

УДК 595.768.23 (591.5)

© С. Я. Резник, М. Ю. Долговская, В. Ф. Зайцев,
Г. Э. Давидьян и В. Нентвиг**О ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ СЛОНИКА *NASTUS FAUSTI* REITTER (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE, ENTIMINAE, NASTINI) ДЛЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ ИНВАЗИВНЫХ ВИДОВ БОРЩЕВИКОВ (*HERACLEUM* SPP.)**[S. Ya. REZNIK, M. Yu. DOLGOVSKAYA, V. F. ZAITZEV, G. E. DAVIDIAN a. W. NENTWIG. ON THE POSSIBILITY OF THE USE OF THE WEEVIL *NASTUS FAUSTI* REITTER (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE, ENTIMINAE, NASTINI) FOR BIOLOGICAL CONTROL OF INVASIVE SPECIES OF GIANT HOGWEEDS (*HERACLEUM* SPP.)]

Так называемые «гигантские борщевики» — это группа близких видов из семейства зонтичных (*Heracleum mantegazzianum* Sommier et Levier, *H. sosnowskyi* Manden и *H. persicum* Desf. ex Fischer), естественно произрастающих на Кавказе, в Закавказье и на Ближнем Востоке (Jahodová et al., 2007). В Европе эти виды являются злостными инвазивными сорняками, представляющими значительную угрозу естественному биоразнообразию и здоровью людей (Thiele, Otte, 2007). Для борьбы с гигантскими борщевиками предлагались самые разные методы (Nielsen et al., 2007; Ravn et al., 2007). Биологический контроль — один из наиболее эффективных и безопасных для окружающей среды способов борьбы с инвазиями (McFadyen, 1998; Goeden, Andres, 1999). Полевые исследования, проведенные на Западном Кавказе в пределах исходного ареала борщевика *H. mantegazzianum*, выявили ряд насекомых-фитофагов, питающихся этим растением (Hansen et al., 2006, 2007; Cock, Seier, 2007). В частности, были неоднократно собраны питающиеся корнями личинки и листьями — имаго *Nastus fausti* Reitter. Так как этот слоник пока не был отмечен в зоне инвазии гигантских борщевиков в Западной Европе, он рассматривался как один из потенциальных агентов биометода. Однако данные по его пищевой специализации и влиянию на кормовое растение все еще недостаточны и противоречивы, так как основаны, скорее, на случайных наблюдениях, чем на результатах специальных полевых и лабораторных исследований (Арзанов, Давидьян, 1995; Hansen et al., 2006, 2007; Cock, Seier, 2007).

Целью нашей работы было исследование специфичности питания личинок и имаго *N. fausti* в естественных и лабораторных условиях, а также оценка обилия этого вида и его влияния на кормовое растение в естественных местообитаниях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В естественных условиях имаго *N. fausti* собирали вручную с листьев *H. mantegazzianum* и других растений. Обследовались нецветущие растения борщевика в возрасте 1—2 лет. В большинстве случаев для каждой популяции определяли общее число обследованных растений и собранных насекомых. При специальных количественных учетах для каждого растения

определяли число живых (зеленых) листьев, длину самого крупного листа, диаметр основания корня, число питающихся на нем личинок *N. fausti* и степень поврежденности корня (в баллах от 0 до 3). Для подсчета личинок корня осматривали снаружи и затем разрезали вдоль. Кроме того, обследовали почву в радиусе 10—15 см от корня на глубину 20—25 см. Как правило, в каждой популяции обследовали 50—100 растений (табл. 1).

Таблица 1

Распространение и обилие *Nastus fausti* Reitter по результатам полевых сборов 2005 г.

Порядковый номер, географическая и экологическая характеристика обследованной популяции	Дата, число обследованных растений, число собранных личинок, куколок и имаго <i>N. fausti</i>		
	23—30 IV	2—12 VIII	26 IX—1 X
1. Р. Карабешгонка, ст. Зеленчукская, Карачаево-Черкесская Респ., 43°53'02" N, 41°32'15" E, 907 м. Залежь. Чернозем	Раст. = 50 Лич. = 2		
2. Д. Лесо-Кефар, Карачаево-Черкесская Респ., 43°48'51" N, 41°28'07" E, 1028 м. Залежь, луг. Чернозем	Раст. = 160 Лич. = 4	Раст. = 80	
3. Пос. Архыз, Карачаево-Черкесская Респ., 43°39'17" N, 41°24'59" E, 1745 м. Луг, опушка леса. Горно-луговая каменистая почва	Раст. = 25 Лич. = 24	Раст. = 76 Лич. = 8 Кук. = 6	Раст. = 56 Лич. = 41 Им. = 1
4. Пос. Архыз, Карачаево-Черкесская Респ., 43°39'22" N, 41°23'31" E, 1330—1400 м. Просека в лесу. Горная лесная почва	Раст. = 15 Лич. = 3		
5. Берег р. Теплая, Кобу-Баши, Карачаево-Черкесская Респ., 43°54'30" N, 41°17'05" E, 920—940 м. Залежь, луг. Чернозем	Раст. = 93 Лич. = 17	Раст. = 223 Лич. = 30	Раст. = 188 Лич. = 40 Кук. = 1 Им. = 2
6. У подножия горы Шапка, ст. Преградная, Карачаево-Черкесская Респ., 43°56'39" N, 41°06'14" E, 924 м. Залежь, луг. Чернозем		Раст. = 83 Лич. = 17	Раст. = 50 Лич. = 177 Кук. = 6 Им. = 3
7. Пос. Псебай, Краснодарский кр., 44°09'55" N, 40°51'35" E, 560—600 м. Луг. Чернозем	Раст. = 55		
8. Пос. Тульский, Краснодарский кр., 44°30'37" N, 40°09'08" E, 280 м. Берег реки, сырой луг. Чернозем.	Раст. = 25 Лич. = 1 Им. = 2		
9а. Ст. Губская, Краснодарский кр., 44°20'13" N, 40°40'31" E, 419 м. Сырой луг. Чернозем		Раст. = 20	
9б. Ст. Губская, Краснодарский кр., 44°20'06" N, 40°40'31" E, 427 м. Залежь, луг, край лесополосы. Чернозем		Раст. = 30 Лич. = 19	Раст. = 51 Лич. = 161 Кук. = 16 Им. = 6
10. Пос. Гузерибль, Краснодарский кр., 44°00'59" N, 40°03'29" E, 1070—1230 м. Край леса. Серая лесная каменистая почва	Раст. = 40		
11. Ст. Самурская, Краснодарский кр., 44°17'13" N, 39°50'10" E, 260 м. Просека. Обочина дороги. Серая лесная каменистая почва		Раст. = 50 Лич. = 15	Раст. = 31 Лич. = 27 Кук. = 5 Им. = 5
12. Ст. Смоленская, Краснодарский кр., 44°44'07" N, 38°44'01" E, 33 м. Залежь, край лесополосы. Чернозем		Раст. = 32	

Примечание. кр. — край, Респ. — Республика, ст. — станица. Для каждой популяции борщевика приведены: даты сборов, число обследованных растений (Раст.), число найденных личинок (Лич.), куколок (Кук.) и имаго (Им.), нулевые значения не приводятся. Пустые клетки означают отсутствие данных.

В лабораторных условиях пищевую специфичность исследовали в трех экспериментах, во всех случаях возможность выбора корма отсутствовала.

1) Питание и яйцекладка самок в чашках Петри. Опыт проводили в термостатированной камере при температуре 20° и длине светового дня 18 ч. Яйцекладущих самок, собранных в естественных условиях, по одной помещали в чашки Петри с пучками листьев различных растений (каждая самка на протяжении всего опыта получала листья только одного вида растения). Каждый второй день листья заменяли на свежие и подсчитывали число отложенных яиц. В результате для каждой самки определяли плодовитость (общее число яиц, отложенных за период наблюдений), интенсивность яйцекладки (среднее число ежедневно откладываемых яиц), продолжительность жизни (с момента начала опыта) и интенсивность питания, которую отмечали через день при смене листьев и оценивали в баллах: 0 — отсутствие питания, 1 — единичные пробные укусы, 2 — слабое повреждение, 3 — нормальное питание (такое же, как при предоставлении естественного кормового растения).

2) Яйцекладка самок и развитие личинок в садках с растениями. В этом опыте яйцекладущих самок поодиночке помещали на 5 дней в небольшие садки, установленные на горшках с растениями (в каждом садке было только одно растение). После этого самок убирали, а растения периодически проверяли на наличие признаков питания личинок (пожелтение, увядание). При обнаружении подобных признаков корень выкапывали, фиксируя личинок и регистрируя следы их питания. Через 40 дней с момента начала опыта выкапывали и обследовали корни всех остальных растений. Результат теста рассматривался как положительный при обнаружении хотя бы одной личинки или явных следов личиночного питания. Кроме того, пригодность данного вида растения для роста и развития *N. fausti* оценивали по размеру (ширине головной капсулы) личинки. В качестве контроля использовали личинок, собранных с корней *N. mantegazzianum* в естественных условиях.

3) Рост и развитие личинок первого возраста, перенесенных на растение. В этом эксперименте только что отродившихся личинок, вышедших из яиц, отложенных самками, используемыми в первом опыте (использовали только потомство контрольных самок, питавшихся листьями *N. mantegazzianum*), переносили тонкой кисточкой на поверхность почвы вблизи основания стебля растения, после чего землю в горшке обильно поливали, чтобы облегчить личинкам движение к корню. Так как основной целью этого и двух предыдущих экспериментов была как можно более строгая проверка пищевой специфичности, в каждом опыте использовали очень большое количество личинок из потомства разных самок (до 50—100 на растение, в зависимости от его размера). Результаты этого эксперимента определяли так же, как и во втором опыте.

В большинстве случаев результаты опытов были весьма изменчивы и не соответствовали нормальному распределению. Поэтому для их описания использовались не только средние и стандартные отклонения, но также медианы, квартили и размах изменчивости. Все подсчеты были произведены с помощью программы SYSTAT.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ ВИДА

Nastus (Neonastus) fausti Reitter, 1888.

— *circassicus* Reitter, 1888 : 259; Арзанов, Давидьян, 1995 : 628—631. — *Iederi* Reitter, 1888 : 259; Арзанов, Давидьян, 1995 : 628—631.

Жуки среднего и крупного размеров, длина тела без головотрубки — 5.4—11.5 мм. Как и все виды рода, *N. fausti* является бескрылым. Жуки довольно быстро бегают, а также хорошо лазают по растениям, чему способствуют длинные ноги с мощным шипом на бедрах и широкие лапки с густоопушенными подошвами. Недавно отродившиеся жуки отличаются длинными куколочными придатками на мандибулах. Позже, с началом дополнительного имагинального питания, куколочные придатки утрачиваются. Самцы более стройные и обычно уступают самкам по длине, их бедра и передние лапки более широкие, внутренняя сторона задних голеней в дистальной половине в длинных шелковистых светлых волосках.

Согласно последнему обзору кавказских слоников рода *Nastus* (Арзанов, Давидьян, 1995), *N. fausti* включает 2 подвида *N. f. fausti* и *N. f. taya*

Arzanov et Davidian, различия между которыми невелики и сводятся в основном к особенностям строения головотрубки и скульптуры передне-спинки.

Для *N. fausti* характерна сильная размерная изменчивость (даже в пределах одной популяции по длине тела жуки могут различаться более чем в 2 раза), а также изменчивость окраски покровов тела. Верх тела жуков обычно в густом раздельном опушении из более или менее удлинённых чешуек. Опушение однотонное, светло-серого или коричневого цвета, иногда с бронзовым отливом или с рисунком из светлых пятен на темном, иногда почти черном фоне, причем пятнышки концентрируются в основном вдоль точечных бороздок надкрылий, а их форма и размеры очень изменчивы.

От близких видов *N. fausti* отличается сочетанием следующих признаков: птеригии округлены, лоб не шире спинки, головотрубки на уровне места прикрепления усиков, переднеспинка со средним килем, бороздки надкрылий отчетливые, дорсальная сторона эдеагуса плоская или слегка выпуклая, его вентральная сторона с хорошо развитым срединным килем.

Поколение развивается 1—2 года. Имаго отмечаются с конца апреля по начало августа, однако, как правило, непродолжительное время во 2-й половине мая—июне. Большую часть светлого времени суток они проводят на растениях, обычно на верхней поверхности листьев, реже на стеблях и черешках. Здесь жуки питаются, обгрызая листовую пластинку с краев, и спариваются. В случае опасности они поджимают ноги и падают на землю. Самка откладывает яйца на поверхности почвы рядом с кормовым растением. Отродившаяся личинка ведет почвенный образ жизни и питается на корнях. Тело ее белого цвета в длинных торчащих волосках, головная капсула светло-коричневая. Окукливание происходит в почвенной колыбельке рядом с корневой системой кормового растения. Отрождение имаго приходится в основном на первую половину осени, большинство жуков остается зимовать в почве и выходит на поверхность только весной следующего года.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ОБИЛИЕ И ВЛИЯНИЕ НА КОРМОВОЕ РАСТЕНИЕ

N. fausti — один из наиболее широко распространенных и массовых видов рода. Он является кавказским эндемиком, населяющим территорию от Геленджика до Ингушетии на Северном Кавказе и до Гудаутского р-на Абхазии в Закавказье. Встречается *N. fausti* в широком диапазоне высот от предгорий (200—300 м над ур. м.) до нижнего альпийского пояса (2000 м). Это типичный луговой мезофил, наиболее обычный на высокоотраве по берегам рек и ручьев, на лесных полянах, а также в субальпийском поясе. Заметно реже жуки встречаются под пологом леса (Арзанов, Давидьян, 1995).

В 2005 г. нами проводились сборы насекомых в пределах большей части естественного ареала *H. mantegazzianum*. Личинки *N. fausti* были найдены в 10 из 13 обследованных популяций борщевика (табл. 1), причем учеты показали относительно высокую плотность некоторых из обследованных популяций (табл. 1 и 2).

В сентябре того же года в 5 популяциях были проведены специальные количественные учеты (табл. 2) с целью оценки влияния повреждений, наносимых личинками, на рост кормового растения. В ряде случаев точное определение числа личинок, питающихся на растении, было невозможным, так как некоторые обнаруженные в почве личинки находились примерно посередине между двумя соседними растениями. Очевидно также, что поврежденность корня зависит не только от числа, но и от возраста питающихся личинок, некоторые из которых к моменту учета завершают питание и окукливаются. Поэтому поврежденность корня (DD) определяли

Влияние плотности популяции личинок *Nastus fausti* Reitter, размера и степени поврежденности корня *Heracleum mantegazzianum* на число живых листьев и длину самого крупного листа растения (по результатам полевых сборов 26 IX—1 X 2005)

Номер и название популяции (подробнее см. табл. 1)	Плотность популяции <i>Nastus fausti</i> (личинок/корень растения)			Поврежденность корней <i>H. mantegazzianum</i> в баллах от 0 до 3 (среднее и стандартное отклонение)	Влияние поврежденности корня на параметры надземной части растения (коэффициент регрессии <i>R</i> и его достоверность)	
	среднее, стандартное отклонение и размер выборки	квартили	минимум и максимум		число живых листьев	длина самого крупного листа
3. Архыз	0.7 ± 1.4, <i>n</i> = 52	0—1	0—8	2.0 ± 1.0	<i>R</i> = -0.07	<i>R</i> = -4.0
5. Теплая	0.2 ± 0.5, <i>n</i> = 148	0—0	0—3	1.4 ± 1.1	<i>R</i> = 0.05	<i>R</i> = -0.2
6. Шапка	3.5 ± 4.8, <i>n</i> = 40	0—5	0—20	2.1 ± 1.0	<i>R</i> = -0.35*	<i>R</i> = 3.8
9б. Губская	3.2 ± 3.8, <i>n</i> = 47	1—4	0—16	2.7 ± 0.5	<i>R</i> = -0.32	<i>R</i> = -3.9
11. Самурская	0.9 ± 1.4, <i>n</i> = 26	0—2	0—5	1.7 ± 0.9	<i>R</i> = -0.03	<i>R</i> = -6.7

Примечание. * — достоверность коэффициентов регрессии: $p < 0.05$.

визуально, в баллах от 0 до 3. Как и следовало ожидать, поврежденность корня не очень сильно, но достоверно коррелировала с числом личинок, питающихся на данном растении ($r = 0.42$, $n = 376$, $p < 0.001$). Надземная часть обследованных растений представляла собой розетку листьев и описывалась двумя параметрами: числом живых листьев (*LN*) и длиной самого крупного листа (*LL*), причем оба параметра положительно коррелировали с диаметром корня (*RD*). Для анализа результатов был применен метод линейного моделирования. По совокупным данным всех учетов ($n = 313$) оба параметра надземной части растения негативно зависели от степени повреждения корня ($LN = 1.1 + 0.28 RD - 0.06 DD$ и $LL = 21.5 + 9.4 RD - 2.1 DD$), но обе зависимости оказались недостоверными ($p = 0.28$ для *LN* и $p = 0.19$ для *LL*), в то время как зависимость от диаметра корня была весьма значительной ($p < 0.001$ в обоих уравнениях).

При отдельной обработке данных (табл. 2) 8 коэффициентов регрессии из 10 были отрицательными, но только в одном случае (популяция № 6, гора Шапка) эта зависимость была достоверной. Интересно, что именно там была отмечена максимальная средняя плотность популяции *N. fausti* (табл. 2).

При совместной обработке результатов учетов, проведенных в двух популяциях борщевика с высокой плотностью популяции слоника (гора Шапка и ст. Губская), зависимость числа листьев от степени повреждения корня была высоко достоверной: $LN = 1.5 + 0.40 RD - 0.42 DD$ ($n = 87$, $p < 0.002$ для обоих факторов), в то время как длина самого крупного листа по-прежнему достоверно ($p < 0.001$) зависела только от диаметра корня растения: $LL = 8.5 + 14.4 RD - 0.3 DD$ ($n = 87$).

В целом следует заключить, что в естественных условиях личинки *N. fausti* оказывают некоторое негативное влияние на *H. mantegazzianum* только при относительно высокой плотности популяции насекомого — более 3—4 личинок старших возрастов на одном растении. Такой высокий порог вредоносности, вероятно, объясняется значительными размерами борще-

вика (в исследованных популяциях средний диаметр корня 1—2-летних растений составлял около 3 см) и высокой способностью этого растения к регенерации (Rušek et al., 2007).

СПЕЦИФИЧНОСТЬ ПИТАНИЯ

Известно, что *N. fausti* трофически связан с борщевиками (Арзанов, Давидьян, 1995) и, в частности, неоднократно отмечался на *N. mantegazzianum* (Hansen et al., 2006, 2007).

Опыты по определению специфичности питания были проведены на растениях, выращенных в теплице, с жуками, собранными в естественных условиях (табл. 1, популяция № 5, 6 и 9б). В опытах были использованы следующие виды растений.

1. *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier из корней, собранных на ст. Губская (табл. 1, популяция 9б).

2. *Heracleum sosnowskyi* Manden из корней, собранных в окрестностях Санкт-Петербурга.

3. *Heracleum sibiricum* L. из корней, собранных в окрестностях Санкт-Петербурга.

4. *Heracleum asperum* (Hoffm.) M. Vieb. из корней, собранных на ст. Губская (табл. 1, популяция 9б).

5. *Angelica purpurascens* (Ave-Lall.) Gilli из корней, собранных на ст. Губская (табл. 1, популяция 9б).

6. *Angelica sylvestris* L. из корней, собранных в окрестностях Санкт-Петербурга.

7. *Angelica litoralis* Fries из корней, собранных в окрестностях Санкт-Петербурга.

8. *Pastinaca sativa* L. (пастернак) из корней, приобретенных в магазине.

9. *Thyselfium palustre* (L.) Rafin. из корней, собранных в окрестностях Санкт-Петербурга.

10. *Chaerophyllum aureum* L. из корней, собранных на ст. Губская (табл. 1, популяция 9б).

11. *Apium graveolens* L. (сельдерей) из корней, приобретенных в магазине.

12. *Daucus carota* L. (морковь) из корней, приобретенных в магазине.

Питание и яйцекладка самок в чашках Петри. Как видно из табл. 3, зависимость средней продолжительности жизни самок от вида их кормового растения оказалась недостоверной ($p = 0.16$, тест Краскелла—Уоллеса). Однако влияние вида растения на интенсивность питания было достоверным ($p = 0.001$). При этом интенсивность поедания «естественного» кормового растения *N. mantegazzianum* и некоторых других видов была практически одинаково высокой. Суммарная плодовитость самки за время опыта также достоверно зависела от вида кормового растения ($p = 0.014$), но попарное сравнение показало, что по этому параметру ни одно из использованных растений не отличалось от *N. mantegazzianum* достоверно, хотя в ряде случаев медиана была вдвое ниже. Заметим, что среди особей, питающихся растениями одного вида, суммарная плодовитость, как и продолжительность жизни, была чрезвычайно изменчивой. Показатель интенсивности яйцекладки, определяемый по среднему числу ежедневно откладываемых яиц, был более стабильным. Возможно, поэтому при обработке всей совокупности данных зависимость этого показателя от вида кормового растения была более достоверной ($p = 0.003$), а для двух из использованных в опыте видов растений достоверные различия были выявлены и при попарном сравнении. Впрочем, даже в последнем случае различие по интенсивности откладки яиц не более чем двукратное (табл. 3).

Влияние вида кормового растения на продолжительность жизни, интенсивность питания и яйцекладку самок *Nastus fausti* Reitter в чашках Петри

Вид кормового растения и число протестируемых самок (n)	Продолжительность жизни (дни)	Интенсивность питания (в баллах от 0 до 3)	Суммарная плодовитость (яиц/самку)	Интенсивность яйцекладки (яиц/самку/день)
<i>Heracleum mantegazzianum</i> (n = 16)	13 (6—22) [4—40]	2.9 (2.8—3.0) [2.0—3.0]	154 (94—310) [20—630]	12.0 (9.4—16.9) [5.0—35.7]
<i>H. sosnowskyi</i> (n = 9)	10 (8—12) [0—20]	2.2*** (1.8—2.5) [0.0—2.8]	87 (30—175) [0—198]	10.9 (8.2—13.4) [3.8—15.3]
<i>H. sibiricum</i> (n = 9)	18 (6—30) [4—32]	2.7** (2.0—2.8) [1.5—2.9]	258 (93—339) [9—594]	14.9 (8.8—18.4) [2.3—18.8]
<i>H. asperum</i> (n = 6)	14 (12—16) [6—18]	1.7*** (1.5—1.8) [1.5—2.5]	171 (140—246) [116—251]	15.6 (8.4—20.9) [7.3—23.3]
<i>Angelica purpurascens</i> (n = 5)	21 (21—28) [10—40]	2.6 (2.5—2.7) [2.5—3.0]	255 (248—338) [138—502]	12.1 (8.9—13.8) [8.4—23.9]
<i>A. sylvestris</i> (n = 7)	17 (13—20) [7—21]	2.8 (2.5—2.9) [2.3—3.0]	239 (220—265) [167—336]	16.9 (13.2—19.8) [10.4—23.8]
<i>A. litoralis</i> (n = 6)	5 (3—21) [0—23]	2.8 (1.0—3.0) [0.0—3.0]	84 (49—170) [0—342]	14.9 (9.8—16.8) [8.1—27.7]
<i>Pastinaca sativa</i> (n = 8)	23 (12—27) [8—29]	2.8 (2.7—2.9) [2.3—3.0]	200 (156—319) [123—394]	12.5 (10.0—14.7) [5.2—20.1]
<i>Peucedanum palustre</i> (n = 6)	15 (10—23) [7—35]	2.5** (1.0—2.8) [0.3—2.9]	105 (28—189) [5—327]	6.6** (2.8—9.2) [0.7—9.3]
<i>Chaerophyllum aureum</i> (n = 6)	10 (9—10) [5—20]	1.6** (1.0—2.0) [0.8—3.0]	88 (34—145) [34—180]	10.2 (3.8—12.2) [3.4—14.5]
<i>Apium graveolens</i> (n = 7)	16 (11—20) [0—35]	2.3*** (2.0—2.5) [0.0—2.7]	227 (67—345) [0—384]	11.9 (9.2—14.6) [1.8—24.0]
<i>Daucus carota</i> (n = 10)	17 (10—20) [1—30]	2.5* (1.9—3.0) [0.0—3.0]	123 (3—161) [0—191]	6.5*** (1.0—7.9) [0—10.6]

Примечание. В круглых скобках приведены медианы и квартили, в квадратных — размах изменчивости. Достоверность отличий от контрольных самок, питавшихся на *Heracleum mantegazzianum* (тест Краскелла—Уоллеса): * — $p < 0.05$, ** — $p < 0.01$, *** — $p < 0.001$.

Яйцекладка самок и развитие личинок в садках с растениями. Живые личинки или несомненные следы их питания были отмечены в опытах со всеми растениями, за исключением *Peucedanum palustre* (левая часть табл. 4). Число использованных растений каждого вида было слишком мало для попарных сравнений, однако совокупность данных для видов рода *Heracleum* (82 % позитивных результатов, $n = 11$) и для всех остальных растений (30 % позитивных результатов, $n = 20$) различалась достоверно ($\chi^2 = 7.6$, $p < 0.01$). По-видимому, виды рода *Heracleum* либо более пригодны для оогенеза самок, либо чаще индуцируют откладку яиц, либо представляют собой более пригодную пищу для личинок *N. fausti*.

Влияние вида кормового растения на яйцекладку самок и развитие личинок *Nastus fausti* Reitter в растениях в теплице

Вид растения	Тип опыта				Относительное отклонение ширины головной капсулы личинок от регрессии, построенной для особей, развивавшихся на <i>Heracleum mantegazzianum</i>
	яйцекладка самок		перенос личинок 1-го возраста		
	результаты опыта				
	положительные	отрицательные	положительные	отрицательные	
<i>Heracleum mantegazzianum</i>	4	1	10	4	
<i>H. sosnowskyi</i>			3	1	+22 %, $n = 35^{***}$
<i>H. sibiricum</i>	2	1	4	0	-7 %, $n = 14$
<i>H. asperum</i>	3	0	2	0	+3 %, $n = 14$
<i>Angelica purpurascens</i>	1	2	3	2	-21 %, $n = 3$
<i>A. sylvestris</i>	1	2	0	2	+2 %, $n = 3$
<i>A. litoralis</i>	2	1	3	0	+21 %, $n = 7$
<i>Pastinaca sativa</i>	1	2	6	1	+1 %, $n = 16$
<i>Peucedanum palustre</i>	0	4	1	2	
<i>Chaerophyllum aureum</i>	1	2	2	1	+1 %, $n = 8$
<i>Apium graveolens</i>	2	1	3	1	-2 %, $n = 19$
<i>Daucus carota</i>	2	1	4	0	+16 %, $n = 25$
Совокупность данных для всех растений (кроме <i>H. mantegazzianum</i>)	15	16	41	14	+5 %, $n = 144$

Примечание. Приведено число растений с положительным и отрицательным результатом теста (см. раздел «Материал и методика»). Для относительного отклонения ширины головной капсулы личинок от регрессии, построенной для особей, развивавшихся на *Heracleum mantegazzianum*, приведены: процентное отклонение (медиана), размер выборки и достоверность различий по тесту Краскелла—Уоллеса. *** — $p < 0.001$.

Первые два из этих предложений не согласуются с результатами предыдущего опыта, где у самок, помещенных в чашки Петри, суммарная плодовитость и интенсивность яйцекладки были практически одинаковыми при питании борщевиками и большинством других использованных видов растений. Для проверки третьего предположения был проведен следующий эксперимент.

Рост и развитие личинок 1-го возраста, перенесенных на растение. Результаты этого опыта приведены в правой части табл. 4. Как и в предыдущем эксперименте, хотя бы один позитивный результат был получен с каждым из использованных видов растений. Более того, совокупность данных для видов рода *Heracleum* (79 % позитивных результатов, $n = 24$) практически не отличалась ($\chi^2 = 0.5$, $p \approx 0.5$) от совокупности данных для всех остальных видов растений (71 % позитивных результатов, $n = 31$).

Хотя в корнях некоторых растений были найдены только следы питания личинок, в большинстве случаев были отмечены также и сами личинки, головные капсулы которых измерялись для оценки скорости роста и развития. Как и следовало ожидать, средний размер личинок увеличивался со временем опыта. У «контрольных» особей, питающихся корнями *H. mantegazzianum*, корреляция между шириной головной капсулы и возрастом личинки (в днях) довольно точно описывается формулой $y = -9.4 + 6.3^* (x)^{\frac{1}{2}}$ ($r = 0.73$, $n = 48$).

Значительная изменчивость (рис. 1, А) может быть отчасти объяснена несинхронностью линек. Соотношение между возрастом и размером личи-

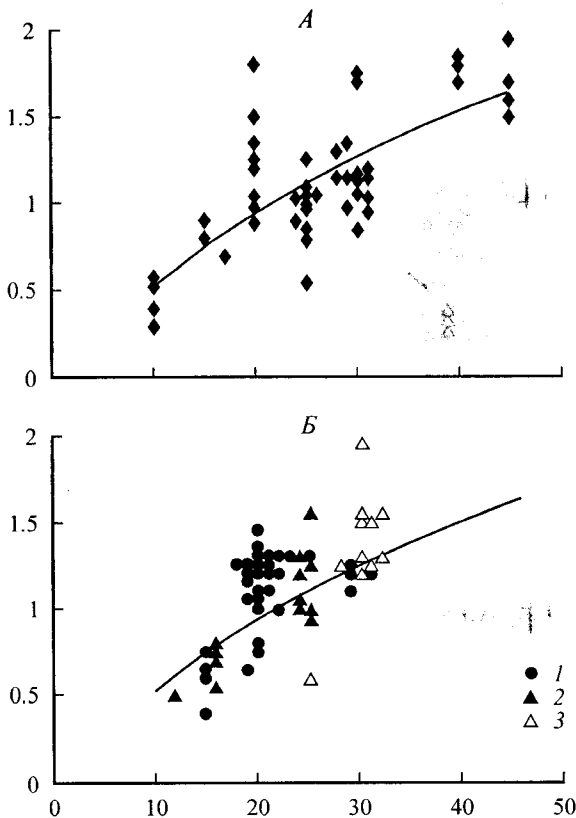


Рис. 1. Соотношение возраста и размера личинок *Nastus fausti* Reitter, развивавшихся на разных видах растений.

По оси абсцисс — возраст личинки (дни), по оси ординат — ширина головной капсулы (мм). Линия соответствует уравнению регрессии, подсчитанному для личинок, развивавшихся на *Heracleum mantegazzianum*. 1—4 — особи, развивавшиеся на: А — *H. mantegazzianum*; Б — *H. sosnowskyi* (1), *H. sibiricum* (2), *H. asperum* (3), В — *Angelica purpurascens* (1), *A. sylvestris* (2), *A. litoralis* (3), *Apium graveolens* (4); Г — *Chaerophyllum aureum* (1), *Daucus carota* (2), *Pastinaca sativa* (3).

нок, развивавшихся на корнях других видов растений, в целом соответствует этому же уравнению регрессии (рис. 1, Б—1, Г). Относительное отклонение «опыта» (размера личинки, развивавшейся на данном виде растения) от «прогноза» (регрессии, т. е. среднего размера личинок того же возраста, развивавшихся на *H. mantegazzianum*) определяли по формуле $D = 100 \cdot (S - R) / R$, где D — относительное отклонение (%), S — ширина головной капсулы, полученная путем измерения, R — ширина головной капсулы, полученная с помощью уравнения регрессии.

В целом личинки, развивавшиеся на *H. mantegazzianum*, были даже несколько мельче, чем особи того же возраста, развивавшиеся на других видах растений: среднее отклонение (медиана и квартили) составило + 5 % (от - 10 до + 27 %), хотя эти различия не были достоверными ($p = 0.17$, $n = 144$, тест Краскелла—Уоллеса). Данные по отдельным видам растений приведены в табл. 4. Видно, что различия между реальным и прогнозируемым размером личинок статистически достоверны только для *H. sosnowskyi*: особи, развивавшиеся на нем, были несколько крупнее (рис. 1, Б).

Имеющиеся данные (рис. 2) недостаточны для точного определения числа личиночных возрастов у *N. fausti* по характеру распределения. Однако учитывая то, что размер головной капсулы отрождающихся личинок 1-го

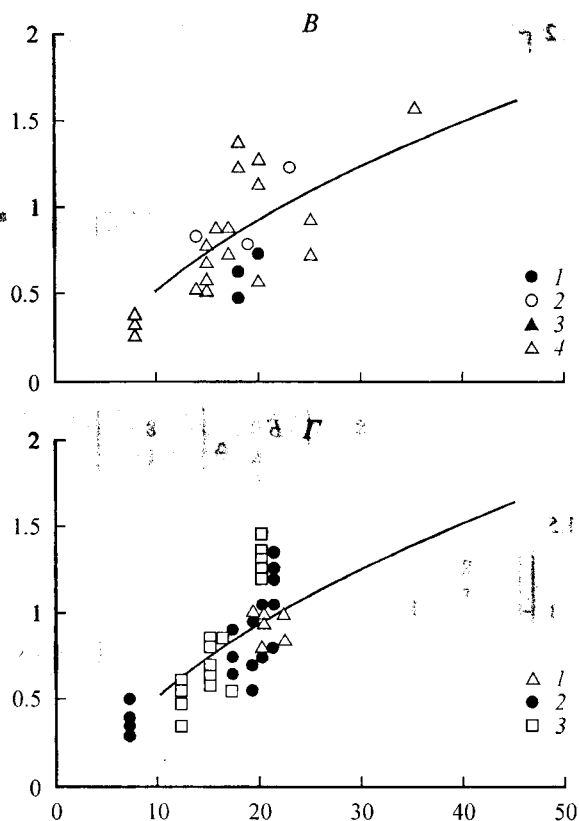


Рис. 1 (продолжение).

возраста составляет 0.25—0.30 мм, можно заключить (рис. 1 и 2), что при развитии в лабораторных условиях первая линька происходит до 10-го дня, вторая линька — между 10-м и 20-м, а третья линька — между 20-м и 30-м днями жизни личинки. По литературным данным, у *Otiorhynchus asphaltinus* Germar из того же подсем. Entiminae имеется 7 личиночных возрастов (Мащенко, 1975). Возможно, большое число возрастов свойственно и *N. fasti* (рис. 2). Относительная редкость старших возрастов в лабораторных условиях объясняется перенаселенностью опытных растений, корни многих из которых были практически полностью уничтожены личинками. Напротив, в природных условиях представляет сложность проведение учета личинок младших возрастов. Как бы то ни было, на рис. 2 хорошо видно, что головная капсула личинки последнего возраста имеет ширину около 2 мм. Такие крупные личинки были собраны нами в природных условиях в сентябре вместе с куколками и недавно отродившимися имаго (табл. 1). В лабораторных условиях личинки такого размера отмечались только на видах рода *Negecleus* (рис. 1, А, Б). Впрочем, у некоторых личинок, питавшихся на других видах кормовых растений, размер головной капсулы превышал 1.5 мм, что свидетельствует об их благополучном развитии как минимум до предпоследнего личиночного возраста.

Пищевая специфичность в естественных условиях. Эти исследования были проведены в окрестностях ст. Губская (табл. 1, № 9а). Специфичность питания оценивалась путем сбора имаго и личинок с борщевика *N. mantegazzianum* и дудника *Angelica purpurascens*, произрастающих в одном и том же биотопе на расстоянии нескольких метров друг от

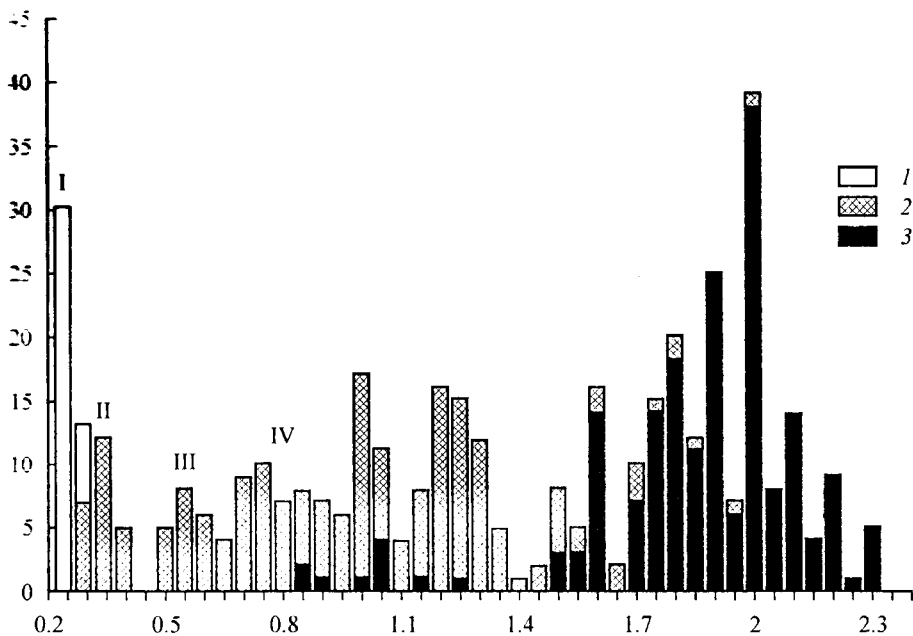


Рис. 2. Распределение личинок *Nastus fausti* Reitter по размерам.

По оси абсцисс — ширина головной капсулы (мм), по оси ординат — число личинок (всего 421 личинка). 1 — только что отродившиеся личинки 1-го возраста ($n = 36$); 2 — личинки, развивавшиеся в лаборатории ($n = 192$), 3 — личинки, собранные в природных условиях ($n = 193$). Римскими цифрами обозначены предполагаемые возрасты личинок.

друга. Заметим, что предшествующие исследования доказали пригодность *A. purpurascens* для питания личинок и имаго *N. fausti* в лабораторных условиях (рис. 1, В, табл. 3 и 4).

Взрослых жуков собирали весной, вскоре после реактивации. В общей сложности с *N. mantegazzianum* было собрано 170 особей, а с *A. purpurascens* — 26, что примерно соответствовало глазомерной оценке относительного обилия указанных видов растений на обследованных участках. По-видимому, данные результаты могут рассматриваться как приближенная оценка избирательности питания имаго, так как взрослые жуки весьма активны и могут беспрепятственно переходить с одного растения на другое.

Количественные учеты личинок дали гораздо более убедительные результаты. Личинок собирали осенью (16.09.2007), когда большинство из них интенсивно питается перед зимовкой или окукливанием. Были тщательно обследованы корни 10 растений каждого вида и почва вблизи корней. Слоньки были найдены на каждом из обследованных растений *N. mantegazzianum*, в общей сложности было собрано 37 личинок, 9 куколок и 1 недоокрепший жук. Медиана и квартили составили 3.5 (2—8) особей на растение, что примерно совпадает с результатами учетов сентября 2005 г., а именно 183 особи на 51 растение (табл. 1). На 10 растениях *A. purpurascens* слоньков оказалось значительно меньше — всего было найдено 10 личинок и 7 куколок, медиана и квартили составили 1 (0—1) особей/растение. Тем не менее *N. fausti* был обнаружен на 7 из 10 обследованных растений. Очевидно, и в естественных условиях *A. purpurascens* является вполне приемлемым, хотя и менее предпочитаемым кормовым растением.

Следует сделать вывод, что в лабораторных условиях личинки и имаго *N. fausti* способны питаться не только на гигантских борщевиках, но и на многих других зонтичных, в том числе и на таких важных культурных рас-

тениях, как морковь, пастернак и сельдерей, причем питание на некоторых из них не приводит к значительному снижению плодovitости самок и не замедляет рост и развитие личинок. Более того отмечено питание личинок и имаго *N. fausti* в естественных условиях на *Angelica purpurascens*. Таким образом, этот слоник может рассматриваться как широкий олигофаг, трофически связанный с растениями из нескольких родов семейства зонтичных.

Однако *N. fausti* никогда не был отмечен в качестве вредителя моркови, пастернака или других зонтичных культур, хотя эти слоники весьма обычны в куртинах борщевиков на окраинах деревень в непосредственной близости от огородов. В лабораторных условиях достоверные различия между опытами, проведенными на борщевиках и на других растениях, были нами отмечены только при тестировании яйцекладущих самок, но не при переносе личинок 1-го возраста. В совокупности эти данные позволяют предполагать, что именно избирательность яйцекладущих самок делает «естественную» пищевую специализацию слоника более узкой по сравнению со специфичностью питания в лабораторных условиях без возможности выбора кормового растения.

Некоторые авторы (Wan, Harris, 1997; Dernovici et al., 2006) считают возможной интродукцию фитофагов, способных питаться культивируемыми или автохтонными дикорастущими растениями, если эти виды растений являются малопригодными для развития и малопредпочитаемыми при яйцекладке самок. Однако большинством исследователей такая «потенциально широкая» пищевая специализация в сочетании с наследуемой изменчивостью и модификациями поведения справедливо рассматривается как один из наиболее серьезных рисков, связанных с интродукцией фитофагов для биологического контроля сорняков (Withers, 1999; McFadyen, Weggler, 2000; Heard, 2000; Tallamy, 2000; Withers et al., 2000; Gassmann et al., 2006; Sheppard et al., 2006). С учетом этого факта, а также основываясь на результатах нашего исследования, мы вынуждены заключить, что слоник *N. fausti* не может рассматриваться как потенциальный агент биологического контроля инвазивных видов борщевиков.

За помощь в проведении лабораторных экспериментов мы выражаем благодарность М. Г. Волковичу и Т. Ю. Москалевой (Зоологический институт РАН), а за определение растений — А. К. Сытину (Ботанический институт РАН). В 2007 г. работа была поддержана грантом Санкт-Петербургского научного центра РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арзанов Ю. Г., Давидьян Г. Э. Обзор долгоносиков рода *Nastus* Schoenherr (Coleoptera, Curculionidae) фауны Крыма, европейской части России и Кавказа // Энтомол. обзор. 1995. Т. 74, вып. 3. С. 622—639.
- Мащенко Н. Д. Биология крымского виноградного скосаря и меры борьбы с ним на виноградниках // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинев: Кишиневский СХИ, 1975. 21 с.
- Cock M. J. W., Seier M. K. The scope for biological control of giant hogweed *Heracleum mantegazzianum* // Ecology and management of giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*). Pyšek P. et al. (eds). Gateshead, UK: Atheneum Press, 2007. P. 255—271.
- Dernovici S. A., Teshler M. P., Watson A. K. Is sunflower (*Helianthus annuus*) at risk to damage from *Ophraella communa*, a natural enemy of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) // Biocontrol Sci. Techn. 2006. Vol. 16, N 7/8. P. 669—686.
- Gassmann A. J., Levy A., Tran T., Futuyama D. J. Adaptations of an insect to a novel host plant: a phylogenetic approach // Funct. Ecol. 2006. Vol. 20, N 3. P. 478—485.
- Goeden R. D., Andres L. A. Biological control of weeds in terrestrial and aquatic environments // Handbook of biological control. Bellows T. S. et al. (eds). N. Y.: Academic Press, 1999. P. 871—890.

- Jansen S. O., Hattendorf J., Wittenberg R., Reznik S. Ya., Nielsen Ch., Ravn H. P., Nentwig W.** Phytophagous insects of giant hogweed *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) in invaded areas of Europe and in its native area of the Caucasus // *Europ. J. Ent.* 2006. Vol. 103, N 2. P. 387—395.
- Hansen S. O., Hattendorf J., Nielsen Ch., Wittenberg R., Nentwig W.** Herbivorous arthropods on *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) in its native and invaded distribution range // *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*. Pyšek P. et al. (eds). Gateshead, UK: Athenaem Press, 2007. P. 170—188.
- Heard T. A.** Concepts in insect host-plant selection behavior and their application to host specificity testing // *Proc. Of Session: Host specificity testing of exotic arthropod biological control agents — the biological basis for improvement in safety. X Intern. Symp. Biol. Control of Weeds. Morganton, USA: USDA Forest Service, 2000. P. 1—10.*
- Jahodová S., Fröberg L., Pyšek P., Geltman D., Trybush S., Karp A.** Taxonomy, identification, genetic relationships and distribution of large *Heracleum* species in Europe // *Ecology and Management of Giant Hogweed (Heracleum mantegazzianum)*. Pyšek P. et al. (eds). Gateshead, UK: Athenaem Press, 2007. P. 1—19.
- McFadyen R. E. C.** Biological Control of Weeds // *Ann. Rev. Ent.* 1998. Vol. 43. P. 369—393.
- McFadyen R. E., Weggler B. K.** The biology and host specificity of *Liothrips* sp. (Thysanoptera: Phlaeothripidae), an agent rejected for biocontrol of annual ragweed // *Biol. Control.* 2000. Vol. 19, N 2. P. 105—111.
- Nielsen Ch., Vanaga I., Triekale O., Priekule I.** Mechanical and chemical control of *Heracleum mantegazzianum* and *H. sosnowskyi* // *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*. Pyšek P. et al. (eds). Gateshead, UK: Athenaem Press, 2007. P. 226—239.
- Pyšek P., Perglová I., Krinke L., Jarošík V., Pergl J., Moravkova L.** Regeneration ability of *Heracleum mantegazzianum* and implications for control // *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*. Pyšek P. et al. (eds). Gateshead, UK: Athenaem Press, 2007. P. 112—125.
- Ravn H. P., Triekale O., Vanaga I., Priekule I.** Revegetation as a part of an integrated management strategy for large *Heracleum* species // *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*. Pyšek P. et al. (eds). Gateshead, UK: Athenaem Press, 2007. P. 272—283.
- Sheppard A., Haines V., Thomann T.** Native-range research assists risk analysis for non-targets in weed biological control: the cautionary tale of the broom seed beetle // *Australian J. Ent.* 2006. Vol. 45. P. 292—297.
- Tallamy D. W.** Physiological issues in host range expansion // *Proc. of Session: Host specificity testing of exotic arthropod biological control agents — the biological basis for improvement in safety. X Intern. Symp. Biol. Control of Weeds. Morganton, USA: USDA Forest Service, 2000. P. 11—26.*
- Thiele J., Otte A.** Impact of *Heracleum mantegazzianum* on invaded vegetation and human activities // *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*. Pyšek P. et al. (eds). Gateshead, UK: Athenaem Press, 2007. P. 144—156.
- Wan F.-H., Harris P.** Use of risk analysis for screening weed biocontrol agents: *Altica carduorum* Guer. (Coleoptera: Chrysomelidae) from China as a biocontrol agent of *Cirsium arvense* (L.) Scop. in North America // *Biocontrol Sci. Techn.* 1997. Vol. 7, N 3. P. 299—308.
- Withers T. M.** Examining the hierarchy threshold model in a no-choice feeding assay // *Ent. Exp. Appl.* 1999. Vol. 91, N 1. P. 89—95.
- Withers T. M., Barton Browne L., Stanley J.** How time-dependent processes can affect the outcome of assays // *Proc. of Session: Host specificity testing of exotic arthropod biological control agents — the biological basis for improvement in safety. X Intern. Symp. Biol. Control of Weeds. Morganton, USA: USDA Forest Service, 2000. P. 27—42.*

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург;

Поступила 7 II 2008.

Всероссийский институт защиты растений РАСХН,
Санкт-Петербург (Пушкин).
Зоологический институт Бернского университета,
Берн, Швейцария.

SUMMARY

The weevil *Nastus fausti* Reitter (Coleoptera, Curculionidae) was evaluated for its potential in the biological control of the invasive giant hogweeds (*Heracleum* spp.). Quantitative sampling suggested that at high population density (more than 3—4 mature larvae per plant) damage by *N. fausti* larvae could

have some negative impact on the above-ground part of the plant. However, no-choice laboratory test showed that *N. fausti* females are able to feed on plants from a number of Apiaceae genera, including such important cultivated crops as carrot, parsnip, and celeriac. Feeding on these plants did not cause significant decrease in female survival or fecundity. Moreover, at least part of *N. fausti* larvae may feed and develop on roots of these plants, and the rate of their growth and development does not differ significantly from that in larvae fed on roots of *H. mantegazzianum*. *N. fausti* adult and larval feeding on *Angelica purpurascens* was recorded in natural conditions, too. In combination, these data suggest that *N. fausti* is an oligophagous species connected with plants from several genera of Apiaceae and thus it can not be considered a potential agent for biological control of invasive *Heracleum* species.