

УДК 595.768.12 : 591.5

© С. Я. Резник

**ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ И ХАРАКТЕР ПРОИЗРАСТАНИЯ
КОРМОВОГО РАСТЕНИЯ КАК ФАКТОРЫ, ЛИМИТИРУЮЩИЕ
АРЕАЛ АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА *ZYGOGRAMMA SUTURALIS* F.
(COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)**

[S. Ya. REZNIK. HOST PLANT POPULATION DENSITY AND DISTRIBUTION PATTERN
AS FACTORS LIMITING GEOGRAPHIC DISTRIBUTION OF THE RAGWEED LEAF BEETLE
ZYGOGRAMMA SUTURALIS F. (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)]

Границы ареалов насекомых определяются целым рядом весьма разнородных причин. Климатические факторы могут влиять на географическое распространение насекомых как непосредственно, так и опосредованно, меняя биотические параметры окружающей среды, важнейшим из которых является наличие подходящего корма. Границы ареалов насекомых-фитофагов, особенно видов с узкой пищевой специализацией, нередко совпадают с пределами распространения их кормовых растений. Для некоторых видов насекомых важным оказывается не только наличие определенного вида растения, но и достаточно высокая плотность его произрастания. Подобные случаи нередко отмечаются энтомологами — систематиками и фаунистами (Емельянов, 1970; Коротяев, 2000), но не часто становятся предметом специальных исследований (Емельянов, 1967).

Вопрос о факторах, определяющих границы ареалов, приобретает особую важность применительно к биологическим инвазиям — одной из наиболее актуальных проблем современной фундаментальной и прикладной экологии (Элтон, 1960; Алимов и др., 2004; Fitzpatrick, Weltzin, 2005; Guisan, Thuiller, 2005). Как и границы естественных ареалов, потенциальные пределы расселения вне исходного ареала зависят от многих параметров среды, однако для инвазивных видов насекомых-фитофагов лимитирующим фактором нередко является наличие подходящего корма. Так, например, вслед за своим кормовым растением из Америки в Евразию проникают все новые виды вредителей картофеля, среди которых наиболее известен и детально исследован колорадский картофельный жук *Leptinotarsa decemlineata* Say (Иванчик, Ижевский, 1981; Фасулати, 2007; Ижевский, 2008). Достаточно подробно изучен и ход расселения за пределами исходного ареала амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F., интродуцированного О. В. Ковалевым для биологической борьбы с полыннолистной амброзией (*Ambrosia artemisiifolia* L.) — наиболее вредоносным из отмеченных в России инвазивных сорняков (Ковалев и др., 1983; Ковалев, 1989а; Резник, 2004, 2009).

Исследования, посвященные этим относительно близкородственным листоедам, выявили, в частности, одно весьма интересное различие. Хотя ареалы обоих видов не достигают северных границ распространения их кормо-

вых растений, зона инвазии колорадского жука непосредственно лимитируется климатом (Фасулати, 2007), в то время как амброзиевый листоед обнаружен только в регионах, характеризующихся достаточно высокой средней засоренностью амброзией (Резник, 2009). Предыдущие исследования (Резник, 1985; Резник и др., 1990), проведенные в окрестностях Ставрополя вблизи места первоначальной интродукции *Z. suturalis*, показали, что плотность его популяций в значительной мере определяется плотностью произрастания амброзии. Эта работа посвящена анализу новых данных, собранных на гораздо более обширных территориях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы результаты количественных учетов, проведенных в 2005—2007 гг. в 20 засоренных амброзией районах на территории Воронежской и Ростовской областей, в Ставропольском и Краснодарском краях. Все учеты были проведены во второй половине июля—августе, т. е. сразу после массового выхода имаго первого поколения амброзиевого листоеда. Для осуществления за относительно небольшой промежуток времени таких широкомасштабных исследований потребовалось разработать новую методику работы, так как использованный ранее метод учетных площадок (Резник, 1985) не подходил из-за чрезвычайной трудоемкости, а 5-балльная шкала, разработанная позднее (Резник и др., 1990), была слишком грубой.

Методы учетов, примененные в данном исследовании, уже были описаны в ряде предшествующих публикаций (Резник, Спасская, 2006; Резник, 2009). В качестве единицы учета рассматривался участок — более или менее однородная территория, отделенная от других участков какой-либо границей (дорогой, межей и т. п.). Площадь участков варьировала от сотен квадратных метров (отдельные очаги амброзии) до десятков гектаров (сельскохозяйственные поля). Для каждого из участков были определены его приблизительные размеры, средняя высота амброзии и ее проективное покрытие. При обработке данных все обследованные участки были разделены на 2 типа: «нестабильные» (поля, подверженные севообороту) и «относительно стабильные» (края полей, обочины дорог, рудеральные станции, залежи и т. п.). Известно (Резник и др., 1990), что в относительно стабильных станциях плотность популяции амброзиевого листоеда выше, чем в севооборотах. Более того, чем выше стабильность местообитания, тем больше шансы на успех биологического контроля сорной растительности (Hall, Ehler, 1979; Harris, 1991).

Плотность популяции амброзиевого листоеда оценивали 2 способами: кошением (среднее число жуков на 10 взмахов сачка) и визуальным учетом (число имаго, приходящееся на единицу обследованной площади). Общее число взмахов сачка и площадь, на которой проводили выборочное визуальное обследование, зависели от размеров участка. Учеты проводили вдоль грунтовых дорог, при этом обследовали все примыкающие к дороге участки, обращая особое внимание на локальные скопления амброзии. Число обследованных участков составило от 15 до 25 на район (всего 371 участок).

Как и следовало ожидать, оценки плотности популяции амброзиевого листоеда, полученные методами кошения и визуального учета, тесно коррелировали (коэффициент корреляции Пирсона $r = 0.77$, $n = 149$, $p < 0.001$, в расчет принимали только те участки, где был найден хотя бы один жук). Уравнение регрессии имело вид $Z_v = 0.128 Z_k$, где Z_v — число жуков, приходящееся на 1 м² при визуальном учете, а Z_k — число жуков, приходящееся на 10 взмахов сачка при кошении на том же участке. Для дальнейшей обработки данных применяли усредненный показатель $Z = (Z_v + 0.128 Z_k) / 2$. Если плотность популяции листоеда определяли только визуальным учетом, то полагали $Z = Z_v$, если только кошением, то $Z = 0.128 Z_k$.

Предварительная статистическая обработка (двухфакторный регрессионный анализ ранжированных данных) показала, что плотность популяции амброзиевого листоеда достоверно зависит и от проективного покрытия ($p = 0.002$), и от высоты ($p < 0.001$) амброзии. Предпочтение яйцекладущими самками более высоких растений той же фитомассы было выявлено и в ходе предыдущих исследований (Резник, 1985). Кроме того, высота растений амброзии косвенно отражает и такой важный

показатель, как стабильность местообитания: в июле—августе, когда проводились учеты, низкие растения амброзии обычно свидетельствуют о ее недавнем скашивании. Поэтому для дальнейшего анализа был использован показатель «обилие амброзии»: произведение средней высоты растения на среднее проективное покрытие амброзии на данном участке. Естественно, плотность популяции амброзиевого листоеда достоверно ($p < 0.001$) зависела и от обилия амброзии, причем коэффициент корреляции ($r = 0.58$) был практически таким же, как и для двухфакторного уравнения регрессии ($r = 0.60$).

Распределение большинства характеристик популяций полыннолистной амброзии и амброзиевого листоеда оказалось далеким от нормального, поэтому для усреднения результатов использовали медианы и квартили, а для попарного сравнения — тест Краскелла—Уоллеса или тест Тьюки, применяемый к ранжированным данным. Поскольку размеры участков заметно различались, в ряде случаев определяли также взвешенное среднее, в качестве «веса» использовали площадь участка. Другие способы статистической обработки описаны далее.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде всего следует отметить, что районы, где в ходе специальных количественных учетов не был обнаружен амброзиевый листоед, расположены на периферии зоны инвазии полыннолистной амброзии (рис. 1). Факторы, определяющие современное распространение *A. artemisiifolia*, были подробно обсуждены в предыдущей работе (Резник, 2009). Судя по имеющимся данным, в европейской части Российской Федерации северная граница зоны инвазии этого злостного сорняка лимитируется средней температурой сентября не ниже 15° , а северо-восточная — суммой осадков теплого периода (апрель—октябрь) не менее 200—250 мм.

Что же касается *Z. suturalis*, то его отсутствие в самых северных популяциях амброзии (север Ростовской и юг Воронежской области) не может

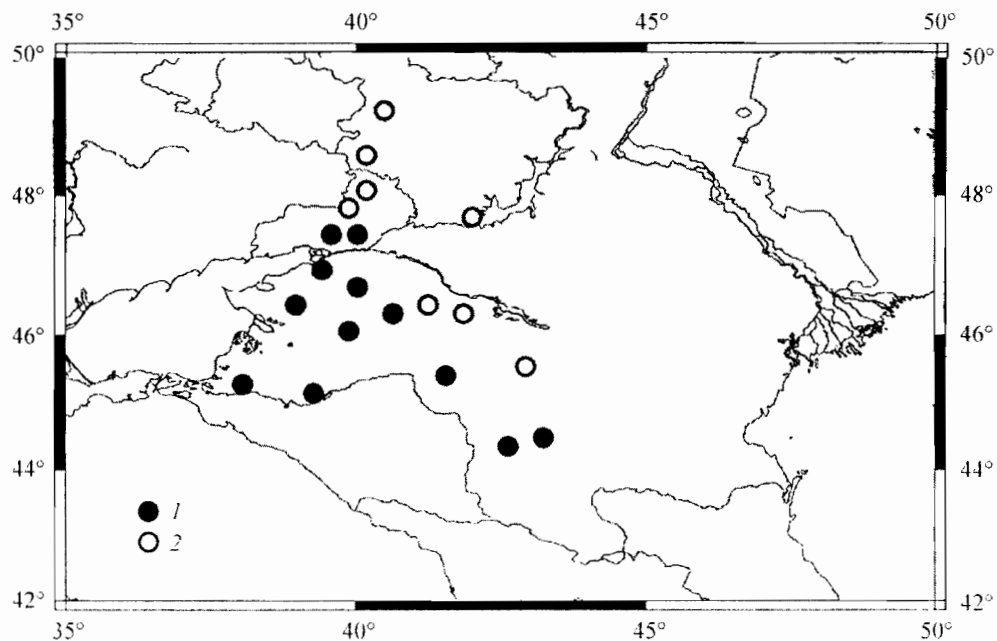


Рис. 1. Карта обследованных районов европейской части Российской Федерации. 1 — районы, где был найден амброзиевый листоед; 2 — районы, где была найдена только амброзия.

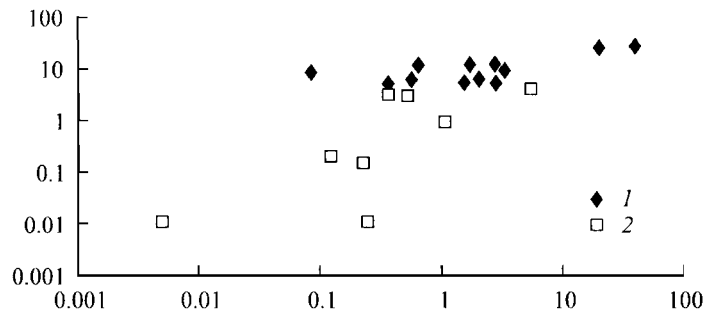


Рис. 2. Характеристики обилия амброзии на участках обследованных районов. 1 — районы, где был найден амброзиевый листоед; 2 — районы, где была найдена только амброзия. По оси абсцисс — взвешенные средние («вес» — площадь участка), по оси ординат — медианы.

быть истолковано как следствие лимитирующего действия климата. Сумма эффективных температур, необходимая для развития одной генерации амброзиевого листоеда, составляет, по нашим данным (Ковалев и др., 1983), 425 градусо-дней при пороге 11.5°. Эти температурные характеристики развития близки к таковым колорадского жука (300—400 градусо-дней при пороге 10—12°), современный ареал которого доходит до Северо-Западной России (Ушатинская, Кочетова, 1981; Миндер, 1981; Фасулати, 2007).

Остается предположить, что влияние климата на распространение *Z. suturalis* опосредовано обилием кормового растения: фитофаг отсутствует (или плотность его популяции чрезвычайно низка) в «пограничных» районах, характеризующихся более низкой средней плотностью популяций амброзии. И действительно, судя по имеющимся данным (рис. 2), и медианы, и взвешенные средние обилия амброзии выше в тех из обследованных районов, в которых был обнаружен амброзиевый листоед, причем различия между медианами по непараметрическому тесту Краскелла—Уоллеса ($p < 0.001$) гораздо достовернее, чем между средними ($p = 0.03$).

Эта разница в достоверности и относительной величине различий между двумя группами районов по двум показателям обилия амброзии заслуживает специального рассмотрения. Дело в том, что при определении медианы в равной степени учитывается плотность популяции амброзии на всех обследованных участках данного района, а взвешенное среднее зависит в первую очередь от плотности популяции амброзии на самых больших участках. Поэтому взвешенное среднее соответствует средней засоренности амброзией данного района в целом, а медиана отражает относительное количество хотя бы небольших участков с высокой плотностью произрастания сорняка. Естественно, эти два показателя взаимосвязаны (коэффициент ранговой корреляции Спирмена $r = 0.68$, $n = 20$, $p < 0.01$), но, очевидно, именно доля участков с высокой плотностью популяции кормового растения детерминирует ареал амброзиевого листоеда (рис. 2).

Этот же вывод следует из сравнения распределений обилия амброзии на отдельных участках тех районов, где был и где не был найден амброзиевый листоед. Различия между обследованными полями (рис. 3, а) оказались недостоверными ($p = 0.15$), хотя в районах, где не был найден *Z. suturalis*, доля полей, свободных от амброзии, несколько больше, а поля, сильно засоренные амброзией, не обнаружены. Зато различия между относительно стабильными станциями (края полей, обочины дорог и т. п.) высоко достоверны ($p < 0.001$). На рис. 3, б хорошо видно, что там, где был обнаружен амброзиевый листоед, все относительно стабильные биоценозы засорены амброзией, причем более чем на половине обследованных участков этого типа по-

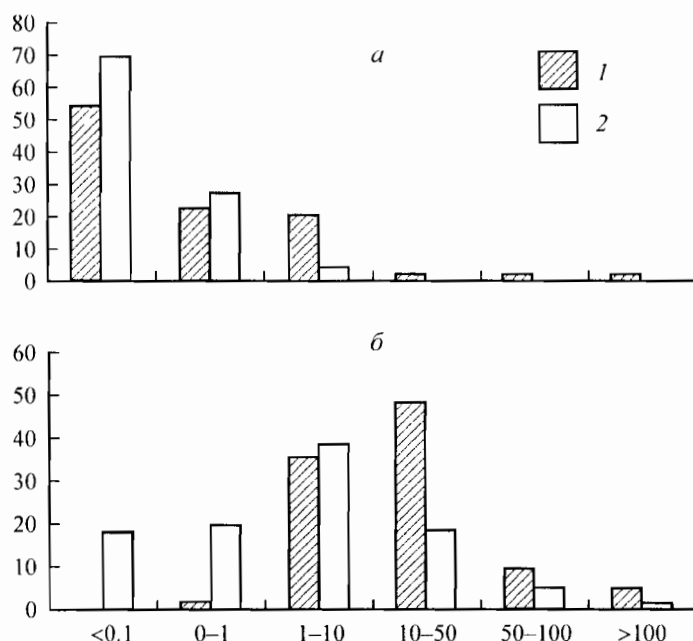


Рис. 3. Медианы обилия амброзии на участках обследованных районов. По оси абсцисс — границы классов обилия амброзии, по оси ординат — доли участков, принадлежащих к данному классу; а — поля, включенные в севооборот; б — относительно стабильные участки. 1 — районы, где был найден амброзиевый листоед; 2 — районы, где была найдена только амброзия. Объемы выборок (число обследованных участков): 1а — 69, 2а — 45, 1б — 181, 2б — 76.

казатель обилия амброзии превышал 10 (при средней высоте растений амброзии 1—1.5 м это соответствует проективному покрытию 6—10 %). По-видимому, именно наличие небольших, но относительно стабильных участков с высокой плотностью популяции кормового растения, образующих практически непрерывные «полосы» или «сети», и детерминирует ареал фитофага.

Впрочем, амброзиевый листоед был также обнаружен почти на половине полей, включенных в севооборот, хотя там плотность его популяций была заметно ниже (рис. 4). Что же касается относительно стабильных участков, то *Z. suturalis* был найден примерно на 80 % обследованных участков этого типа, причем на 5 % участков плотность популяции превышала 1 имаго/м². Эти различия между двумя типами участков в распределении плотности популяций амброзиевого листоеда, по-видимому, обусловлены соответствующими различиями в распределении плотности произрастания амброзии (ср. рис. 3, а и 3, б).

Ранее (Резник, 2009) уже было показано, что плотность популяции амброзиевого листоеда положительно коррелирует с плотностью произрастания амброзии независимо от степени стабильности участка. На рис. 5 приведены данные по плотности популяции листоеда на участках, в разной степени засоренных амброзией. Видно, что хотя *Z. suturalis* обнаружен более чем на половине участков, где показатель обилия амброзии не превышает 1 (при средней высоте растений 1 м это соответствует проективному покрытию менее 1 %), плотность его популяций там чрезвычайно низка. На участках с обилием от 1 до 10 амброзиевый листоед был обнаружен несколько чаще, средняя плотность его популяции была выше. На участках, где обилие амброзии превышало 10, *Z. suturalis* был обнаружен в 80 % слу-

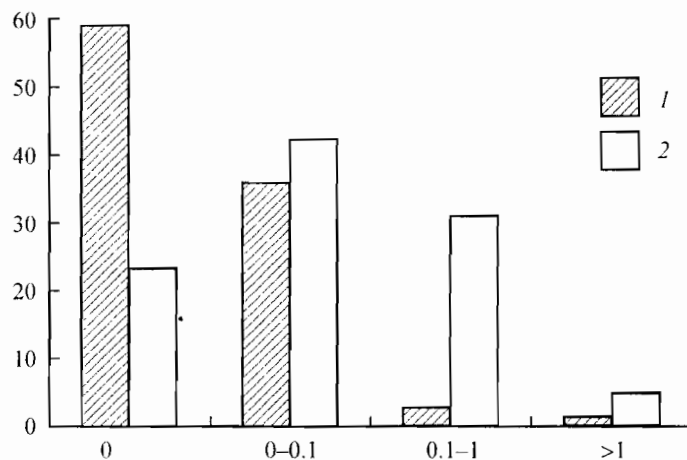


Рис. 4. Плотности популяций амброзиевого листоеда на полях, включенных в севооборот, и на относительно стабильных участках.

По оси абсцисс — границы классов плотности популяции листоеда, по оси ординат — доля участков, принадлежащих к данному классу. 1 — поля, включенные в севооборот ($n = 69$); 2 — относительно стабильные участки ($n = 181$). Используются только данные по районам, где был найден амброзиевый листоед.

чаев и медиана распределения плотностей его популяций близка к уровню 0.1 жука/м², но дальнейший рост обилия амброзии не сопровождается достоверным увеличением плотности популяции амброзиевого листоеда.

Как уже было отмечено, граница между районами, где был и где не был обнаружен амброзиевый листоед (рис. 2), также проходит на уровне обилия амброзии от 1 до 10. Хотя в тех районах, где *Z. suturalis* не был отмечен, обилие амброзии превышало 10 на более чем 20 % участков (рис. 3), очевидно, такой небольшой доли участков, относительно сильно засоренных амброзией, недостаточно для существования стабильных популяций амброзиевого листоеда. С другой стороны, в тех районах, где *Z. suturalis*

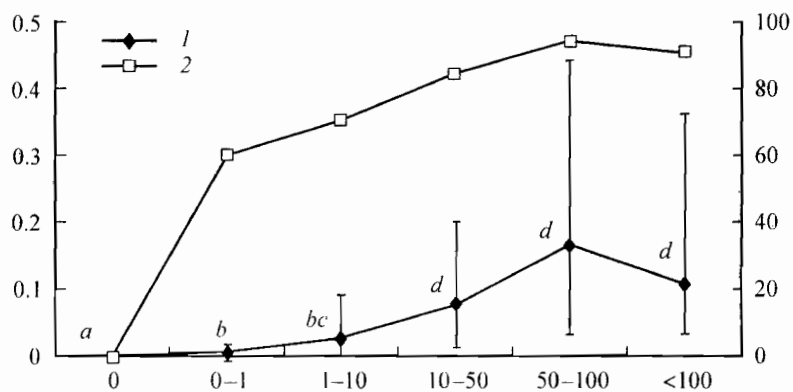


Рис. 5. Зависимость плотности популяции амброзиевого листоеда от плотности популяции амброзии.

По оси абсцисс — границы классов обилия амброзии, по осям ординат: 1 — плотность популяции амброзиевого листоеда на участках, принадлежащих к данному классу (левая ось, жуков/м², медианы и квартили), разными латинскими буквами помечены достоверно различающиеся значения ($p < 0.05$, тест Тьюки, попарное сравнение ранжированных данных); 2 — доля участков, на которых был обнаружен хотя один жук (правая ось, %). Используются только данные по районам, где был найден амброзиевый листоед.

присутствовал, единичные имаго были найдены более чем на половине участков с весьма низким обилием амброзии (рис. 5). Скорее всего, эти особи мигрировали с соседних, гораздо более сильно засоренных амброзией участков.

Таким образом, разные способы анализа данных подтверждают предположение о том, что показатель обилия амброзии равный 10 (проективное покрытие 6—10 % при средней высоте растений 1—1.5 м) лимитирует пригодность биоценоза для существования стабильной популяции амброзиевого листоеда, а наличие достаточного количества участков, отвечающих этому критерию, определяет границы ареала *Z. suturalis*.

Известно, что вероятность длительного существования стабильной популяции фитофага увеличивается с ростом размера и плотности популяции его кормового растения (Емельянов, 1967; Коротяев, 2000; Haynes et al., 2006; Rabasa et al., 2008), в результате чего специфичные фитофаги относительно чаще приурочены к растениям-доминантам (Емельянов, 1967; Marques et al., 2000). Специальные исследования доказали, что именно наличие достаточного количества корма детерминирует границы ареалов некоторых специфичных видов насекомых-фитофагов из разных отрядов (Емельянов, 1967, 1970; Koizumi et al., 1999; Ferrer et al., 2007). Впрочем, северная граница ареала уже упоминавшегося колорадского жука (как и многих других видов насекомых — олигофагов и монофагов) лимитируется непосредственно климатическими факторами, а не зависящей от них плотностью популяций кормового растения (Иванчик, Ижевский, 1981; Ушатинская, Кочетова, 1981; Миндер, 1981; Bird, Hodkinson, 2005; Фасулати, 2007).

Зависимость плотности популяции фитофага от плотности популяции кормового растения была показана для многих видов насекомых (Stanton, 1983; Honěk, 1991; Cowley et al., 2001; Rhainds, English-Loeb, 2003; Rabasa et al., 2008). Яйцекладущие самки насекомых-фитофагов нередко предпочитают участки с высокой плотностью популяции кормового растения, причем эта особенность поведения может оказаться важной предпосылкой успешной биологической борьбы с инвазивными сорняками (Myers et al., 1981; Murdoch et al., 1985; Murdoch, 1992; Hoffmann, Moran, 1992). Однако характер реакции фитофага на плотность популяции кормового растения, в свою очередь, в значительной степени определяется особенностями поисковой активности насекомого (Stanton, 1983; Bach, 1988a, 1988b; Murdoch, 1992).

Известно, что колорадский жук легко может перелетать с одного поля на другое, но тем не менее расстояния в 400—500 м между местом зимовки жука и местом посадки картофеля достаточно для того, чтобы значительно снизить раннелетнюю поврежденность растений (Hsiao, 1976; May, Ahmad, 1983; Nare, 1990; Voss, Ferro, 1990; Follet et al., 1996). Что же касается амброзиевого листоеда, то у него основным способом расселения является переползание (Резник, Ковалев, 1989), и поэтому даже необходимость преодолеть в поисках пищи расстояние в несколько десятков метров может привести к резкому снижению плотности популяции фитофага. Предыдущие исследования (Резник и др., 1990; Reznik, 1996; Резник, 2004) позволили предположить, что именно относительно низкая способность к расселению и поиску кормового растения лимитирует средние плотности популяций амброзиевого листоеда и эффективность его использования для биологического контроля амброзии. Судя по результатам данной работы, тот же фактор лимитирует и границы ареала этого полезного фитофага.

Следует заметить, что гипотеза о необратимых наследуемых изменениях, происшедших с *Z. suturalis* под влиянием сверхвысоких плотностей популяции, наблюдавшихся в движущейся «популяционной волне» и приведших к появлению у всех особей ранее отсутствовавшей способности к по-

лету (Ковалев, 1989а, 1989б; Ковалев, Половинкина, 2001), кажется сомнительной. Ни частота, ни дальность полетов имаго «летающей формы амброзиевого листоеда», насколько можно судить по публикациям, ни разу не были оценены количественно: в некоторых работах (например, Ковалев, 1989б) говорится о том, что «в 1984 г. в воздух одновременно поднимались уже тысячи насекомых», но точные цифры не приводятся. Однако и из этих данных можно сделать два важных вывода. Во-первых, тысячи летающих жуков при наличии на поле миллионов особей — это примерно соответствует данным, полученным нами в 1982 г.: до 5 % имаго в момент учета летающих или пытающихся взлететь (Резник, Ковалев, 1989). Во-вторых, «массовый полет» наблюдался О. В. Ковалевым уже в 1984 г., т. е. за год до появления первых исследованных им же «движущихся популяционных волн» (Ковалев, Вечернин, 1986; Ковалев, 1989а, 1989б). Не исключено, что феномен «летающих жуков» действительно связан со сверхвысокими плотностями популяций, но механизм этой связи совсем иной: если настоящий полет наблюдается крайне редко и лишь у немногих особей, вероятность его регистрации становится относительно высокой лишь при наличии в поле зрения многих тысяч особей.

Лабораторные эксперименты (Резник, 1989; Reznik, 1991) показали, что двигательная активность яйцекладущих самок амброзиевого листоеда увеличивается с ростом поврежденности амброзии. Поэтому вполне возможно, что полет прямо или опосредованно (через рост поврежденности амброзии) стимулируется высокой плотностью популяции. Вполне допустимо и существование достоверных различий в миграционной активности между американской и палеарктической популяциями *Z. suturalis*, как это отмечено, например, для колорадского жука (Иванчик, Ижевский, 1981). Однако для доказательства этих гипотез несомненно требуются специальные исследования с применением точных методов оценки способности амброзиевого листоеда к полету на значительные расстояния.

ВЫВОДЫ

1. Влияние климата на распространение амброзиевого листоеда опосредовано обилием кормового растения (полыннолистной амброзии). Решающую роль при этом играет не средняя засоренность региона, а наличие небольших, но относительно стабильных участков с высокой плотностью популяции кормового растения.

2. В пределах ареала амброзиевого листоеда все относительно стабильные биоценозы засорены амброзией, причем более чем на половине обследованных участков проективное покрытие амброзии составляет более 5 %.

3. На периферии зоны инвазии полыннолистной амброзии, где проективное покрытие, превышающее 5 %, наблюдается менее чем на 20 % обследованных участков, амброзиевый листоед не обнаружен, что, скорее всего, обусловлено его относительно низкой способностью к активному поиску кормового растения.

Автор глубоко признателен И. А. Спасской (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург), В. М. Калинкину (Славянская опытная станция защиты растений ВИЗР, Славянск-на-Кубани), Е. С. Котеневу (Воронежский государственный университет), Е. В. Ильиной (Дагестанский государственный университет, Махачкала) и многим другим коллегам, помогавшим при организации и проведении полевых исследований в 2005—2007 гг. Работа осуществлена при финансовой поддержке программы президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А. Ф., Богуцкая Н. Г., Орлова М. И., Паевский М. А., Резник С. Я., Кравченко О. Ф., Гельтман Д. В. Антропогенное распространение видов животных и растений: процесс и результат // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М., 2004. С. 16—43.
- Емельянов А. Ф. Некоторые особенности распределения насекомых-олигофагов по кормовым растениям // Докл. на XIX чтении памяти Н. А. Холодковского. 1967. С. 28—65.
- Емельянов А. Ф. Палеарктические представители цикад рода *Athysanella* Baker (Homoptera, Cicadellidae) // Энтомол. обзор. 1970. Т. 49, вып. 1. С. 161—164.
- Иванчик Е. П., Ижевский С. С. История формирования ареала колорадского картофельного жука, *Leptinotarsa decemlineata* Say, и его современное состояние // Колорадский картофельный жук, *Leptinotarsa decemlineata* Say. М.: Наука, 1981. С. 11—26.
- Ижевский С. С. Инвазия чужеземных вредителей растений в европейскую часть России продолжается // Защита и карантин растений. 2008. № 6. С. 25—28.
- Ковалев О. В. Расселение адвентивных растений трибы амброзиевых в Евразии и разработка биологической борьбы с сорняками рода *Ambrosia* L. (Asteraceae, Asteraceae) // Тр. ЗИН АН СССР. 1989а. Т. 189. С. 7—23.
- Ковалев О. В. Микроволлюционные процессы в популяции амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae), интродуцированного из Северной Америки в СССР // Тр. ЗИН АН СССР. 1989б. Т. 189. С. 139—165.
- Ковалев О. В., Вечернин В. В. Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомол. обзор. 1986. Т. 65, вып. 1. С. 21—38.
- Ковалев О. В., Половинкина О. А. Образование новой формы американского амброзиевого листоеда (*Zygogramma suturalis*, Coleoptera, Chrysomelidae) при интродукции в Старый Свет // Человек и ноосфера. Матер. 2-й Всес. науч.-практ. конф. Краснодар, 2001. Ч. 1. С. 66—69.
- Ковалев О. В., Резник С. Я., Черкашин В. Н. Особенности методики применения листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в биологической борьбе с амброзиями (*Ambrosia artemisiifolia* L., *A. psilostachya* DC.) // Энтомол. обзор. 1983. Т. 62, вып. 2. С. 402—408.
- Коротяев Б. А. О необычно высоком разнообразии долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionidae) в степных сообществах Северного Кавказа // Зоол. журн. 2000. Т. 79, вып. 2. С. 242—246.
- Миндер И. Ф. Экология колорадского жука. Основные параметры реакций на абиотические факторы внешней среды // Колорадский картофельный жук, *Leptinotarsa decemlineata* Say. М.: Наука, 1981. С. 72—97.
- Резник С. Я. Факторы, определяющие избирательность при яйцекладке амброзиевого полосатого листоеда *Zygogramma suturalis* // Зоол. журн. 1985. Т. 64, вып. 2. С. 234—244.
- Резник С. Я. Экспериментальное исследование факторов, определяющих интенсивность и избирательность откладки яиц самками амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* // Зоол. журн. 1989. Т. 68, вып. 10. С. 20—32.
- Резник С. Я. Интродукция амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) как модель инвазионного процесса // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М., 2004. С. 340—346.
- 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. защ. раст. 2009. № 2. С. 20—28.
- Резник С. Я., Белокобыльский С. А., Лобанов А. Л. Влияние стабильности агроценоза на плотность популяции амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 10. С. 54—59.
- Резник С. Я., Ковалев О. В. Поведение имаго амброзиевого полосатого листоеда при поиске и выборе кормового растения // Тр. ЗИН АН СССР. 1989. Т. 189. С. 56—61.

- Резник С. Я., Спасская И. А. Плотности популяций амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* (Coleoptera, Chrysomelidae) на Северном Кавказе в 2005 г. // Тр. РЭО. 2006. Т. 77. С. 267—271.
- Ушатинская Р. С., Кочетова Н. И. Размножение и индивидуальное развитие колорадского жука // Колорадский картофельный жук, *Leptinotarsa decemlineata* Say. М., 1981. С. 54—71.
- Фасулати С. Р. Формирование ареала и индукторы микроэволюционных процессов у колорадского жука в различных зонах инвазии // Инф. бюл. ВПРС МОББ. 2007. Т. 38. С. 246—250.
- Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Изд-во иностранной литературы, 1960. 229 с.
- 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.
- Bird J. M., Hodkinson I. D. What limits the altitudinal distribution of *Craspedolepta* species (Sternorrhyncha: Psylloidea) on fireweed? // Ecol. Entomol. 2005. Vol. 30, N 5. P. 510—520.
- 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.
- Ferrer M. S., Marvaldi A. E., Tognelli M. F. First records of three species of *Oxycraspedus* Kuschel (Coleoptera: Belidae) in Argentina and use of a predictive model to compare their potential distribution with the range of their host-plant, *Araucaria araucana* // Rev. Chil. Hist. Nat. 2007. Vol. 80, N 3. P. 327—333.
- Fitzpatrick M. C., Weltzin J. F. Ecological niche models and the geography of biological invasions: a review and a novel application // Invasive Plants: Ecological and Agricultural Aspects. Basel, 2005. P. 45—60.
- Follet P. A., Cantelo W. W., Roderick G. K. Local dispersal of overwintered Colorado potato beetle (Chrysomelidae; Coleoptera) determined by mark and recapture // Environ. Entomol. 1996. Vol. 25, N 6. P. 1304—1311.
- Guisan A., Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models // Ecol. Letters. 2005. Vol. 8, N 9. P. 993—1009.
- 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.
- Hare J. D. Ecology and management of the Colorado potato beetle // Annu. Rev. Entomol. 1990. Vol. 35. P. 81—100.
- 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.
- Haynes K. J., Dillemoth F. P., Anderson B. J., Hakes A. S., Jackson H. B., Jackson S. E., Cronin J. T. Landscape context outweighs local habitat quality in its effects on herbivore dispersal and distribution // Oecologia. 2007. Vol. 151, N 3. P. 431—441.
- 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. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz. 1991. Bd 98, H. 2. S. 174—178.
- Hsiao T. H. Chemical and behavioral factors influencing food selection of *Leptinotarsa* beetle // Symp. Biol. Hung. 1976. Vol. 16. P. 95—99.
- Koizumi T., Fujiyama N., Katakura H. Host-plant specificity limits the geographic distribution of thistle feeding ladybird beetles // Entomol. Exp. Appl. 1999. Vol. 93, N 2. P. 165—171.
- 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.

- May M. L., Ahmad S. Host location in the Colorado potato beetle: searching mechanisms in relation to oligophagy // Ahmad S. (ed.). Herbivorous insects. New York, 1983. P. 173—179.
- Murdoch W. W. Ecological theory and biological control // Jain S. K., Botsford L. W. (eds). Applied population biology. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1992. P. 197—221.
- 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.
- Reznik S. Ya. The effects of feeding damage in ragweed *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) on populations of *Zygogramma suturalis* (Coleoptera, Chrysomelidae) // Oecologia. 1991. Vol. 88, N 2. P. 204—210.
- Reznik S. Ya. Classical biocontrol of weeds in crop rotation: a story of failure and prospects for success // Proc. IX Intern. Symposium on Biological Control of Weeds (Stellenbosch, South Africa). 1996. P. 503—506.
- 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.
- Stanton M. L. Spatial patterns in the plant community and their effect upon insect search // Herbivorous insects. New York, 1983. P. 125—157.
- Voss R. H., Ferro D. N. Ecology of migrating Colorado potato beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) in western Massachusetts // Environ. Entomol. 1990. Vol. 19, N 1. P. 123—129.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург.

Поступила 19 I 2009.

SUMMARY

Field sampling conducted in 2005—2007 in Voronezh and Rostov provinces and in Stavropol' and Krasnodar territories (south-west of European Russia) suggested that the climate influence on geographic distribution of the ragweed leaf beetle, *Zygogramma suturalis* F., is mediated by the abundance of its host plant, *Ambrosia artemisiifolia*. On the periphery of the common ragweed invasion area *Z. suturalis* was absent or its population density was below the detection threshold. A pivotal role was played by the sufficient percentage of small but relatively stable plots with high ragweed population density, rather than by the mean rate of the ragweed infestation. Inside the geographic range of the ragweed leaf beetle all relatively stable habitats were infested by *A. artemisiifolia* and in more than a half of inspected plots, common ragweed percent cover was higher than 5 %. In regions where such infestation was recorded in less than 20 % of studied plots, *Z. suturalis* was absent, most likely due to its inability to conduct a long-range host plant search.