2007; Чернышев, 2012; Stephens, Myers, 2012; Andersson et al., 2013), а остальные факторы редко учитываются при проведении полевых исследований.

Мы исследовали факторы окружающей среды, влияющие на плотность популяции слоника *Microplontus millefolii* (Schultze, 1897) (Coleoptera, Curculionidae: Ceutorhynchinae), личинки которого — монофаги, в естественных условиях развивающиеся только в стеблях пижмы (*Tanacetum vulgare* L.). Хотя *M. millefolii* распространен довольно широко — от Западной Европы (Франция и Германия: Dieckmann, 1972) до юга Восточной Сибири (юго-запад Иркутской обл.: дер. Юрты Тайшетского р-на; Коротяев, неопубликованные данные), этот вид нечасто встречается в энтомологических коллекциях. К 1980 г. *M. millefolii* был представлен в коллекции Зоологического института РАН, Санкт-Петербург (ЗИН) небольшим количеством экземпляров, собранных в Ленинградской обл. и в Красноярском крае (Коротяев,

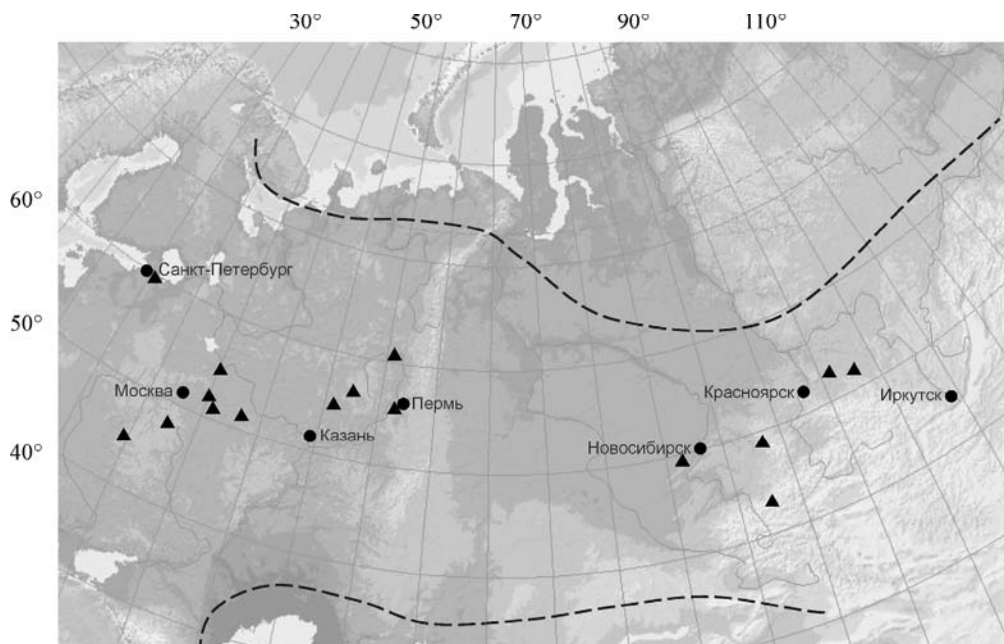


Рис. 1. Распространение слоника *Microplontus millefolii* (Schze.) и пижмы *Tanacetum vulgare* L. на территории России и сопредельных стран.

Треугольники — места сбора *M. millefolii*, пунктирные линии — примерные границы распространения пижмы (по данным сайта <http://www.agroatlas.ru>).

1980), с тех пор небольшие серии этого вида были собраны Б. А. Коротяевым в Брянской обл., в то время как интенсивные сборы на южных склонах Западного Саяна в 1979 и 1980 гг. и в Онежском р-не Архангельской обл. в 1983—1990 гг. не дали результата (Коротяев, неопубликованные данные). Этот вид довольно обычен в Волжско-Камском междуречье (Дедюхин, 2012), но редок в центре Европейской России (Мещерская низменность: Хрисанова, Егоров, 2006) и на Средней Волге (Исаев, 2000), не был найден в хорошо изученных Липецкой (Цуриков, 2009) и Ростовской (Арзанов, 1990) областях и на Кавказе (Коротяев, неопубликованные данные), отсутствует и в обширных сборах Г. И. Юферева из Кировской обл. (восток европейской России). Кроме того, в коллекции ЗИН есть экземпляры *M. millefolii* из других областей России: Владимирской (Гусь-Хрустальный р-н), Ярославской (Бердицыно) и Нижегородской (Ямской бор, Павловский р-н), а также из Пермского края (окрестности Перми) и Юго-Западной Сибири (Кемеровская обл., хр. Кузнецкий Алатау: Кривец, 1993). Мы также исследовали экземпляры *M. millefolii* из Тульской обл. Европейской России (Щекинский р-н.: коллекция Ю. В. Дорофеева, Тула) и Республики Алтай (Телецкое озеро: коллекция Сибирского зоологического музея, Новосибирск). По-видимому, ареал *M. millefolii* в России расположен в центральной и южной частях зоны бореальных смешанных лесов европейской части и в подзоне южной тайги в Сибири (рис. 1).

Пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare*) происходит из Евразии и была интродуцирована в Северную Америку как лекарственное и ароматическое растение, но к настоящему времени превратилась в сорняк, проникающий в различные местообитания на севере США и в Канаде. *Microplontus millefolii* наряду с другими специфичными фитофагами рассматривается как потенциальный агент биологического контроля пижмы (White, 1997;

Wolf et al., 2012). Выявление факторов, влияющих на плотность популяции *M. millefolii* в пределах естественного ареала, может быть важно как для выбора оптимальных зон выпуска в Северной Америке, так и для оценки потенциального ареала, предпочитаемых местообитаний и в конечном счете для прогноза перспектив акклиматизации и эффективности в зоне интродукции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Растения пижмы были собраны в различных станциях в окрестностях Санкт-Петербурга 06—27.VII.2012 и 21.VI—08.VII.2013, когда большинство особей *M. millefolii* было на стадии личинки. Территория района исследования разделялась согласно следующей шкале.

1. Участок — относительно большая (до нескольких км²) территория, находящаяся на расстоянии не менее 7 км от ближайшего соседнего выдела (рис. 2).

2. Площадка — территория среднего размера (50—20 000 м²), отличающаяся от других выделов того же участка по экологическим параметрам. Учеты проводили только на площадках с более чем 50 растениями пижмы. Расстояние между площадками одного участка обычно было небольшим (до нескольких сотен метров) и никогда не превышало 2 км. При возможности на каждом участке исследовались 3 площадки и на каждой площадке было собрано не менее 50 стеблей пижмы.

3. Куртина — небольшая (1—4 м²) территория вокруг собранных стеблей. Куртины обычно выбирали вдоль одной или двух трансект, расстояние между соседними куртинами варьировало в зависимости от размеров площадки. В пределах каждой

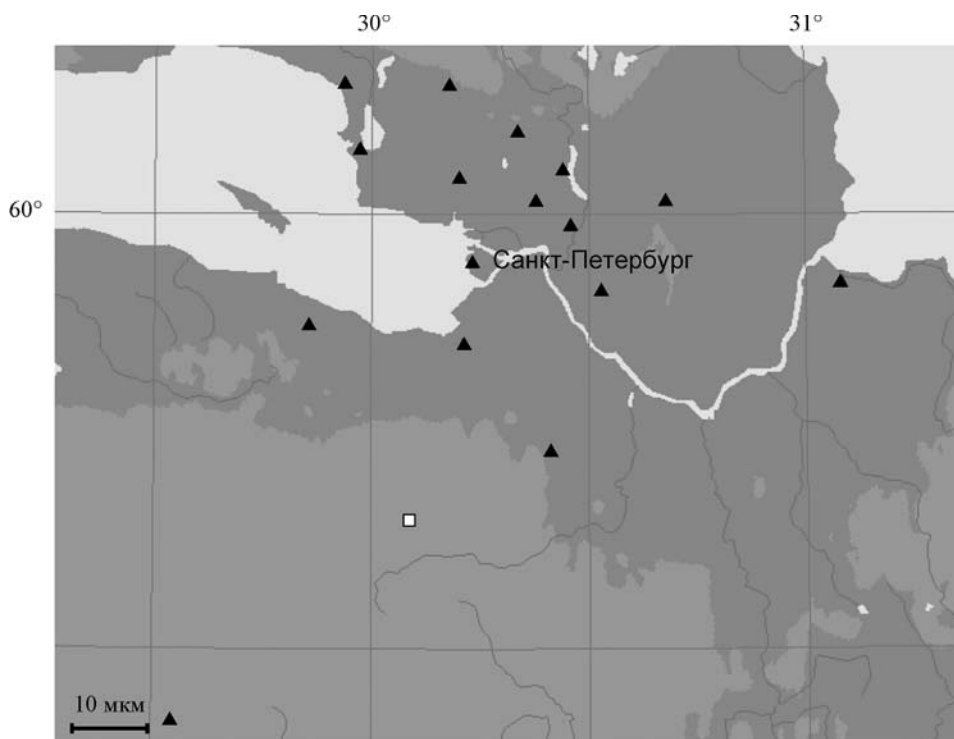


Рис. 2. Карта участков в окрестностях и пригородах Санкт-Петербурга, на которых были собраны образцы растений пижмы.

Черные треугольники — участки, на которых были собраны личинки *Microplontus millefolii* (Schze.), белый квадрат — участок, на котором *M. millefolii* не был найден.

площадки обследовали не менее 5 куртин и на каждой куртине собирали (срезали на уровне почвы) не менее 10 стеблей.

В общей сложности было обследовано 43 площадки, расположенных в пределах 17 участков, с которых было собрано 2283 стебля пижмы; при обработке данных результаты сборов 2012 и 2013 гг. были объединены.

Для каждого стебля при учете регистрировались следующие параметры.

1. Длина стебля (см).
2. Диаметр основания стебля (мм).
3. Число личинок *M. millefolii* в стебле.
4. Число пустых ходов, проделанных в стебле личинками *M. millefolii*.

Каждый собранный стебель был охарактеризован по 4 перечисленным параметрам и, кроме того, по 4 параметрам соответствующей куртины (см. ниже). Сумма числа личинок и числа пустых ходов *M. millefolii* в стебле рассматривалась как показатель плотности заселения растения слоником.

Для куртины регистрировали следующие параметры.

1. Наличие старых стеблей пижмы (есть или нет).
2. Примерная доля времени, в течение которого куртина освещалась солнцем (%), определенная по примерной процентной доле видимого (т. е. не закрытого деревьями, кустарниками или высокими травами) неба. Оценку производили в направлении юго-востока, юга и юго-запада из точки, находящейся на среднем уровне вершин стеблей пижмы. Подобный метод использовался для оценки средней освещенности подлеска (Brown et al., 2000).
3. Суммарное проективное покрытие зеленых растений (% , глазомерная оценка).
4. Проективное покрытие пижмы (% , глазомерная оценка).

Для каждой площадки регистрировали координаты, дату учета и результаты глазомерной оценки следующих параметров.

1. Тип местообитания: луг (площадки с относительно слабым антропогенным влиянием, чаще всего залежи), рудеральная стация (стройплощадки, свалки и т. п., часто очень загрязненные) или обочина (длинные и узкие полосы растительности вдоль асфальтированных, грунтовых и железных дорог).
2. Приблизительный размер площадки (м²).
3. Форма площадки: линейная (обочины, границы полей и т. п.) или пятнообразная.
4. Уровень антропогенного влияния (высокий, средний или низкий).
5. Наличие деревьев или высоких кустарников на расстоянии менее 10 м от границ площадки (есть или нет).
6. Наличие асфальтированной дороги на расстоянии менее 2 м от границ площадки (есть или нет).
7. Высокое содержание песка в почве (да или нет, оценка глазомерная).
8. Высокое содержание гравия или камней в почве (да или нет, оценка глазомерная).
9. Влажность почвы, оцениваемая по рельефу и по характеру доминирующей растительности (высокая, средняя или низкая).
10. Среднее проективное покрытие *Tanacetum vulgare* на площадке (% , оценка глазомерная).
11. Доминирующая на площадке растительность: злаки (однодольные) или травы (двудольные).

Кроме того, в ходе статистической обработки данных для каждой площадки определяли следующие параметры.

1. Средняя зараженность пижмы слоником *M. millefolii*, определяемая как процентная доля зараженных стеблей на всех обследованных куртинах данной площадки (если более 10 % стеблей было заражено, площадка считалась сильно зараженной).
2. Средняя плотность заселения пижмы слоником *M. millefolii*, определяемая как среднее суммарное число личинок и пустых ходов на один стебель в пределах площадки.
3. Средняя доля времени с прямым солнечным освещением для всех обследованных стеблей пижмы на данной площадке (%).
4. Среднее суммарное проективное покрытие зеленых растений вокруг всех обследованных стеблей пижмы на данной площадке (%).

5. Среднее проективное покрытие пижмы вокруг всех обследованных стеблей пижмы на данной площадке (%).

6. Доля обследованных стеблей пижмы, растущих на площадках с сохранившимися старыми (прошлогодними) стеблями (%).

7. Средняя длина обследованных стеблей (см).

8. Средний диаметр обследованных стеблей (мм).

В качестве единиц статистической обработки и анализа данных использовали площадки и отдельные стебли. Плотность популяции *M. millefolii* в пределах площадки оценивали по средней зараженности и по средней плотности заселения (см. выше). Статистическая обработка данных включала обобщенное линейное моделирование (GLM), дисперсионный анализ с тестом Тьюки, непараметрический тест Краскела—Уоллиса, тест χ^2 , а также корреляционный и регрессионный анализ. В качестве описательной статистики для процентных долей использовали медианы и квартили, для остальных параметров — средние арифметические и средние отклонения или ошибки средних.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Личинки *Microplontus millefolii* или их пустые ходы были найдены на всех участках, кроме одного (т. е. на 16 из 17), и на большинстве (на 39 из 43) обследованных площадок (рис. 2), при этом плотность популяции *Tanacetum vulgare* (глазомерная оценка проективного покрытия пижмы по всей площадке) менялась от менее чем 1 до 10 %. В общей сложности было заражено 620 из 2283 обследованных стеблей. Средняя зараженность пижмы (средняя процентная доля зараженных стеблей) доходила почти до 90 %, составив в среднем 27 % (17—36 %) (здесь и далее величина до скобок — медиана, первая и вторая величины в скобках — 25 и 75 % квартили). Средняя плотность заселения на площадке (среднее суммарное число личинок и пустых ходов на один стебель) доходила до 2.3, составив в среднем 0.51 ± 0.41 (среднее арифметическое и среднее отклонение, $n = 43$). Максимальная плотность заселения (9 личинок или оставленных ими ходов) была отмечена в двух стеблях.

Средняя зараженность пижмы и средняя плотность заселения были сильно скоррелированы (коэффициент корреляции Спирмена составил $r = 0.857$, $n = 43$, $p < 0.001$). Как видно из табл. 1, и зараженность пижмы, и средняя плотность заселения практически не зависели от типа местообитания: тест Краскела—Уоллиса показал, что различия между тремя типами местообитаний по средней зараженности пижмы ($\chi^2 = 0.19$, $n = 43$, $df = 2$, $P = 0.91$) и по средней плотности заселения ($\chi^2 = 0.17$, $n = 43$, $df = 2$, $P = 0.92$) недостоверны. Процент сильно зараженных площадок также не

Таблица 1

Средняя зараженность пижмы и средняя плотность заселения стеблей пижмы личинками *Microplontus millefolii* (Schze.) в трех типах местообитаний

Тип местообитания	Число обследованных площадок	Средняя зараженность пижмы (медианы и квартили), %	Средняя плотность заселения (среднее арифметическое и среднее отклонение)	Доля зараженных площадок, %
Луг	16	26 (12—40)	0.51 ± 0.40	81
Обочина	17	27 (21—36)	0.53 ± 0.52	88
Рудеральные местообитания	10	25 (20—36)	0.49 ± 0.21	100

Таблица 2

Влияние внешних факторов на зараженность и плотность заселения пижмы личинками *Microplontus millefolii* (Schze.) на 43 площадках *Tanacetum vulgare*. Факторы перечислены в порядке снижения достоверности влияния на среднюю зараженность

Фактор	Средняя зараженность		Средняя плотность заселения	
	Коэффициент регрессии	Достоверность (<i>P</i>)	Коэффициент регрессии	Достоверность (<i>P</i>)
Доминирование злаков или трав в растительности площадки	0.178	0.028	0.354	0.074
Средняя доля времени с прямым солнечным освещением	-0.004	0.083	-0.007	0.239
Высокое содержание гравия или камней в почве	0.112	0.135	0.318	0.092
Средняя длина стеблей	0.004	0.238	0.008	0.389
Высокое содержание песка в почве	0.089	0.286	0.058	0.780
Среднее проективное покрытие <i>T. vulgare</i> на площадке	0.021	0.325	0.044	0.409
Среднее суммарное проективное покрытие зеленых растений вокруг обследованных стеблей	0.001	0.328	0.005	0.101
Наличие асфальтированной дороги	-0.093	0.367	-0.181	0.478
Средний диаметр обследованных стеблей	-0.055	0.397	-0.103	0.525
Наличие деревьев или высоких кустарников	-0.039	0.594	-0.051	0.776
Среднее проективное покрытие пижмы вокруг обследованных стеблей	-0.001	0.860	-0.002	0.859
Форма площадки: линейная или пятнообразная	-0.049	0.608	-0.107	0.652
Размер площадки	0.000	0.820	0.000	0.919
Доля молодых стеблей, растущих недалеко от старых стеблей	-0.026	0.843	-0.080	0.800
Уровень антропогенного влияния	-0.003	0.958	-0.005	0.969
Влажность почвы	-0.003	0.959	-0.066	0.641

различался в разных типах местообитаний ($\chi^2 = 2.1$, $n = 43$, $df = 2$, $P = 0.349$).

Анализ данных по всем площадкам методом обобщенного линейного моделирования (GLM) показал, что плотность заселения личинками *M. millefolii* не зависела ни от одного учитываемого параметра окружающей среды, однако зараженность слоником положительно коррелировала с доминированием злаков (табл. 2). На площадках с доминированием злаков средняя зараженность (медиана и квантили 30 и 23—42 %, $n = 18$) была достоверно (тест Краскелла—Уоллиса, $\chi^2 = 5.6$, $n = 43$, $df = 1$, $P = 0.018$) выше, чем на площадках с доминированием двудольных трав (20 %; 12—35 %, $n = 25$). Плотность заселения на площадках с доминированием злаков (0.61 ± 0.11) также была выше, чем на площадках с доминированием трав (0.44 ± 0.07),

Таблица 3

Факторы, влияющие на плотность заселения стеблей пижмы личинками *Microplontus millefolii* (Schze.) ($n = 2020$).
Факторы перечислены в порядке уменьшения достоверности влияния

Фактор	Коэффициент регрессии	Достоверность (P)
Диаметр стебля	0.184	<0.001
Процентная доля времени прямого солнечного освещения куртины	-0.004	0.004
Проективное покрытие пижмы на куртине	0.003	0.019
Длина стебля	-0.002	0.127
Наличие старых стеблей пижмы на куртине	-0.072	0.160
Общее проективное покрытие всех зеленых растений на куртине	0.000	0.910

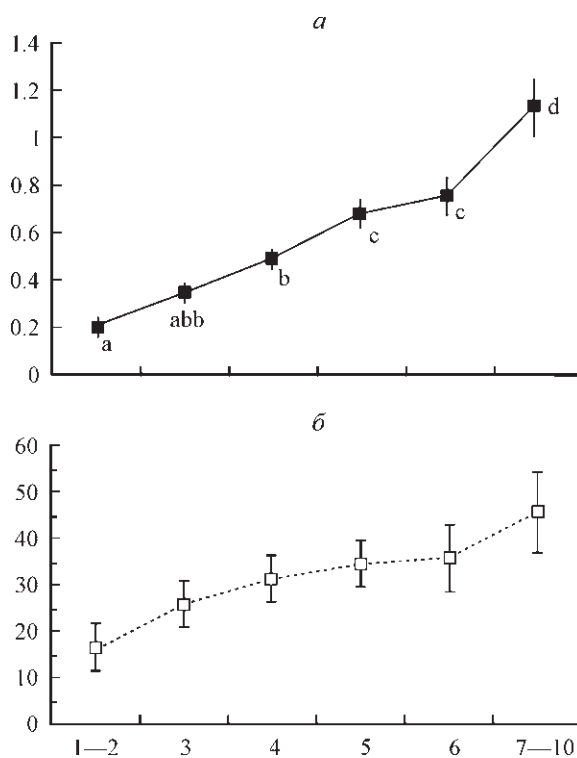


Рис. 3. Средняя плотность заселения и средняя зараженность пижмы личинками *Microplontus millefolii* (Schze.) в зависимости от диаметра стебля.

По оси абсцисс — диаметр стебля (мм). По оси ординат: а — плотность заселения (среднее и ошибка), б — доля зараженных стеблей (% , медианы и квантили). Все стебли разделены на 6 групп с разными диаметрами (каждая группа включает более 200 стеблей). Значения, помеченные разными латинскими буквами, достоверно различаются ($P < 0.05$ по тесту Тьюки).

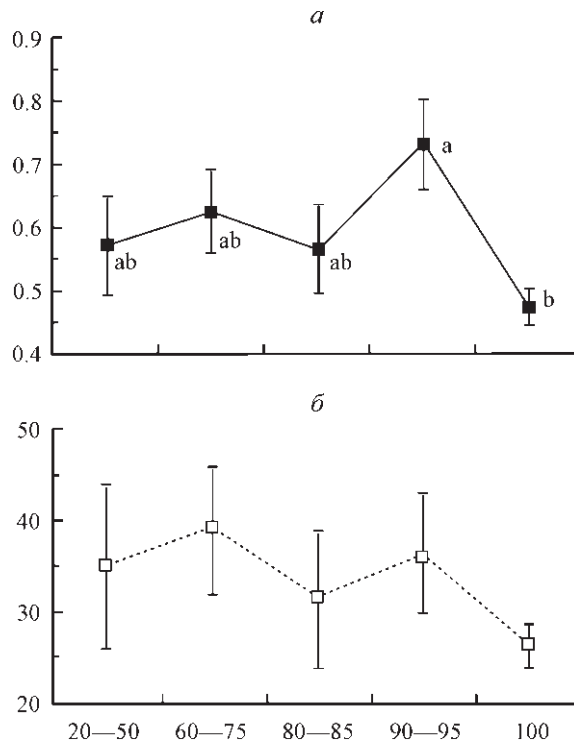


Рис. 4. Влияние доли времени с прямым солнечным освещением на плотность заселения стебля и на зараженность личинками *Microplontus millefolii* (Schze.).

По оси абсцисс — доля времени с прямым солнечным освещением (%). По оси ординат: а — плотность заселения (среднее и ошибка), б — доля зараженных стеблей (%), медианы и квартили). Все стебли разделены на 5 групп в зависимости от времени прямого солнечного освещения (каждая группа включает более 150 стеблей). Значения, помеченные разными латинскими буквами, достоверно различаются ($P < 0.05$ по тесту Тьюки).

но эти различия были на грани достоверности (тест Краскелла-Уоллиса, $\chi^2 = 2.8$, $n = 43$, $df = 1$, $P = 0.094$).

Для анализа распределения личинок по стеблям пижмы методом GLM были использованы только данные по 2020 стеблям, собранным на 38 сильно зараженных площадках (на которых было заражено более 10 % стеблей). Судя по результатам анализа, плотность заселения *M. millefolii* достоверно коррелирует с диаметром стебля, временем прямого солнечного освещения и проективным покрытием пижмы, но не коррелирует с длиной стебля и с общим проективным покрытием зеленых растений (табл. 3).

Как видно на рис. 3, средняя плотность заселения пижмы личинками *M. millefolii* (среднее число личинок и пустых ходов на стебель) почти линейно растет с увеличением диаметра стебля. Средняя зараженность (процент стеблей, заселенных слоником) также с высокой достоверностью ($\chi^2 = 57.2$, $n = 2020$, $df = 5$, $P < 0.001$) зависит от диаметра стебля.

Хотя корреляция между временем прямого солнечного освещения стебля пижмы и плотностью заселения личинками *M. millefolii* достоверно негативна (табл. 3), более детальный анализ выявил ее нелинейность. Тест Тьюки показал, что плотность заселения на куртинах, подвергающихся прямому солнечному освещению на протяжении 90—95 % времени, достоверно выше, чем на куртинах с полным отсутствием тени, но все остальные попарные различия недостоверны (рис. 4, а). Средняя зараженность (рис. 4, б) также достоверно снижалась на куртинах с полным отсутствием тени

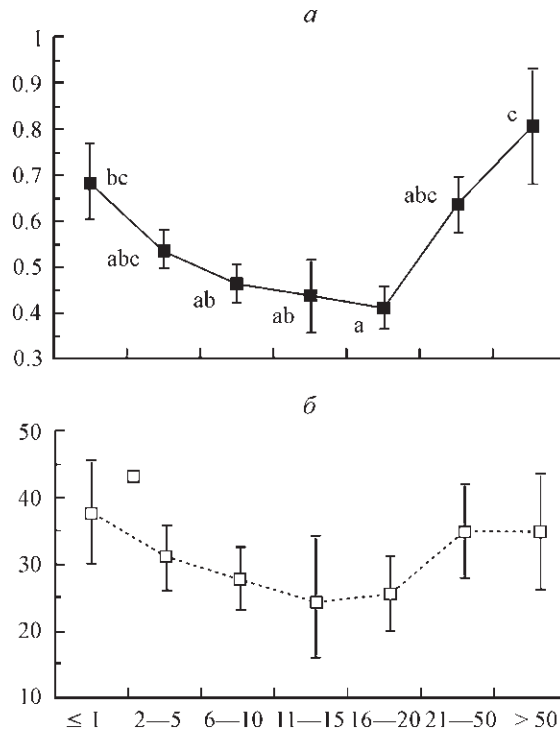


Рис. 5. Влияние проективного покрытия *Tanacetum vulgare* L. на плотность ее заселения и на зараженность личинками *Microplontus millefolii* (Schze.).

По оси абсцисс — проективное покрытие пижмы (%). По оси ординат: а — плотность заселения (среднее и ошибка), б — доля зараженных стеблей (%), медианы и квантили). Все стебли разделены на 6 групп с разным проективным покрытием пижмы (каждая группа включает более 100 стеблей). Значения, помеченные разными латинскими буквами, достоверно различаются ($P < 0.05$ по тесту Тьюки).

($\chi^2 = 22.5$, $n = 2200$, $df = 4$, $P < 0.001$), но различия между теми куртинами, где время прямого солнечного освещения составляло от 20—50 до 90—95 %, были недостоверными ($\chi^2 = 2.8$, $n = 870$, $df = 3$, $P = 0.42$).

Соотношение между плотностью заселения и проективным покрытием пижмы также было явно нелинейным (рис. 5, а): наименьшая плотность заселения наблюдалась при средней плотности популяции кормового растения, а в плотных куртинах (покрытие более 50 %) и на отдельных растениях (покрытие не более 1 %) плотность заселения была достоверно выше ($P < 0.05$ по тесту Тьюки). Аналогичная нелинейная, но достоверная

Таблица 4

Факторы, влияющие на длину стебля пижмы ($n = 2020$); перечислены в порядке уменьшения достоверности влияния

Фактор	Коэффициент регрессии	Достоверность (P)
Диаметр стебля	8.405	<0.001
Проективное покрытие пижмы на куртине	0.151	<0.001
Общее проективное покрытие всех зеленых растений на куртине	0.130	<0.001
Плотность заселения <i>Microplontus millefolii</i> (Schze.)	-0.559	0.122

($\chi^2 = 16.3$, $n = 2020$, $df = 6$, $P = 0.012$) корреляция наблюдалась между проективным покрытием и зараженностью пижмы (рис. 5, б).

Анализ всей совокупности данных показал, что длина стебля не влияла на плотность заселения (табл. 4). Для каждой из 38 сильно зараженных площадок были подсчитаны частные коэффициенты корреляции между длиной и диаметром стебля пижмы и плотностью заселения *M. millefolii*. Как и следовало ожидать, длина и диаметр стебля сильно коррелировали: медиана и квартили коэффициентов ранговой корреляции Спирмена составили 0.66 (0.60—0.71). Частная корреляция между диаметром стебля и плотностью заселения была не так сильна, но так же, несомненно, положительна: 0.24 (0.09—0.33), а частная корреляция между длиной стебля и плотностью заселения практически отсутствовала: -0.04 (-0.11 — $+0.08$). Кроме того, как видно из табл. 4, длина стебля пижмы достоверно возрастала с увеличением проективного покрытия окружающей растительности (и пижмы, и всех других растений).

ОБСУЖДЕНИЕ

Хотя *Microplontus millefolii* не часто встречается в энтомологических коллекциях, он довольно обычен в окрестностях Санкт-Петербурга: личинки были найдены в большинстве обследованных участков и площадок и практически во всех типах местообитаний, где встречается пижма. Более того, выяснилось, что присутствие и плотность популяции *M. millefolii* не зависят ни от размера участка, ни от плотности популяции кормового растения (хотя для обследования выбирали только участки, на которых росло не менее 50 растений пижмы, глазомерно оцененное проективное покрытие *T. vulgare* в пределах участка варьировало от менее чем 1 до примерно 10 %). Эти факты противоречат результатам многочисленных исследований, показавших, что размер и плотность популяции кормового растения — основные факторы, детерминирующие распределение и стабильность популяций насекомых-фитофагов в пределах их ареала (Емельянов, 1967; Root, 1973; Hošek, 1991; Reznik et al., 1994; Kunin, 1999; Marques et al., 2000; Cowley et al., 2001; Rhains, English-Loeb, 2003; Yamanaka et al., 2007; Резник, 2009; Andersson et al., 2013).

Однако в ряде работ было обнаружено, что хотя относительная (на одно кормовое растение) плотность популяции некоторых насекомых-фитофагов положительно коррелирует с размером куртины кормового растения, у других видов эта корреляция отсутствует или даже достоверно отрицательна (Raupp, Denno, 1979; Kareiva, 1985; Bach, 1988a, b; Cowley et al., 2001; Rhains, English-Loeb, 2003; Yamanaka et al., 2007; Rabasa et al., 2008; Stephens, Myers, 2012; Andersson et al., 2013). Это объясняется разной реакцией фитофагов на плотность популяции своего кормового растения, что в значительной степени определяется спецификой их поведенческих и физиологических реакций при расселении, поиске кормового растения и размножении.

Хотя плотность популяции пижмы не влияла на распределение *M. millefolii* между площадками, плотность заселения слоником (т. е. на распределение в пределах площадок) в значительной степени зависела от нее. Впрочем, взаимоотношения между плотностями популяций *Tanacetum vulgare* и *Microplontus millefolii* многообразны и неоднозначны. При небольших плотностях популяции пижмы (проективное покрытие в куртине не более 20 %) корреляция между обилием кормового растения и плотностью заселения отрицательна, но она становится положительной при проективных покрытиях от 20 до 50 % (рис. 5). Присутствие двух противоположных реакций на

обилие кормового растения у одного вида насекомого встречается нечасто, хотя, например, относительная (на единицу фитомассы кормового растения) плотность популяции амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) в мае-июне коррелировала с плотностью популяции амброзии отрицательно, в июле — положительно, а в августе эта корреляция была слабой или недостоверной (Reznik, 1993). Молодые гусеницы кровавой медведицы *Tyria jacobaeae* L. (Lepidoptera, Arctiidae) чаще встречаются на густых зарослях крестовника *Senecio jacobaea*, а гусеницы старших возрастов — на отдельно стоящих растениях (Kunin, 1999). Известно, что реакции фитофагов на плотность популяции кормового растения могут быть разделены на две группы: 1) поведение, зависящее от плотности популяции кормового растения (поиск растений, расселение и т. п.) и 2) зависящий от плотности рост численности популяции (Stanton, 1983). Скорее всего, отрицательная и положительная реакции *M. millefolii* на плотность популяции пижмы базируются на разных механизмах: единичные изолированные растения (проективное покрытие менее 1 %) часто перенаселены потому, что они обладают непропорционально большой «сферой притяжения» (Kunin, 1999) для случайным образом расселяющихся самок, а в плотных куртинах (проективное покрытие 50 % и выше) относительно высокое обилие жуков является результатом нескольких сезонов размножения в благоприятных условиях.

Обилие некормовых растений также в целом не влияет на плотность популяции *M. millefolii*, хотя некоторые другие насекомые-фитофаги предпочитают сплошные заросли своих кормовых растений (Root, 1973; Kareiva, 1985; Andow, 1991; Kunin, 1999). Доминирование однодольных растений над двудольными неожиданно оказалось единственным фактором, достоверно (положительно) влияющим на зараженность пижмы слоником. Механизм этой зависимости пока не ясен. Хорошо известно, что окружающая (некормовая) растительность может прямо или опосредованно влиять на плотность популяции насекомых-вредителей, и на этих эффектах основаны совмещение культур и некоторые другие экологические методы защиты растений (Root, 1973; Andow, 1991; Malézieux et al., 2009; Letourneau et al., 2011; Чернышев, 2012). Вряд ли некормовые растения могут оказывать такое сильное (прямое или опосредованное) влияние на *M. millefolii*, хотя, например, плотность популяции паразитоидов и хищников в разнотравье может быть выше, чем в простых, часто практически одновидовых сообществах злаков. Скорее всего, этот эффект объясняется корреляцией доминирования злаков или трав с каким-либо другим фактором окружающей среды. В частности, доминирование злаков обычно свидетельствует об относительно продвинутых стадиях спонтанной сукцессии, происходящей на залежах, обочинах дорог и в других местообитаниях, которые были однажды разрушены (например, вспаханы) и затем не подвергались воздействию на протяжении по крайней мере нескольких лет (Bonet, 2004; Никулин и др., 2006; Панкратова, Ганнибал, 2009; Rebele, 2013). Возможно, доминирование злаков коррелирует с более длительным периодом времени, благоприятного для размножения и накопления насекомых, связанных с пижмой. Хорошо известно, что стабильная доступность кормового растения благоприятствует размножению специфичных фитофагов (Емельянов, 1967; Reznik et al., 1994; Kunin, 1999; Коротяев, 2000). В частности, вероятность успешного биологического контроля сорняка увеличивается с ростом стабильности его местообитания (Hall, Ehler, 1979; Harris, 1991; Reznik et al., 1994).

Зависимость плотности популяции *M. millefolii* от интенсивности солнечного освещения также была нелинейной: самая высокая плотность заселения наблюдалась на площадках с коротким периодом затенения, в то вре-

мя как на площадках с длительным затенением и на площадках с полным отсутствием тени плотность заселения была ниже (рис. 4). Присутствие деревьев само по себе не влияло на **плотность слоника**, а затенение влияло, даже если оно было вызвано присутствием высоких травянистых растений. Механизмы, лежащие в основе этого эффекта, неясны, хотя вполне возможно, что даже короткие периоды затенения могут либо непосредственно влиять на поведение насекомого, либо обеспечивать более благоприятный для него микроклимат (López-Gómez, Cano-Santana, 2010).

И наконец, наши данные позволяют предполагать, что яйцекладущие самки предпочитают более толстые стебли пижмы. Это наблюдение соответствует результатам многочисленных предшествующих исследований, показавших, что яйцекладущие самки нередко предпочитают более крупные кормовые растения (Myers et al., 1981; Walton et al., 1990; Reznik, 1993; Marques et al., 2000; Smith, Story, 2003; Briese, 2006; Hattendorf et al., 2006; López-Gómez, Cano-Santana, 2010). Хотя длина и диаметр стебля коррелировали, корреляция между длиной стебля и плотностью заселения *M. millefolii* отсутствовала, что свидетельствует о возможном негативном влиянии личинок на рост кормового растения. В сочетании с узкой специфичностью питания в естественных условиях и способностью заселять пижму в самых различных местообитаниях этот факт позволяет рассматривать *M. millefolii* в качестве потенциально эффективного агента биологического контроля пижмы в зоне инвазии, хотя для проверки этого предположения, конечно, необходимы дальнейшие исследования.

ВЫВОДЫ

1. Личинки или пустые ходы *Microplontus millefolii* были найдены в стеблях пижмы на 39 из 43 обследованных площадок, расположенных в различных типах местообитаний (луга, залежи, обочины дорог, рудеральные станции). Доля заселенных стеблей варьировала от 0 до почти 90 %, плотность заселения доходила до 2.3, составив в среднем для всех обследованных площадок 0.51 личинки на стебель.

2. На площадках с доминированием злаков и двудольных трав доля заселенных стеблей составила соответственно 30 и 20 %. Возможно, доминирование злаков (относительно продвинутая стадия сукцессии растительности) коррелирует с большим периодом времени, благоприятного для размножения и накопления насекомых, связанных с пижмой.

3. Анализ данных по отдельным стеблям пижмы показал, что среднее число личинок слоника почти линейно возрастает с увеличением диаметра стебля.

Реакция на плотность популяции кормового растения (распределение между куртинами) была нелинейной: минимальное среднее число личинок *M. millefolii* в одном стебле пижмы наблюдалось при среднем обилии кормового растения, а в тесных куртинах (проективное покрытие пижмы на площадке более 50 %) и в отдельных изолированных растениях (проективное покрытие не более 1 %) плотность заселения была выше.

4. На куртинах с кратковременным затенением от деревьев, кустарников или высоких трав плотность заселения была выше, чем на куртинах с длительным затенением или с его полным отсутствием.

5. Зависимость средней плотности заселения пижмы личинками *M. millefolii* от других исследованных факторов: размера площадки, среднего проективного покрытия пижмы и других зеленых растений на площадке, уровня антропогенного давления, состава и влажности почвы и т. п. была незначительной.



6. Способность заселять *Tanacetum vulgare* в самых различных местообитаниях позволяет рассматривать *Microplontus millefolii* как потенциально эффективного агента биологического контроля пижмы в зонах инвазии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны Т. Ю. Москалевой и А. Н. Овчинникову (ЗИН) за помощь в проведении исследований.

Работа Б. А. Коротяева и М. Г. Волковича была поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 13-04-01002а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арзанов Ю. Г. Обзор фауны жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Ростовской обл. и Калмыцкой АССР // Энтомол. обозр. 1990. Т. 69, вып. 2. С. 313—331.
- Воловник С. В. О распространении и экологии некоторых видов долгоносиков-ликсин (Coleoptera, Curculionidae). V. Род *Lixus* F., подроды *Lixus* F., *Ortholixus* Reitt., *Compsolixus* Reitt., *Callistolixus* Reitt // Энтомол. обозр. 2012. Т. 91, вып. 3. С. 583—590.
- Дедюхин С. В. Долгоносикообразные жесткокрылые (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского междуречья. Ижевск: Изд-во «Удмуртский ун-т», 2012. 340 с.
- Емельянов А. Ф. Некоторые особенности распределения насекомых-олигофагов по кормовым растениям // Докл. на XIX чтении памяти Н. А. Холодковского. 1967. С. 28—65.
- Исаев А. Ю. Дополнительные данные по фауне жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionoidea: Arionidae, Dryophthoridae, Curculionidae) Ульяновской области / Исаев А. Ю., Золотухин В. В. (ред.) // Природа Ульяновской области. Вып. 9. Насекомые и паукообразные Ульяновской области. Ульяновск: Ин-т экологии Волжского бассейна РАН и др., 2000. С. 65—82.
- Коротяев Б. А. Материалы к познанию Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) Монголии и СССР // Насекомые Монголии. Л.: Наука, 1980. Вып. 7. С. 107—282.
- Коротяев Б. А. О необычно высоком разнообразии долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) в степных сообществах Северного Кавказа // Зоол. журн. 2000. Т. 79, вып. 2. С. 242—246.
- Кривец С. А. Долгоносики подсем. Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) Западной и Средней Сибири // Энтомол. обозр. 1983. Т. 62, вып. 4. С. 708—715.
- Крыжановский О. Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Товарищ. науч. изд. КМК, 2002. 237 с.
- Лопатин И. К. Зоогеография. Минск: Высшая школа, 1989. 318 с.
- Никулин А. В., Кирик А. И., Олейникова Е. М. Применение эколого-ценотического анализа для оценки степени восстановления растительного покрова // Успехи совр. естествозн. 2006. Вып. 2. С. 67—68.
- Панкратова Л. А., Ганнибал Б. К. Восстановительные сукцессии травяных сообществ в ландшафтах южной лесостепи // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. 2009. Вып. 2. С. 92—96.
- Резник С. Я. Факторы, определяющие границы ареалов и плотности популяций полыннолистной амброзии *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) и амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Вестн. защиты растений. 2009. № 2. С. 20—28.
- Хрисанова М. А. Обзор долгоносикообразных жесткокрылых (Coleoptera, Curculionoidea) Мещерской низменности // Энтомол. обозр. 2006. Т. 85, вып. 3. С. 580—592.
- Цуриков М. Н. Жуки Липецкой области. Воронеж: Издат.-полиграфич. центр Воронеж. гос. ун-та, 2009. 332 с.

- Чернышев В. Б. Экология насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1996. 304 с.
- Чернышев В. Б. Сельскохозяйственная энтомология (экологические основы). М.: Триумф, 2012. 232 с.
- Andersson P., Löfstedt C., Hambäck P. A. Insect density — plant density relationships: a modified view of insect responses to resource concentrations // *Oecologia*. 2013. Vol. 173, N 4. P. 1333—1344.
- Andow D. A. Vegetational diversity and arthropod population response // *Annu. Rev. Entomol.* 1991. Vol. 36. P. 561—586.
- Bach C. E. Effects of host plant patch size on herbivore density: patterns // *Ecology*. 1988a. Vol. 69, N 4. P. 1090—1102.
- Bach C. E. Effects of host plant patch size on herbivore density: underlying mechanisms // *Ecology*. 1988b. Vol. 69, N 4. P. 1103—1117.
- Bonet A. Secondary succession of semi-arid mediterranean old-fields in South-Eastern Spain: insights for conservation and restoration of degraded lands // *J. Arid Environ.* 2004. Vol. 56, N 2. P. 213—233.
- Briese D. T. Can an a priori strategy be developed for biological control? The case of *Onopordum* spp. thistles in Australia // *Austral. J. Entomol.* 2006. Vol. 45, N 4. P. 317—323.
- Brown N., Jennings S., Wheeler P., Nabe-Nielsen J. An improved method for rapid assessment of forest understorey light environments // *J. Appl. Ecol.* 2000. Vol. 37, N 6. P. 1044—1053.
- Cowley M. J. R., Thomas C. D., Wilson R. J., León-Cortés J. L., Gutiérrez D., Bulman C. R. Density — distribution relationships in British butterflies. II. An assessment of mechanisms // *J. Animal Ecol.* 2001. Vol. 70, N 3. P. 426—441.
- Dieckmann L. Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera-Curculionidae: Ceutorhynchinae // *Beitr. Entomol.* 1972. Bd 22, H. 1/2. S. 3—128.
- Hall R. W., Ehler L. E. Rate of establishment of natural enemies in classical biological control // *Bull. Entomol. Soc. Amer.* 1979. Vol. 25, N 2. P. 280—282.
- Harris P. Classical biological control of weeds: its definition, selection of effective agents, and administrative-political problems // *Canad. Entomol.* 1991. Vol. 123, N 4. P. 827—849.
- Hattendorf J., Hansen S. O., Reznik S. Ya., Nentwig W. Herbivore impact versus host size preference: endophagous insects on *Heracleum mantegazzianum* in its native range // *Environ. Entomol.* 2006. Vol. 35, N 4. P. 1013—1020.
- Hoffmann J. H., Moran V. C. The influence of host-plant location on the incidence of impact of *Trichapion lativentre* (Coleoptera: Apionidae), a biocontrol agent of *Sesbania pinicea* (Fabaceae) // *J. Entomol. Soc. South Afr.* 1992. Vol. 55, N 2. P. 285—287.
- Honěk A. Crop density and abundance of cereal leaf beetles (*Oulema* spp.) in winter wheat // *Zeit. f. Pflanzenkrank. Pflanzenschutz*. 1991. Vol. 98, N 2. P. 174—178.
- Kareiva P. Finding and losing host plants by *Phyllotreta*: patch size and surrounding habitat // *Ecology*. 1985. Vol. 66, N 6. P. 1809—1816.
- Konstantinov A. S., Korotyaev B. A., Volkovitch M. G. Insect biodiversity in the Palearctic Region / Footitt R., Adler P. (eds) // *Insect Biodiversity: Science and Society*. 1st edition. Oxford, United Kingdom: Blackwell Publishing, 2009. P. 107—162.
- Kunin W. E. Patterns of herbivore incidence on experimental arrays and field populations of ragwort, *Senecio jacobaea* // *Oikos*. 1999. Vol. 84, N 3. P. 515—525.
- Letourneau D. K., Armbrecht I., Rivera B. S. et al. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review // *Ecol. Applications*. 2011. Vol. 21, N 1. P. 9—21.
- López-Gómez V., Cano-Santana Z. Best host-plant attribute for species — area relationship, and effects of shade, conspecific distance and plant phenophase in an arthropod community within the grass *Muhlenbergia robusta* // *Entomol. Sci.* 2010. Vol. 13, N 2. P. 174—182.
- Malézieux E., Crozat Y., Dupraz C., Laurans M., Makovski D., Ozier-Lafontaine H., Rapidel B., de Tourdonnet S., Valantin-Morison M. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models: a review // *Agron. Sustain. Develop.* 2009. Vol. 29, N 1. P. 43—62.

- Marques E. S. A., Price P. W., Cobb N. S. Resource abundance and insect herbivore diversity on woody fabaceous desert plants // *Environ. Entomol.* 2000. Vol. 29, N 4. P. 696—703.
- Mazur M. A. Weevils (Coleoptera: Curculionoidea) of the Stobrawski Landscape Park // *Polish J. Entomol.* 2011. Vol. 80, N 2. P. 321—342.
- Murdoch W. W., Chesson J., Chesson P. L. Biological control in theory and practice // *Amer. Natur.* 1985. Vol. 125, N 3. P. 344—366.
- Myers J. H., Monro J., Murray N. Egg clumping, host plant selection and population regulation in *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera) // *Oecologia.* 1981. Vol. 51, N 1. P. 7—13.
- Rabasa S. G., Gutiérrez D., Escudero A. Relative importance of host plant patch geometry and habitat quality on the patterns of occupancy, extinction and density of the monophagous butterfly *Iolana iolas* // *Oecologia.* 2008. Vol. 156, N 3. P. 491—503.
- Raupp M. J., Denno R. F. The influence of patch size on a guild of sap-feeding insects that inhabit the salt marsh grass *Spartina patens* // *Environ. Entomol.* 1979. Vol. 8, N 3. P. 412—417.
- Rebele F. Differential succession towards woodland along a nutrient gradient // *Appl. Veg. Sci.* 2013. Vol. 16, N 3. P. 365—378.
- Reznik S. Ya. Influence of target plant density on herbivorous insect oviposition choice: *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) and *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // *Biocontrol Science and Technology.* 1993. Vol. 3, N. 2. P. 105—113.
- Reznik S. Ya., Belokobyl'skiy S. A., Lobanov A. L. Weed and herbivorous insect population densities at the broad spatial scale: *Ambrosia artemisiifolia* and *Zygogramma suturalis* (Coleoptera, Chrysomelidae) // *J. Appl. Entomol.* 1994. Vol. 118, N 1. P. 1—9.
- Rhainds M., English-Loeb G. Testing the resource concentration hypothesis with tarnished plant bug on strawberry: density of hosts and patch size influence the interaction between abundance of nymphs and incidence of damage // *Ecol. Entomol.* 2003. Vol. 28, N 3. P. 348—358.
- Root R. B. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*) // *Ecol. Monogr.* 1973. Vol. 43, N 1. P. 95—124.
- Sexton J. P., McIntyre P. J., Angert A. L., Rice K. J. Evolution and ecology of species range limits // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2009. Vol. 40. P. 415—436.
- Smith L., Story J. M. Plant size preference of *Agapeta zoegana* L. (Lepidoptera: Tortricidae), a root-feeding biological control agent of spotted knapweed // *Biol. Control.* 2003. Vol. 26, N 3. P. 270—278.
- Stanton M. L. Spatial patterns in the plant community and their effect upon insect search // Ahmad S. (Ed.) // *Herbivorous Insects.* New York: Academic Press, 1983. P. 125—157.
- Stephens A. E. A., Myers J. H. Resource concentration by insects and implications for plant populations // *J. Ecol.* 2012. Vol. 100, N 4. P. 923—931.
- Walton R., Weis A. E., Lichter J. P. Oviposition behavior and response to plant height by *Eurosta solidaginis* (Diptera, Tephritidae) // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1990. Vol. 83, N 3. P. 509—514.
- White D. J. *Tanacetum vulgare* L.: weed potential, biology, response to herbivory, and prospects for classical biological control in Alberta. M. Sc. thesis, Department of Entomology, University of Alberta, Edmonton, Canada, 1997.
- Wolf V. C., Gassmann A., Müller C. Choice behaviour and performance of *Cassida stigmatica* on various chemotypes of *Tanacetum vulgare* and implications for biocontrol // *Entomol. Exp. Appl.* 2012. Vol. 144, N 1. P. 78—85.
- Yamanaka T., Tanaka K., Otuka A., Bjørnstad O. N. Detecting spatial interactions in the ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) and the ragweed beetle (*Ophraella communa* LeSage) populations // *Ecol. Res.* 2007. Vol. 22, N 2. P. 185—196.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург.
E-mail: asmaeodera@mail.ru;
КАБИ, Делемонт, Швейцария.

Поступила 26 III 2014.

SUMMARY

Environmental factors determining population density of the weevil *Microplontus millefolii* Schze., a stem miner of common tansy, *Tanacetum vulgare*, were investigated in the suburbs and environs of St. Petersburg, Russia. Larvae or empty mines of *M. millefolii* were found in 39 out of 43 inspected sites; in total, 620 out of 2283 *T. vulgare* stems were infested. The percentage of infested stems per site ranged from 0 up to almost 90 %, the density of infestation (the mean number of larvae and empty mines per stem) ranged up to 2.3 with the mean of 0.51 for all inspected sites. The surrounding vegetation was the single environmental factor significantly correlated with the percentage of infested stems (30 and 20 % in sites with domination of grasses and of forbs, correspondingly). The mechanisms of this dependence are not clear. Probably, the domination of grasses (that is a relatively advanced stage of the vegetation succession) is correlated with the longer period of time for accumulation of phytophagous insects associated with tansy. The analysis of data for individual stems (within-site distribution) showed that the mean number of the weevil larvae almost linearly increased with the diameter of a stem. The dependence on the host plant population density was also strong but not linear: both in dense patches (percent cover of more than 50 %) and in sparse plants (percent cover of 1 % and less) the density of infestation was higher than at a medium abundance of the host plant. In addition, in the patches with only short time shadow from trees or tall herbs the density of infestation was higher than in those where shadow stayed for longer or was absent at all. The mean density of *T. vulgare* infestation by *M. millefolii* was independent from the type of habitat (meadows, old fields, roadsides, ruderal), size of the site, average cover of *T. vulgare*, total cover of green plants, degree of anthropogenic disturbance, soil composition and humidity. This ability to infest *T. vulgare* in very different habitats allows considering *M. millefolii* as a potentially effective agent for biological control of the common tansy in the invasion areas.