

ФГБНУ ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

На правах рукописи

**ЕСИПЕНКО**

Леонид Павлович



ФОРМИРОВАНИЕ КОНСОРТНЫХ СВЯЗЕЙ В СИСТЕМЕ  
ФИТОФАГ – ХОЗЯИН НА ПРИМЕРЕ АДВЕНТИВНЫХ ОРГАНИЗМОВ  
*ZYGOGRAMMA SUTURALIS* (F.) (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE),  
*TARACHIDIA CANDEFACIA* HÜBN. (LEPIDOPTERA, NOCTUIDAE) И  
*AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. (AMBROSIEAE, ASTERACEAE) В  
УСЛОВИЯХ ЮГА РОССИИ И РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Специальность 03.02.08 – Экология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Научный консультант:

д.б.н., профессор Замотайлов А. С.

Краснодар – 2014

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	6
Глава 1 Структурно-функциональная организация консорциев в нарушенных фитоценозах	16
1.1 Структурно системный аспект в изучении консорциев	34
1.1 Структурно-функциональный аспект в изучении организации сукцессий	42
1.3 Образование консортных связей как приспособительный процесс	45
1.4 Жизненные формы растений как адаптивные типы	51
Глава 2 Физико-географическая характеристика районов исследования и методика проведения работ	53
2.1 Природно-климатические условия районов проведения работ	53
2.2 Материалы и методика исследований	70
Глава 3 Аутоэкологические и биологические особенности амброзии полыннолистной на территории России	80
3.1 Современное представление об ареале амброзии полыннолистной	84
3.2 Систематическое положение и морфология амброзии полыннолистной	87
3.3 Биологические особенности и распространение амброзии полыннолистной на Российском Дальнем Востоке	96
3.3.1 Палинологические сведения о распространении амброзии полыннолистной на Российском Дальнем Востоке	98
3.4 Пути проникновения амброзии полыннолистной на	110

территорию Дальнего Востока	
3.5 Биологические и жизненные циклы амброзии полыннолистной	119
Глава 4 Биологические агенты в подавлении амброзии полыннолистной на территории России	135
Глава 5 Биоэкологические особенности амброзиевой совки в условиях Юга России	146
5.1 История формирования современного ареала амброзиевой совки	147
5.2 Морфологические признаки амброзиевой совки	149
5.3 Биология и фенология амброзиевой совки	153
Глава 6 Биологические и аутэкологические особенности амброзиевого листоеда	161
6.1 Систематическое положение <i>Zygogramma suturalis</i> (F.) в семействе Chrysomelidae, филогения, эволюция вида	162
6.2 Морфология имаго амброзиевого листоеда	166
6.3 Морфология личинки амброзиевого листоеда	168
6.4 Размножение и индивидуальное развитие амброзиевого листоеда	171
6.4.1 Особенности экологии и биологии амброзиевого листоеда в условиях Приморского края	171
6.4.2 Особенности экологии и биологии амброзиевого листоеда в условиях Юга России	185
6.5 Этология амброзиевого листоеда	190
6.5.1 Миграция жуков амброзиевого листоеда	191

6.5.2 Питание и пищевая избирательность амброзиевого листоеда	195
6.5.2.1 Трофическое поведение и питание личинок амброзиевого листоеда	198
6.5.3 Сезонная динамика яйцекладки у амброзиевого листоеда	199
6.6 Особенности сезонного развития амброзиевого листоеда	203
6.7 Фенотипическая изменчивость амброзиевого листоеда	207
Глава 7 Закономерности организации консортных связей амброзии полыннолистной на основе триотрофной концепции	222
7.1 Местные виды фитофагов и патогенов, адаптированные к развитию на амброзии в условиях России	225
7.2 Естественные враги амброзиевого листоеда в условиях России	236
7.3 Естественные враги амброзиевой совки на Юге России	241
Глава 8 Биологические агенты в угнетении амброзии полыннолистной на основе консортных взаимоотношений в фитоценозах Российского Дальнего Востока и на Юге России	243
8.1 Амброзиевый листоед как фактор ускорения сукцессионного процесса в растительных сообществах	243
8.1.2 Методические рекомендации по разведению <i>Z. suturalis</i>	259
8.2 Амброзиевая совка в биологическом подавлении амброзии полыннолистной	261
Выводы	275
Заключение	277

Список используемой литературы	280
Приложение 1 (Акт и справка внедрения биологического метода подавления амброзии полыннолистной, ООО НСФ «Гибриды Дона»)	331
Приложение 2 (Акт и справка внедрения результатов диссертационной работы в процессе обучения сткдентов 3-4 курсов на кафедре физической культуры и биологии в филиале Кубанского государственного университета в г. Славянске на Кубани)	333

## Введение

Актуальность темы. Постоянно возрастающее передвижение людей и товаров в XX и XXI веках, развитие свободной всемирной торговли, а также антропогенное влияние на климат привело к экологической дезинтеграции многих аборигенных экосистем. Биологические инвазии вышли за пределы своего естественного диапазона среды обитания (Ижевский, Масляков 2008; Mack et al., 2000). Адвентивные виды все сильнее затрагивают экологическое коэволюционное единство экосистем, создавая при этом серьезную угрозу для местного биологического разнообразия, функционирования экосистемы, традиционного сельского хозяйства и здравоохранения (Rodda, et al., 1999; Алимов и др., 2004).

Современное представление о расселении видов сводится к трем взаимосвязанным феноменам: изменение границ распространения отдельных таксонов и нетаксономических группировок; освоение видами новых для них биотопов; изменение структуры и функционирования отдельных экосистем в связи с изменениями доминантов хищников, замыкающих трофическую цепь. Адвентивный вид, попав в новый потенциальный ареал, сохраняет свою экологическую валентность. При этом инвазионная группа должна поддерживать некоторый нормальный уровень повседневной жизнестойкости и обладать генетической изменчивостью, достаточной для того, чтобы посредством естественного отбора адаптироваться к переменам условий окружающей среды (Миркин, Наумова, 2002). Подпроцесс натурализации начинается со способности вида к регулярному размножению и расселению из места интродукции. В ходе освоения естественных экосистем во всей области инвазии новый вид включается в трофические

сети сообщества: интегрируется и включается во все биоценотические связи данного сообщества (Richardson et al., 2000).

Биологическое вторжение иноземных видов растений и животных носит глобальный характер и ведет к сокращению естественного биоразнообразия, так как новые виды создают либо жесткую конкуренцию для аборигенных видов, либо их хищническое поведение вызывает угрозу исчезновению многих видов (Зайцев, Резник, 2004). Кроме этого, такие биологические инвазии представляют угрозу естественным процессам развития ценозов. Адвентивные сорные растения, блокируют сукцессионный процесс, создают однородные очаги (Kovalev, 2004). Одним из таких растений является амброзии полыннолистная, которая подавила местную растительность в нарушенных фитоценозах на Юге России и Российском Дальнем Востоке.

Познание закономерностей формирования и природы консортных отношений в растительных сообществах под воздействием адвентивного растения *Ambrosia artemisiifolia* L., интродуцированных и аборигенных насекомых-фитофагов, с использованием популяционного подхода для изучения связей между ними в ходе адаптивных процессов в межпопуляционных отношениях представляет значительный теоретический и практический интерес.

Все вышесказанное определяет актуальность темы настоящей работы, предметом которой, прежде всего, является анализ биоценотических связей инвазивного сорняка с интродуцированными и местными фитофагами.

Данная постановка вопроса весьма существенна и в практическом отношении. *A. artemisiifolia* L. наносит ощутимый вред сельскохозяйственному производству, она является сезонным аллергенным растением. Приблизительно 10—15 % мирового населения чувствительны к пыльце амброзии, что приводит ежегодно к большим затратам на

здравоохранение (Vohren, 2006). Наблюдения, проведенные в бывшем СССР, показали, что в районах распространения амброзии на 1000 жителей приходилось от 20 до 100 страдающих аллергией. По данным Краснодарского краевого аллергоцентра, количество больных амброзийным поллинозом возросло за последние годы на 4965 человек. Всего на учете в крае состоят более 57037 больных поллинозом. По официальным данным Междисциплинарного исследовательского аллергологического центра МЗ РО 2009 г., каждый пятый житель Ростовской области страдает от аллергии на пыльцу амброзии. Пик заболеваемости приходится на август - сентябрь.

По прогнозам ученых, к 2015 году каждый второй житель России будет страдать той или иной формой аллергии. В настоящее время в России аллергии подвержены от 10 до 15 % населения (в зависимости от региона). Распространенность аллергических заболеваний имеет более высокие значения в районах с экологически неблагоприятной обстановкой, обусловленной антропогенными воздействиями на окружающую среду, и зависит как от характера аллергенного окружения, так и от климатогеографических особенностей, что обуславливает необходимость регионального мониторинга и контроля аллергической заболеваемости (Федоскова, Ильина, 2005).

Получение новых данных в познании природы сукцессионных процессов в растительных сообществах, возникающих под воздействием адвентивных растительных и интродуцированных животных видов весьма актуально в различных областях биологии, как в теоретической, так и в практической сфере.

Цель и задачи исследования – выявить основные консортные связи в нарушенных фитоценозах, в системе фитофаг-хозяин на примере адвентивных организмов *Zygogramma suturalis* (F.) (Coleoptera, Chrysomelidae), *Tarachidia candefacta* Hübn. (Lepidoptera, Noctuidae) и



*Ambrosia artemisiifolia* L. (Ambrosieae, Asteraceae) в условиях Юга России и Российского Дальнего Востока.

Для достижения поставленной цели необходимо решить следующий круг основных задач.

1. Проанализировать состояние проблемы и найти новые подходы к ее решению.

2. Рассмотреть вопросы происхождения, биологии и расселения *A. artemisiifolia* L. на территории России в зависимости от антропогенного изменения ландшафтов.

3. Выявить функциональную структуру экологических и трофических ниш в нарушенных фитоценозах под *A. artemisiifolia* L., основываясь на современных эволюционно-экологических представлениях консортных связей.

4. Проанализировать экспериментальный материал и сделать общее теоретическое заключение о роли сопряженной инвазии, с учетом эволюционно - исторически сложившихся нативно консортивных связей *A. artemisiifolia* L. с экологически взаимосвязанными видами, в создании консорсионного континуума в структуре биоценоза.

5. Изучить биологию и экологию *Z. suturalis* (F.) и *T. candefacta* Hüb. и проследить их многолетнюю и сезонную динамику численности.

6. Выявить естественных врагов амброзиевого листоеда и амброзиевой совки.

7. Установить роль интродуцированных фитофагов в подавлении *A. artemisiifolia* L. на территории России.

#### Научная новизна.

В диссертации изложены принципиально новые подходы к анализу формирования консортных связей на уровне адвентивных организмов, определены их тенденции в связи с антропогенной трансформацией среды. В

рамках этого направления разработана программа по сдерживанию *A. artemisiifolia* L. и ее уничтожению путем использования экологически безопасных приемов.

Впервые в результате исследований получены оригинальные данные о времени появления *A. artemisiifolia* L. и её биологии.

Выявлены местные виды фитофагов, адаптирующихся к питанию и развитию на *A. artemisiifolia* L.

Осуществлены первые опыты по интродукции фитофагов *A. artemisiifolia* L. американского происхождения: амброзиевого листоеда *Z. suturalis* (F.), прерывчатого полосатого листоеда *Z. distrupta* Rogers. (Coleoptera, Chrysomelidae) и амброзиевой совки *Tarachidia candefacta* Hübn. (Lepidoptera, Noctidae) на территорию Российского Дальнего Востока.

Впервые получены данные по экологии и биологии *Z. suturalis* (F.), акклиматизированного в условиях Российского Дальнего Востока.

Впервые изучены особенности взаимосвязи амброзиевого листоеда с кормовым растением на территории Российского Дальнего Востока.

На основании изучения особенностей жизненных стратегий листоеда в соотношении с изменчивостью фенотипической нормой рисунка шовных полос обсуждаются вопросы значения изменчивости в акклиматизации вида к новым экологическим условиям.

Выявлены естественные враги *Z. suturalis* (F.) и *T. candefacta* Hübn на территории России.

На основе полученных оригинальных данных по биологии и экологии *T. candefacta* Hübn. в условиях Юга России впервые разработана искусственная питательная среда для разведения совки в лабораторных условиях.

Впервые разработан метод сезонной колонизации *T. candefacta* Hübn. для уничтожения *A. artemisiifolia* L. в условиях Краснодарского края.

На основании изученного эколого-фаунистического комплекса фитофагов в зарослях *A. artemisiifolia* L. впервые изучены консортные связи, связанные с антропогенным воздействием.

Изучение закономерностей формирования консортивных связей в системе фитофаг – хозяин имеет важное теоретическое значение в плане познания путей формирования флоры и фауны в нарушенных фитоценозах и особенностей распространения иноземных видов. Определенное теоретическое значение имеет разработанная нами методика подавления *A. artemisiifolia* L.

Практическая значимость результатов и их реализация. Разработанные приемы биологического сдерживания *A. artemisiifolia* и анализ формирования эколого-фаунистических комплексов с участием аборигенных видов и интродуцентов могут быть использованы при решении популяционно-экологических проблем, связанных с инвазиями (Приложение 1, акт и справка внедрения).

Результаты исследования могут быть использованы в магистерских программах по биологическому контролю вредных организмов, сохранению биоразнообразия в агроценозах и биомониторингу антропогенной трансформации экосистем.

Результаты исследований применяются при чтении курсов по общей экологии, зоологии беспозвоночных и при проведении лабораторных практикумов по предмету в филиале Кубанского государственного университета, г.Славянск на Кубани (Приложение 2, акт и справка внедрения).

Методологической и теоретической основой диссертационных исследований послужили труды зарубежных и отечественных биологов в области энтомологии, экологии насекомых, экологии, фитоценологии.

Большое значение в теоретическом и практическом аспекте имели научные исследования, по изучению закономерностей развития структуры растительных сообществ и направленные на построение модели нарушенного фитоценоза.

При проведении исследования и изложении материала были применены общенаучные методы и методы, применяемые в области энтомологии и экологии

Выполнение работ было поддержано грантом РФФИ и администрацией Краснодарского края - проект № 06-04-96676 «Трофическая и видовая структура сообщества насекомых зарослей амброзии полыннолистной» и грантом Министерства образования и науки – в рамках федеральной целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009 - 2013 годы по теме «Новый подход к согласованному биологическому контролю амброзии полыннолистной и колорадского жука: полевые исследования, математическое моделирование и практические рекомендации» (шифр: 2012-1.1.-12-000-1001-033).

Положения, выносимые на защиту: На защиту, выносятся решение важного вопроса о формировании консорционного континиума в урбанизированных ценозах под воздействием *A. artemisiifolia* L., интродуцированных американских видов и аборигенных насекомых фитофагов в решении проблемы биологического угнетения *A. artemisiifolia* L., включающее следующие положения:

1. Воздействие природопреобразующей деятельности человека, приводит к появлению нарушенных фитоценозов, в которых появляются адвентивные растения, определяющие своеобразие растительных ассоциаций с учетом природно-климатических особенностей территории, что приводит к существенному изменению видового состава структуры сообщества.

2. В формировании вторичного ареала интродуцированных видов для биологического подавления инвазивного вида основную роль играют климатических факторов и отсутствие их естественных врагов.

3. Модификационная изменчивость интродуцированных видов отражает изменения в организме, связанные с изменением фенотипа вследствие влияния окружающей среды и носит в большинстве случаев адаптивный характер.

4. Основанные на большом и впервые полученном фактическом материале теоретические обобщения, а также осуществленные практические разработки новых приемов подавления *A.artemisiifolia* L. для совершенствования биологического контроля инвазивного сорняка весьма важны для создания эффективных средств защиты растений.

Степень достоверности и апробация результатов работы. Личный вклад автора состоит в исследовательской и практической работе по интродукции фитофагов на Российский Дальний Восток для биологического подавления *Ambrosia artemisiifolia* L. Получены эмпирические и теоретические результаты, характеризующие структурно-функциональную организацию консорциев в нарушенных фитоценозах с участием *A. artemisiifolia* L.; биологию и экологию интродуцированных фитофагов и возможности их использования в биологическом подавлении адвентивного сорняка *A. artemisiifolia* L. Личный вклад автора состоит также в обработке и анализе собранного материала, его обобщении, в практическом использовании результатов исследований. Автором разработаны приемы искусственного разведения *Tarachidia candefacta* Hübn., предложена концептуальная модель угнетения *A. artemisiifolia* L. Результаты работы доложены на следующих научных собраниях: научно практической конференции «Актуальные проблемы защиты растений и перспективы использования биологических методов борьбы в Приморском крае» (Владивосток, 1989); на X съезде ВЭО

(Ленинград, 1990), Всесоюзной конференции «Экологические проблемы охраны живой природы» (Москва, 1991); конференциях молодых ученых Биолого-почвенного института (1987, 1990); Всесоюзной конференции «О состоянии окружающей природной среды Приморского края» (Владивосток, 1996); Чтениях памяти Алексея Ивановича Куренцова (Владивосток, 1997, 1998, 1999); Международной конференции «Биологизация защиты растений: состояние и перспективы» (Краснодар, 2001, 2004, 2006, 2008, 2012), научно - практической конференции «Эколого-биологические чтения» (Славянск на Кубани, 2001, 2003); Международной конференции «Современные технологии и перспективы использования экологически безопасных средств защиты растений и регуляторов роста» (Анапа, 2001); Втором всероссийском съезде по защите растений «Фитосанитарное оздоровление экосистем» (Санкт-Петербург, 2005); XIII съезде РЭО (Краснодар, 2007); конференции грантодержателей регионального конкурса Российского фонда фундаментальных исследований и администрации Краснодарского края «Юг России» (Краснодар, 2007); Международной научной конференции «Естественные инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем» (Ростов-на-Дону, 2007); второй Всероссийской научно-практической конференции Ставропольского отделения Русского энтомологического общества (Ставрополь, 2007); семинаре-совещании «Современные технологии и перспективы использования средств защиты растений, регуляторов роста, агрохимикатов в агроландшафтном земледелии» (Анапа, 2008 г.); Международной научно-практической конференции «Интегрированная защита растений: стратегия и тактика» (Белоруссия, Минск, 2011); XIV съезде РЭО (Санкт-Петербург, 2012); Третьем Всероссийском съезде по защите растений (Санкт-Петербург, 2013);

Международной конференции «Современное состояние и перспективы инноваций биометода в сельском хозяйстве» (Одесса, 2013).

Публикации. Основные материалы диссертации изложены в двух монографиях, 89 печатных работах. Основные результаты по теме диссертации изложены в 71 работе, из которых 13 - в журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из 8 глав, заключения и выводов. Материал изложен на 329 страницах, содержит 14 таблиц и 127 рисунков. Список литературы содержит 459 названий, в том числе 143 иностранных и 2 приложений.

Благодарности. Считаю своим долгом выразить глубокую и искреннюю благодарность всем сотрудникам и техническим помощникам в коллективах лабораторий БПИ ДВО РАН и ФГБНУ ВНИИБЗР за участие в проведении многочисленных полевых и лабораторных исследованиях, особенно к.б.н. В.С. Арефину, к.б.н. С.К. Холину, к.б.н. В.С. Сидоренко, к.с.-х.н. В.И. Ознобихину, к.б.н. В. Я. Исмаилову, а также д.б.н. В. В. Суханову. У истоков данной работы, во многом определивших структуру и направление исследования, стояли видные энтомологи д.б.н. О.В. Ковалев и д.б.н. В. Н. Кузнецов, об участии и помощи которых я вспоминаю с чувством большой признательности. Благодарю также ряд сотрудников ЗИН РАН: д.б.н. С.Я. Резника, д.б.н. С.А. Белокобыльского, д.б.н. Е.С. Сугояева и к.б.н. Г.А. Пантюхова, в разные годы, помогавшие проведению исследования. Выражаю особую благодарность за содействие и помощь в обсуждении результатов д.с.-х. наук Н. А. Вилковой. Успеху в работе в большой мере содействовала помощь и научное руководство д.б.н. А.С. Замотайлова.

## Глава 1 СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КОНСОРЦИЙ В НАРУШЕННЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ

Проблема вторжения чужеродных видов возникла еще в середине XIX века и одним из первых, кто затронул проблему иммиграции видов, был Ч. Дарвин (1872). Он предупреждал о возможном появлении в новом мире европейских насекомых вредителей растений. Это беспокойство было мотивировано желанием защитить сельское хозяйство от инвазий. Джорж Марш (George Marsh, 1984) в своей книге Человек и природа указывал, что, кроме иммиграции, важную роль в появлении иноземных организмов играют вызванные человеком изменения в окружающей среде.

Экологические изменения под влиянием антропогенного фактора приводят к глубокой трансформации как природных, так и искусственных экосистем (Трусов, 1983; Будыко, 1984; Жученко, 1994, 2004; Васильев, 2005, Carlton, 1996). Природные биогеоценозы сбалансированы по степени биоразнообразия и представляют собой определенную структурно-функциональную целостность, антропогенное воздействие на природную среду приводит к ее нарушению, в результате чего в экосистемах возникают ответные реакции - вторичные автогенные сукцессии (Миркин, Наумова, 1998). Человек стал эдификатором сообществ антропогенных ландшафтов, в частности агроландшафтов (Вахрушев, Раутиан, 1993) изменив структуру биоценозов Земли. В связи с этим многие группы организмов стали приспосабливаться к обитанию вблизи человека.

Закономерным следствием разрушения естественного биогеоценоза является его преобразование в агроэкосистемы, в состав которых нередко внедряются иноземные организмы. Эти виды называются адвентивными, или заносными, а сам процесс – адвентизацией (Абрамова, Миркина, 2000).



Вследствие биологической инвазии вредоносного адвентивного вида, помимо расширения его ареала, происходит трансформация агроэкосистем в целом, приводящая к их структурно-функциональной дезинтеграции (Вилкова, Сухорученко, Фасулати, 2005).

Многие адвентивные сорные организмы являются пионерными видами, они создают условия, усложняющие или вообще делающие невозможным появление поздних сукцессионных растений. Ярким примером такого растения может быть амброзия полыннолистная. На первом этапе распространения на свежевспаханных участках она разрастается ковром, доминирует как монокультура. Амброзия подавляет растения первой стадии сукцессии и сдерживает наступление растений вторичной стадии на 5 - 6 лет (рисунок 1).



Рисунок 1 – Амброзия полыннолистная как пионерный вид захватывает всю вспаханную поверхность

Другим примером активного сдерживания является сорняк горчак ползучий - азиатское растение, распространившееся по территории России. Горчак защелачивает почву, на которой растет, что делает ее непригодной для многих растений (Есипенко, 2013; Саламатин, Есипенко, 2014).

Горчак ползучий (*A. repens*, *A. picris* Pall. Fich et Mey), именуемый также васильком ползучим (*Centaurea repens* L.), на Ставрополье стрепетятником, а в пограничных с Украиной районах горчаком степовым звичайним (рожевим), относится к семейству астровых, роду горчак. Из Центральной Азии он постепенно распространился в Турции, Иране, Ираке, проник в Китай, Монголию, Казахстан, Азербайджан, Киргизию и на Украину. В 1910 году вместе с семенами люцерны горчак попал сначала в Северную Америку, где его назвали Rachen knarweed (русский василек), затем в Австралию (Москаленко, 2001).

В настоящее время он широко распространился на юге: в Волгоградской, Саратовской, Ростовской областях, а также в Ставропольском крае и Калмыкии. Горчак быстро передвигается в восточном направлении: в Челябинскую и Омскую области, в Алтайский край.

Успешная натурализация горчака ползучего в «экосистемах-реципиентах» связана с тем, что данный вид экологически пластичный и обладает достаточно широким адаптивным потенциалом.

На территории Краснодарского края к 2012 году сорняк распространился на территории более 1000 га сельскохозяйственных угодий в Темрюкском районе. В основном это локальные участки по краям дорог, создающие угрозу массового распространения сорняка (рисунок 2).



Рисунок 2 - Заросли горчача ползучего вдоль проселочной дороги  
(Темрюкский район, 2008 г.)

В ходе освоения естественных экосистем, горчак включился в трофические цепи и интегрировался во все биоценотические связи сообществ, что позволило ему стать постоянным компонентом консорциев многих ценозов на территории России (Саламатин, Есипенко, 2013).

Ценхрус малоцветковый - также пионерный вид, недавно занесённый на территорию РФ, активно распространяющийся сорняк. Существует фитосанитарный риск заноса ценхруса в агроценозы, в населенные пункты и на пастбища, что существенно осложнит ведение сельского хозяйства на юге России. Ценхрус малоцветковый *Cenchrus pauciflorus* Benth. - представитель семейства Мятликовых (Злаки) - Poaceae (Graminea). Род ценхрус (колючешетинник) *Cenchrus*, представлен небольшой группой тропических

злаков, включающей 10-25 видов однолетних и многолетних растений, произрастающих в странах с сухим климатом по пескам, по приморским и каменистым местам. Этот сорняк широко распространен: Испания, Италия, Греция, Украина, Молдавия, Индия, США, Канада, Аргентина, Боливия, Бразилия, Чили, Колумбия, Куба, Гондурас, Мексика, Парагвай, Перу, Уругвай, страны Южной Африки и Австралия.

На территории стран бывшего СССР ценхрус был обнаружен в 1950 г на Украине, Скадовском районе, село Луч (ныне с. Проминь) в Херсонской области. Географические координаты очага: 46 20 00 с.ш., 32 45 25 в.д. Занос семян ценхруса произошел с семенным материалом (клевер и др.) с американского континента (Протопова, 1973).

На сегодняшний день ценхрусом на Украине засорено 25074 га, из них в Херсонской области – 24979 га. Как свидетельствуют статистические данные, 99 % засоренных площадей в Херсонской области, и сконцентрированы они в четырех административных районах (Голопристанском - 12256 га, Скадовском – 6618 га, Цюрупинском – 6033 га и в городе Новая Каховка - 73 га).

В 1986 г. ценхрус малоцветковый был обнаружен в Молдавии в окрестностях железнодорожной станции Вулканешты, затем в окрестностях железнодорожного вокзала г.Кишинева, в окрестностях Каушан, Абаклии Бессарабского района, Бессарабии, Комрата, Кантемира и Тараклии (Кухарская Л. Г., Г 'ырза, 1989).

В России ценхрус был впервые зарегистрирован в 1991 г. в г. Краснодаре (Цвелев, Бочкин, 1992) 1995 г. – в Ростовской области. (Швыдкая, Троцан, 2003). В г. Волгограде ценхрус был обнаружен в 2002 г. на площади 0,42 га; в 2011 г. - в г.Волжском (городе-спутнике Волгограда) и в г.Белгороде (Волкова, 2011).

Ранее считалось, что сорняк может проникать на север, достигая 47° с.ш., однако в опытах, проведенных в Новосибирской области, Алтайском крае, в Воронеже, Курске, Пятигорске и Московской области, ценхрус малоцветковый проходил полный цикл развития и продуцировал жизнеспособные плоды-зерновки. Исходя из этого, можно предположить, что потенциальный ареал сорняка на территории РФ может быть довольно большим и доходить до 60° северной широты (Москаленко, 2001). Таким образом, прогнозируемый ареал ценхруса малоцветкового может охватить основные регионы возделывания сельскохозяйственных культур.

Первый очаг ценхруса на территории г. Краснодара обнаружен на кольце трамвая по проспекту Чекистов, затем он распространился на прилегающей территории и на береговой зоне реки Кубань. В Краснодарском крае выявлен сорняк в пос. Горячий Ключ, ст. Саратовской, в г. Новороссийске, г. Анапе, ст. Порт-Кавказ и в Славянском районе (рисунок 3).



Рисунок 3 - Ценхрус малоцветковый *Cenchrus pauciflorus* Benth.  
(Краснодарский район, Славянский район, побережье Азовского моря, 2012)

Нами в июле 2012 года обнаружен очаг ценхруса в Славянском муниципальном образовании. Он находился на побережье Азовского моря между Сладким и Горьковским гирлом. В очаге насчитывалось двадцать растений на площади 12 м<sup>2</sup> (Есипенко, 2013).

Кроме амброзии полыннолистной, к американским инвазиантам (термин С.В. Саксонова) относят в наземных экосистемах *Acer negundo* L., *Conyza canadensis* (L.) Cronq., *Cyclachaena xantiifolia* (Nutt.) Fresen., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray, а на водоемах - *Bidens frondosa* L., *Elodea canadensis* Michx. и *Epilobium ciliatum* Rafin. (Васюков, 2011).

Процесс освоения адвентивным видом новых для него экосистем - «реципиентов», является процессом адаптациогенеза за счет преодоления им различных абиотических и биотических барьеров и прохождения нескольких фаз: «вселение - акклиматизация - натурализация - интеграция» (Алимов, Богуцкая, 2004).

Адвентивный вид, попав в новое место - потенциальный ареал - сохраняет свою экологическую валентность. При этом инвазионная группа должна поддерживать некоторый нормальный уровень повседневной жизнестойкости и обладать генетической изменчивостью, достаточной для того, чтобы посредством естественного отбора адаптироваться к переменам условий окружающей среды.

Натурализация начинается с возникновением способности вида к регулярному размножению и расселению из места интродукции. В ходе освоения естественных экосистем во всей области инвазии новый вид включается в трофические сети сообщества: – интегрируется и включается во все биоценотические связи данного сообщества (Richardson et al., 2000) (рисунок 4).

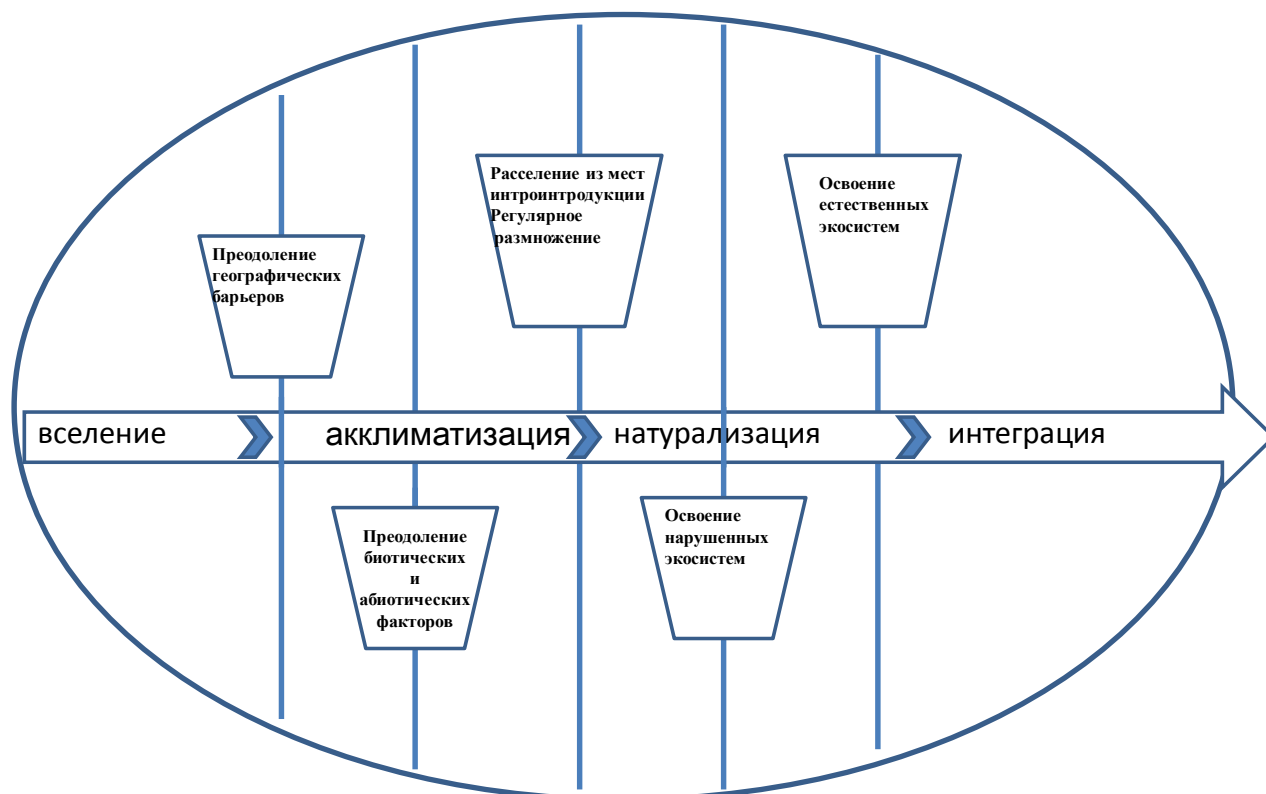


Рисунок 4 – Процесс освоения адвентивным видом новых для него экосистем

Биологические инвазии за пределами своего естественного диапазона среды обитания (Ruesmink et al., 1995; Mack et al., 2000; Неронов, Луцкекина, 2001; Ижевский, 1994, 1998, 2002; Ижевский, Масляков, 2008), затрагивают экологическое коэволюционное единство экосистем, создавая при этом серьезную угрозу для местной биологической вариативности, функционирования экосистемы, сельского хозяйства и здравоохранения (Rodda et al., 1999). Колонизация новых территорий адвентивным видом зависит от его способности развиваться в новой биотической окружающей среде: отсутствие естественных врагов, умения перераспределять энергетические ресурсы для роста и воспроизводства (Blossey, Notzold, 1995; Williamson, 1996).

Нередки случаи, когда фактический ареал для целого ряда видов меньше потенциального. Это связано с наличием множества географических барьеров и критических зон (Старобогатов, 1980). К примеру, колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say), преодолев зону низкой температуры, адаптировался на Юге Российского Дальнего Востока, где вместе с 28-и точечной картофельной коровкой уничтожает листовую поверхность картофеля (рисунок 5). Благодаря высокой изменчивости генетического аппарата *L. decemlineata*, адвентивный вид легко адаптируется к новым условиям обитания.



Рисунок 5 – Колорадский жук в Приморском крае (Спасский район, 2006).

Часто можно наблюдать *L. decemlineata* на амброзии (рисунок 6)





Рисунок 6 – Колорадский жук на амброзии полыннолистной (Приморский край, Спасский район 2006 год)

Причину нахождения жука на амброзии мы не выяснили, но, как правило, каждое посещение растения заканчивалось яйцекладкой (рисунок 7).



Рисунок 7 - Яйцекладка колорадского жука на амброзии (Приморье, Спасский район, 2006 год)

Захват будущей среды обитания начинается с небольшого количества основателей, что должно было бы приводить к понижению генетического разнообразия вида и ограничению возможностей адаптации в новой области, однако они успешно приспосабливаются к новым условиям (MacArthur, 1968, 1972; Whittaker, 1972; Southwood, 1978; Nei et al., 1975).

Примером приспособления к новым условиям является амброзиевый листоед *Z. suturalis* (F.), который, как и *L. decemlineata* отнесен в трибу Doryphorini (Ковалев, Медведев, 1983). Эта триба наиболее молодая и продвинутая в подсемействе Chrysomelinae, что является одной из причин широкого распространения ее представителей.

Первый выпуск крупных партий амброзиевого листоеда осуществлен в августе 1985 г. в Черниговском (с. Дмитриевка) и Спасском (с. Дубовское) районах Приморского края (рисунок 8).



Рисунок 8 - Выпуск амброзиевого листоеда (Приморский край, Спасский район, с. Дубовское, 1986 г.)

Первые годы численность жука была крайне низкой. На протяжении 4 лет листоед находился в акклиматизационном процессе в фазе натурализации, устанавливалось равновесие со средой путем индивидуальных адаптаций в пределах нормы реакции организма (Кузнецов, и др., 1986, 1987; Есипенко, 2004).

В период с 1986 по 1988 годы фитофаг распространился на территории 4,5 га (Кузнецов, Есипенко, 1991). Численность листоеда была крайне низкая,

что обусловлено рядом причин, одна из которых неблагоприятные природно-климатические условия обитания. Расширения ареала не наблюдалось. К 1990 году на участке выпуска жуков не был обнаружен. Полученные данные позволили нам сделать вывод, что амброзиевый листоед не адаптировался в новых для него условиях (Кузнецов, Есипенко, 1991). Однако проведенные в 2006 году экспедиционные работы установили, что фитофаг из Приханкайской равнины преодолел Западный Синий хребет горной страны Сихотэ-Алинь, появился в Ачуевском, Анученском, Дальнереченском, районах. В настоящее время он обнаружен в Кировском, Красноармейском, Уссурийском районах. Таким образом, листоед расширяет свой ареал на территории Российского Дальнего Востока. Средняя плотность популяции составляла 5 - 6 жуков на м<sup>2</sup>, в некоторых местах плотность достигала 15 - 20 шт./м<sup>2</sup> (Есипенко, 2013) (рисунок 9).



Рисунок 9 - Амброзиевый листоед в Анученском районе Приморского края (2006 г)

От момента выпуска до момента расселения амброзиевого листоеда прошло более 10 лет. За это время ему удалось образовать самоподдерживающуюся популяцию и самостоятельно колонизироваться в экосистемах Приморского края, без поддержки со стороны человека. Расширение ареала и колонизация в северные горные районы края у листоеда шло очень медленно, по принципу диффузии, и это было связано в первую очередь с абиотическими условиями и географическими барьерами. Такие «естественные расселения» проходят очень медленно. Известно, что любому организму характерно расселяться, занимать все новые пространства (Вернадский, 1926).

Формирование самовоспроизводящей популяции, без поддержки человека, является высшим этапом акклиматизации (Карпевич, 1998), который назван А. де Кандолем (De Candolle, 1820) - «натурализацией».

Успешная инвазия листоеда, вероятно, связана с получением новых комбинаций генов и соответственно новых свойств, позволивших ему адаптироваться в сложных природно-климатических условиях за счет возрастания амплитуды фенетической изменчивости. Высказывается мнение, что в данных случаях возможно формирование в области инвазии новых географических рас (Камелин и др., 1999).

Обширный материал по изменению популяционных показателей, приводящих к формированию новых рас, позволил О. В. Ковалеву (Ковалев, 1994, 1995) ввести термин «ювенильные таксоны» для исследования микроэволюционных процессов при выделении молодых филогенетических таксонов, обладающих высокими скоростями адаптивных изменений. Ювенильные таксоны являются начальными этапами в эволюции надвидовых таксонов. Нередко в филогенетически молодых семействах насекомых «ювенильных таксонов» наблюдается высокая скорость увеличения численности (Ковалев, Вечернин, 1986). В 1986 году была

описана уединенная популяционная волна (УПВ) амброзиевого листоеда *Z. suturalis*, на единицу фронта волны насчитывалось около 5000 жуков/м<sup>2</sup> (Ковалев, Вечернин, 1986, 1986, 1990; Вечернин, Ковалев, 1988; Kovalev, 1990; Ковалев, 1991). По мнению авторов, такая плотность никогда не может появиться у интродуцированного вида амброзиевого листоеда *Z. suturalis* Fabricius, 1775 (Coleoptera, Chrysomelidae) на его родине в Северной Америке. В период формирования УПВ *Z. suturalis* обнаружилась значительная фенотипическая изменчивость этого вида: непрерывные ряды изменчивости при усилении меланизации завершаются полной меланизацией хитиновых покровов (Ковалев, Медведев, 1983; Ковалев 1989); появляется полет у насекомого. Подобной изменчивости на родине вида не наблюдалось. Было высказано предположение, что появление особей, способных к полету, произошло за счет экстремально высокой популяции амброзиевого листоеда в зоне формирования УПВ. Формирование подвида *Z. suturalis volatus* Kovalev, 2002, произошло в короткие сроки, в течение 5-7 поколений. Популяция этого подвида расселилась на Северном Кавказе, вытеснив «пешеходов», и была расселена до Дальнего Востока России и Китая (Ковалев, 2002).

Системой высшего порядка служит биогеоценоз – открытая функционирующая система живых и неживых компонентов. Это понятие связано с требованием площади выявления, на которой сохраняются однородность состава и строение составляющих его компонентов, а также тип материально-энергетического обмена между ними (Сукачева, 1964). Целостность биогеоценоза как открытой саморазвивающейся системы обеспечивается поддержанием энергетического и информационного обмена между компонентами. Видимыми частями биогеоценозов являются фитоценозы, а их элементами - ценопопуляции растений, или ценоячейки (Ипатов, 1966). Основу (ядро) консорции образуют эдификаторы, связанные

с ним организмы являются консортами. При естественном ходе развития фитоценозов наблюдается сукцессия фито- и зооорганизмов - «биоценотические связи». Сукцессионный цикл, структурирован не только в пространственном, но и во временном направлении. Ход сукцессии складывается из неравномерных стадий. Существует два основных типа сукцессий: первичная, начинающаяся с формирования растительности на ранее занятых участках, и вторичная – на участках с ранее уничтоженной растительностью (Clements, 1936). Первичные сукцессии формируются благодаря ценофилам – это цено типы (Разумовский, 1981; Раменский, 1971; Быков, 1983), специализированные в ходе предшествующей коэволюции к жизни в определенных условиях и предсказуемой среде. Благодаря высокой конкурентоспособности ценофилы образуют устойчивый ценоз из таксонов местной биоты. (Шмальгаузен, 1961).

Вторичные сукцессии формируются благодаря ценофобам (эксплерент) - это цено типы, успешно выживающие в слабо предсказуемых условиях абиотической и биотической среды (Разумовский, 1981). К таким организмам относится - амброзия полыннолистная. Для нее характерны широкий спектр разнообразных мест обитания и слабая конкурентная стратегия.

Смена стадий выражается главным образом в изменении доминирующих групп видов. Переход от одной стадии к другой выражается в появлении новых связей и отношений между элементами сообществ, и новых способов взаимодействия их со средой консорции.

Существует два основных типа сукцессий: первичные начинающиеся с формирования растительности на ранее незанятых участках, и вторичные – на участках с ранее уничтоженной растительностью (Clements, 1936).

Соотношение между эволюционными и сукцессионными процессами связано с проблемой соотношения исторического и конкретного развития. В объективной действительности эти стороны процесса развития

взаимосвязаны и неразрывны. Эволюцию как процесс исторического развития сообществ растений можно рассматривать в виде последовательных циклов сукцессионных процессов. Эволюционные изменения сообществ происходят лишь посредством сукцессионного развития. В процессе сукцессионного развития идет не только последовательная смена господствующих жизненных форм, но и увеличение разнообразия жизненных форм, вместе с ними идет увеличение региональных холо-консорций по богатству постоянных видов «посетителей» и «пожирателей». Крупные деревья со сложной внешней архитектоникой и сложным внутренним строением предоставляют детерминантам огромное количество пищи и микронутриентов, дающих консортам возможность «устроиться». Вторым фактором обилия консорций является филогенетический возраст, например, инвазивные виды, такие как растения рода Амброзия, при прохождении через Европу утратили многих постоянных консортов, и их современные консорции намного беднее, чем в Америке.

Первоначально понятие «консорция» ввел в 1872 г. Райнке (J. Reinke) (переняв этот термин от А. Grisebach), как симбиоз, объединение гриба и водоросли в лишайнике (Kull, 2010). Позднее такие отношения структурно-функциональной взаимозависимости организмов были названы А.Де Бари симбиозом (Биологический словарь, 1986)

Основоположником современного учения о консорциях был В. Н. Беклемишев (1951). Под консорцией он понимал группу особей, связанных общностью судьбы с центральным видом (растением или животным). Основными критериями выделения консорций являлись трофические и топические связи организмов. Этому пониманию консорций придерживались также Л. Г. Раменский (1952), Е. М. Лавренко (1959), Л. В. Арнольди и Е. М. Лавренко (1960), Н. В. Дылис, В. Г. Карпов, Ю. Л. Цёльникер (1964). В их работах в качестве примера консорций обычно фигурируют растение или



животное со всем населением и сложными коакциями организмов в нем, то есть консорция является элементарной биоценотической единицей.

Впоследствии понятие о консорциях было расширено (Воронов, 1963, 1964, 1974, 1987; Емельянов, 1965; Мазинг, 1966, 1973, 1976; Рафес, 1972; Работнов, 1950, 1969, 1970, 1973, 1974, 1976, 1978, 1983, 1992, 1994; Селиванов, 1974, 1976, 1981, 1983, 1986; Быков, 1970; Дылис, 1973, 1978, Дылис, и др. 1964). Кроме конъюнктивных форм межвидовых биотических отношений (паразитических, симбиотических, эпифитных и др.), к консорциям стали относить и многие дизъюнктивные формы (пищевые связи травоядных животных, взаимосвязи цветковых растений с насекомыми-опылителями, приуроченность гнездований птиц к определенным растительным группировкам и т. п.). По мнению А. Ф. Зубкова (1996), такое расширение понятия привело к тому, что от сути консорции остались «концентрированные круги», расходящиеся от центрального вида, на которых отражаются консорты соответствующего уровня. Консорцию В. Н. Беклемешева пришлось защищать специальным термином «индивидуальная консорция».

Установление способов связей и отношений между адвентивными и аборигенными видами в нарушенных ценозах приводит к понятию «структура» как к одному из важных аспектов познания консорций, отражающих разнообразие путей перемещения и трансформации вещества, обмена информацией и энергией от первичных продуцентов биогеоценоза ко всем в нем участвующим продуцентам и консументам.

Понятие «структурная и функциональная организация» включает в себя пространственное строение живых систем, оформленность их жизнедеятельности, упорядоченность всех жизненных процессов, составляющих содержание жизни. В связи с этим выделяются три аспекта в изучении организации живых систем:

- структурно – системный, связанный с анализом компонентной или элементарной структуры и синтезом структурных частей в целостную систему;

-структурно-функциональный, рассматривающий поведение системы и механизмы ее жизнедеятельности;

-структурно-динамический, отражающий формы движения и развития системы на разных ее структурных уровнях и в общем единстве (Мамзин, 1978).

### 1.1 Структурно - системный аспект в изучении консорций

Каждый системный объект состоит из разных структурных уровней, которые отличаются друг от друга составом элементов, внутренними связями (внутренняя ранговая иерархия) и взаимодействием со средой (иерархическая зависимость системы от абиотических и биотических условий среды), в результате чего формируются консорции и проявляют его свойства.

В биогеоценозе можно выделить множество различных ценозов, и это в первую очередь связано с мозаичностью растительного покрова и животных сообществ, состоящих из ценоячеек, которые обладают полнотой всех связей автотрофов, консументов и редуцентов.

Критерии консорции до сих пор не выделены, остается вопрос об избрании тех принципов, на основе которых должно проводиться выделение консорций, то есть выбор системообразующих связей и детерминанта (Негробов, Хмелев, 1999, 2000). Первоначально использовался топический принцип (Беклемешев, 1951), потом – трофический (Рафес, 1966; Мазинг, 1966).

Не менее важным вопросом является, вопрос о то, что считать детерминантом. Ряд авторов считает, что детерминантом является не только

высшее растение, обладающее сильным средообразующим влиянием, но и другие организмы, такие как мхи, водоросли (Работнов, 1969; Корчагин, 1977). По мнению других исследователей, центральным ядром консорции может быть не только автотрофное растение, но животный организм–гетеротроф (Беклемешев, 1951; Быков, 1970; Василевич, 1983). Другие ученые полагали, что ядром консорции могут быть не только живые организмы, но и мертвые. В целях определения четких критериев консорции В. В. Негрбов и К. Ф. Хмелев (2000) выделяют четыре основных критерия: 1) «живого», 2) топического, 3) вещественно-энергетического, 4) консортного контакта. Консорция представляет собой эволюционно сложившееся структурно-функциональное единство (систему) детерминанта и консортов, основанное на специфических взаимодействиях-консортных связях. Отсюда субстратом для консортов могут выступать: 1) живое тело; 2) прижизненные выделения; 3) мертвые части и ткани, не отчужденные от живого тела.

В.В. Мазингом (1966), была построена поликонцентрированная модель, расширенная Т.А. Работновым (1969). Она строилась на триотрофной концепции. По мнению В.В. Негрбова и К.Ф. Хмелева (1999, 2000), она имеет ряд недостатков: 1) построение модели только на трофических отношениях организмов; 2) включение в модель как прямых, так и косвенных связей; 3) модель не учитывает наряду с трофическими другие группы связей; 4) модель не отражает разнообразие связей между отдельно взятым консортом и детерминантом. С учетом полученных данных нами была построена своя гетероконцентрированная модель, консорций *A.artemisiifolia* L. которая включает 6 концентров, выделенных из типов консортных связей (рисунок 10).

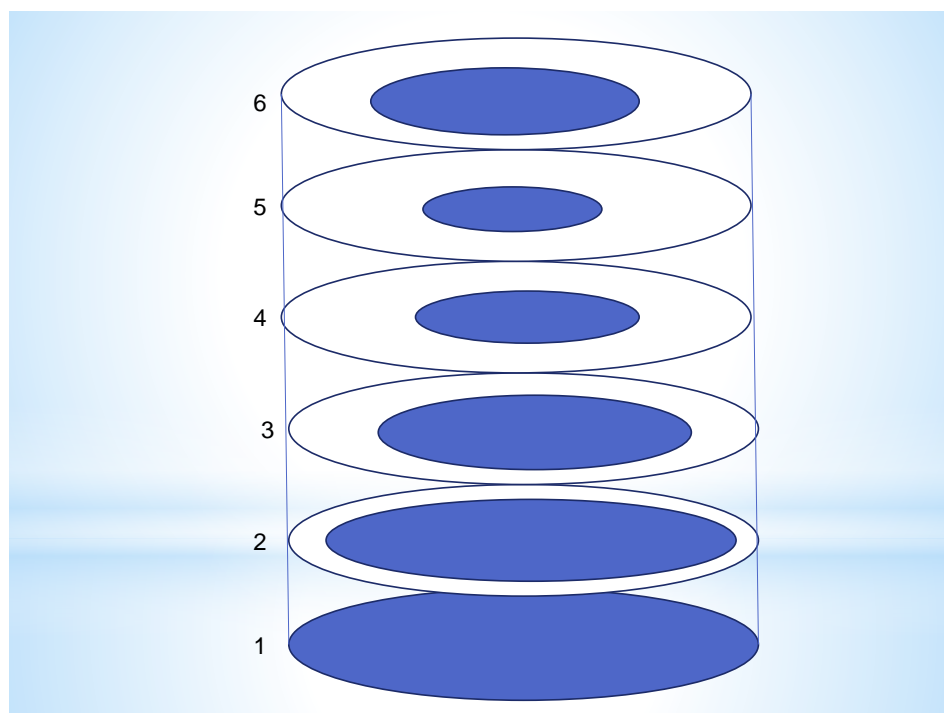


Рисунок 10 - Гетероконцентричная модель консорции *A. artemisiifolia* L.

(1 - концентраты) 1 - субстратный; 2 - стационарный; 3 - фензивный; 5 - филлофагийный; 6 - биотрофный; 7-энтомофильный.

Из модели видно, что доминирующими типами связей являются топические отношения, которые характеризуются изменением условий обитания одного вида в результате жизнедеятельности другого. Намного меньше трофических связей сложилось у *A. artemisiifolia* L. с насекомыми. (более подробно обсуждается в главе 3)

Очевидно на примере *A. artemisiifolia* L. видно, что каждое новое ее взаимодействие со средой (Юг России, Приморский край) обуславливает новую форму жизнедеятельности и развития консорций. Консортные связи амброзии определяются экологическими особенностями территории. В то же время известно, что абиотические факторы (ухудшение климатических факторов) вызывают обеднение видового состава в первую очередь

продуцентов — ядер консорций. Консорции могут быть подразделены на две категории: основные, связанные с доминирующими автотрофными растениями, и второстепенные, связанные с ассектаторами. При этом уменьшается и число видов консортов. Нередко приспособления, выработанные растениями в качестве защиты от неблагоприятных условий среды, оказываются полезными им в борьбе с консументами (Воронов, 1976). Специфика консортных связей хорошо выражена в различных сообществах. Антропогенная деятельность разрушила, много естественных биогеоценозов, создав взамен агроэкосистемы. Благодаря монокультурам стала формироваться фауна подобная фауне островов, которая зависит от роли случайного проникновения того или иного вида. В качестве детерминанта в таких аграрных сообществах стали выступать культурные сельскохозяйственные растения, носящие, как правило, сезонный характер.

Т. Г. Григорьева (1968, 1973), рассматривая процессы формирования агробиоценозов (пшеничных), выделяет два их типа: агробиоценоз, формирующийся на поле севооборота, и агробиоценоз поля, на котором возделывается монокультура, который можно рассматривать как участок, захваченный адвентивным сорняком. В первом случае после уборки урожая консортные связи практически распадаются, и насекомые фитофаги уходят на растительность, окружающую поля, создавая новые упрощенные консортные связи. Во втором случае, препятствий для протекания природных процессов естественной сукцессии нет. Происходит увеличение разнообразие видового состава, снижение численности видов, повышается относительное обилие хищных и снижается число растительоядных видов на монокультуре. Чем разнообразнее по видовому составу трофические уровни экосистемы, чем сложнее в ней структура пищевых связей, тем экосистема стабильнее (MacArthur, 1955).

Только постоянно повторяющиеся формы взаимных связей организмов, по-видимому, следует относить к категории настоящих консорций. Такого рода связи, вероятно, могут создаваться только облигатными монофагами или узкими олигофагами. Полифаги и широкие олигофаги не могут создавать достаточно прочных трофических связей с каким-либо одним детерминантом, поэтому их пищевые связи следует выделять в консорции I, II, III и IV порядков (в понимании Емельянова, 1965). Указанные категории отражают разные ступени становления консорций: консортные связи I порядка относятся к высшей ступени их формирования, а консортные связи IV порядка - во многом случайные, неустановившиеся пищевые связи фитофагов с питающими растениями, еще не достигшие категории настоящих.

В.В. Мезинг (1976) по органам, по фазам развития детерминанта и этапам разложения его остатков выделил следующие консорции:

- Мероконсорции, объединяющие консортов отдельных органов детерминанта и их частей (цветки, плоды, семена, корни и корневища).

- Холоконсорции, объединяющие консортов растения-детерминанта. Холоконсорция — сумма всех мероконсорций, это консорция в самом полном понимании.

- Сапроконсорции, объединяющие консортов-сапробионтов, использующих отмирающие или уже мертвые и опавшие ткани растения-детерминанта.

Все эти консорции могут быть охарактеризованы на следующих уровнях. Индивидуальные консорции объединяют консортов одной особи. Клональные консорции объединяют консортов по отдельным клонам, то есть по совокупности всех вегетативно разросшихся побегов одной материнной особи. Популяционные консорции объединяют консортов по отдельным популяциям детерминанта. Популяции детерминанта могут охватывать все

сообщество (ценопопуляции, по Корчагину, 1964). *Региональные консорции* объединяют консортов, обнаруженных у детерминанта в пределах определенного района исследования. Видовые консорции объединяют все популяционные консорций в пределах ареала вида-детерминанта. Секционные или родовые и высшие по систематической близости, объединенные консорций имеют значение, когда близкие виды по своим консортам не различаются.

Появление и адаптация адвентивного вида часто приводя к появлению видов из одного и того же региона - реципиента. Это явление получило название «invasion meltdown» (Simberloff, Von Holle, 1999), в русском эквиваленте «сопряженная инвазия» (Алимов, Богуцкая, 2004). Нами в ходе работы выявлена сопряженная инвазия, связанная с *A. artemisiifolia*. Натурализовавшаяся амброзия полыннолистная создала в России консорсионный континиум, включая эволюционно-исторически сложившуюся нативно-консортную связь на родине сорняка (Есипенко, 2012) (рисунок 11).

В данном случае консортом является *A. artemisiifolia* как продуцент. Консументами первого порядка являются *Tarachidia. candefacta* и *Zygogramma suturalis*, которые были интродуцированы из Северной Америки для подавления амброзии. Консументом второго порядка стал, хищник *Perillus bioculatus* (Fabricius, 1775) (Heteroptera, Pentatomidae), который был интродуцирован для биологического контроля *Leptinotarsa decemlineata* Say. Таким образом, в новом ареале у амброзии складываются как новые консортивные связи и возрождаются эволюционно-исторические связи.

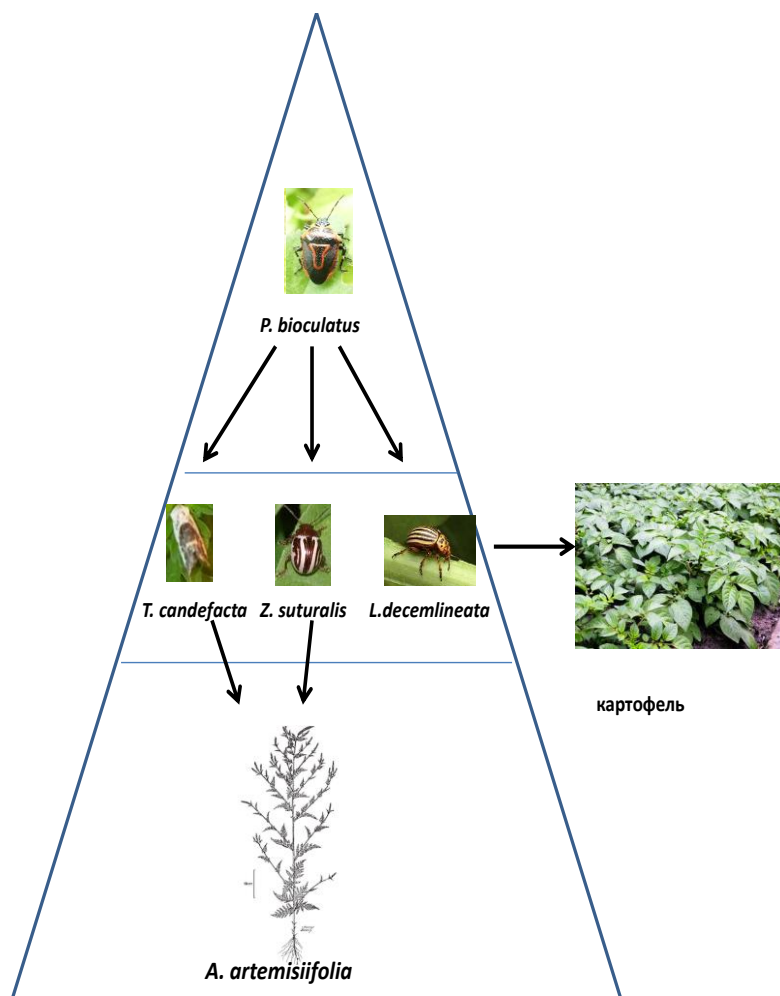


Рисунок 11 - Эволюционно-исторически сложившаяся нативно-консортная связь *A. artemisiifolia* на юге России

Интеграция нового вида в сообщество влечет за собой изменения в его структуре и функционировании. Наиболее сильные воздействия на сообщество оказывают виды-эдификаторы и виды, замыкающие трофические цепи (обычно хищники), или виды-конкуренты местных видов (Moyle, Light, 1996). Местные виды по отношению к эдификатору-вселенцу, связанные с ним топически и трофически становятся консортами нового вида (Каратаев и др., 1994). Число чужеродных видов с течением времени растет (Алимов и др., 2000). В настоящее время, по данным карантинной инспекции, более 75 видов вредителей, возбудителей болезней растений, сорняков имеют



карантинное значение для Российской Федерации. Число случаев экологических проблем, вызванных инвазиями, постоянно растет. Уже известны классические примеры биологических инвазий на Юге России: сорняки - рода амброзия, борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Mandenova), горчак ползучий (*Acroptilon repens* DC.), повилики (*Cuscuta* spp.); насекомые: - колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say), американская белая бабочка (*Huphantria cunea* Drury), непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.), картофельная моль (*Phthorimaea operculella* Zeil.), калифорнийская щитовка (*Quadraspidiotus perniciosus* Comst.), филлоксера (*Viteus vitifolii* Fitch.). Все эти виды ежегодно увеличивают свой ареал и угрожают экологической безопасности страны. К 2002 г., к примеру, площадь, занятая в России опасным вредителем картофеля – колорадским жуком, увеличилась более чем в 12190 раз, достигнув 3 млн. га, а занятая площадь, американской белой бабочкой возросла в 832 раза (Ижевский 2002а, 2002б). Вместе с тем на территории Юга России появляются новые инвазионные виды: каштановая минирующая моль (моль пестрянки каштановая) (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimic), платановая кружевница (*Corythucha ciliata* Say), цикадка виноградная японская (*Arboridia kakogawana* (Matsumura)), огневка рисовая желтая (*Chilo suppressalis* Walker), томатная моль (*Tuta absoluta* Povolny). По данным филиала Центра защиты леса Краснодарского края, на территории Северо-Западного Кавказа (Краснодарского края, Республики Адыгея, Ростовской области) в ходе полевых работ в 2010 году было обнаружено 5 инвазивных видов насекомых: белоакациевая листовая галлица (*Obolodiplosis robiniae* (Haldeman)), робиниевая верхнесторонняя минирующая моль (*Parectopa robiniella* Clemens), робиниевая нижнесторонняя минирующая моль (*Phyllonorycter robiniella* (Clemens)), цикадка белая (цикадки меткальфа) – (*Metcalfa pruinosa* (Say)), ильмовый пилильщик зигзад (*Aproceros leucopoda*

(Takeuchi)). В Сочи на Черноморском побережье, обнаружены следующие инвайдеры: из отряда Lepidoptera южная можжевеловая моль (*Gelechia senticetella* Stgr.) гвоздичная листовертка (*Cacoecimorpha pronubana* Hubner) листовертка разноцветная ямчатая (*Pseudococcus tessulatana* Stgr.), каштановый листовой минер (*Cameraria ohridella* Deschka & Dimic), робиниевая верхнесторонняя минирующая моль (*Parectopa robiniella* Clemens); из отряда Homoptera цикадка белая (*Metcalfa pruinosa* Say), восточный хермес (*Pineus orientalis* Dreyfus); из отряд Diptera белоакациевая листовая галлица (*Obolodiplosis robiniae* Haldeman), хризантемовая минирующая мушка (*Phytomyza syngenesiae* Hardy); из отряда Hymenoptera дубовый слизистый пилильщик (*Caliroa cinxia* Kl.) галлообразователь на эвкалипте (*Ophelimus maskelli* Ashmead) (Karpun, 2014; Karpun et al., 2013; Karpun et al., 2014; Карпун и др., 2013; Карпун и др., 2014; Журавлева, 2014). Среди птиц, ярким примером заселения является белый аист, в Краснодарском крае (Гожко, Есипенко, 2012).

В ближайшее время на Юге России ожидается появление ряда опасных вредителей сельского и лесного хозяйства. 16 августа 2011 г. в феромонной ловушке, установленной на территории пункта пропуска Матвеев Курган в Ростовской области, сотрудниками ФГБУ «Ростовский референтный центр Россельхознадзора» был обнаружен опасный карантинный вредитель - западный кукурузный жук *Diabrotica virgifera virgifera* Le Conte.

## 1.2 Структурно-функциональный аспект в изучении организации сукцессий

Механизм поведения живых систем и их элементов отражает процесс функционирования. Функционирование любой системы связано с эндогенными взаимодействиями. Эндогенные взаимодействия обеспечивают

воспроизводство, самодвижение и саморегуляцию системы и ее элементов. Процессы, лежащие в основе самоорганизующейся системы, связаны с характером поведения живых систем.

Развитие консорций определяется внутренней природой самих сообществ, их возможностями и потребностями. Во взаимодействии со средой живые системы проявляют свои основные свойства. Консортные связи с насекомыми-фитофагами обусловили возникновение у растений разнообразных приспособлений, связанных с их поеданием. У видов растений, эволюционировавших совместно с насекомыми, оформилось два основных направления «стратегии жизни»: 1) приобретение свойств (морфологических, анатомических, в химическом составе), обеспечивающих непоедание их насекомыми; 2) приобретение способности быстро восстанавливать вегетативные органы, съеденные насекомыми.

Большой вклад в решение проблемы консортных связей внесла кибернетика - наука о общих законах управления в природе, обществе, живых организмах и машинах, изучающая информационные процессы, связанные с управлением динамическими системами. Объектом изучения кибернетики являются динамические системы. Она является одной из самых молодых и важных для современного человечества наук. Её основателем является американский математик Норберт Винер, выпустивший в 1948 году книгу «Кибернетика, или управление, их связь в животном и машине» (Винер, 1983).

Согласно кибернетике, любая живая система, имеющая внутренние движущие силы, может управляться извне. Функции управления поведением живой системы принадлежат среде. Консорции регулируются различными факторами внешней среды, составляющими иерархию управляющих систем, регуляция консортных связей осуществляется условиями экотопа, на которые накладываются экологические условия данного ландшафта, климатические условия географических районов и зональные черты. Каждый последующий

уровень консорции на правах высшей формы включает в себя все предыдущие уровни. Консортные связи надстраиваются над ними, включают их в себя и подчиняют новой форме движения, которая на данном уровне организации является главной (Каганова, 1968). Непрерывно действующий циклический круговорот биогенных элементов создает устойчивую организованность биосферы Земли.

Любая живая система, с точки зрения кибернетики имеет свои «входы» и «выходы». Под входом в биологическую систему подразумеваются: причина, стимул, воздействие, возмущение, вынуждающая сила, а под выходом: следствие, эффект, реакция. По Шмальгаузену (1961), поведение живой системы в окружающей среде можно представить, как последовательной реакцией в ответ на воздействие среды. В результате эволюционного процесса при функционировании каждой живой системы возникают и накапливаются необратимые изменения, которые приводят к ее перестройке и развитию. Развитие живых систем приводит к преобразованию структуры и функций, изменению их внутренних и внешних взаимоотношений. Процесс развития живых систем необходимо рассматривать как координированное и взаимосвязанное целое, в рамках которого проявляется специфика развития разных структурных уровней. В связи с этим консорции можно рассматривать, как единый биогеоценотический процесс развития сообществ растений и животных в тесном единстве с окружающей средой. В то же время это и дифференцированный процесс, в рамках которого может осуществляться специфическое развитие отдельных подсистем или структурных уровней консорций. Специфика развития каждого уровня проявляется в природе составных элементов, в характере их взаимосвязей и взаимодействий со средой, в способности к самостоятельному существованию, самовоспроизведению.

### 1.3 Образование консортных связей как приспособительный процесс

Как известно, одним из основных проявлений развития живых систем выступает приспособительный процесс. Дифференциация и индивидуальность развития отдельных подсистем делают возможной гибкость во всех звеньях единой системы, необходимую для приспособления к изменяющимся условиям среды (Шмальгаузен, 1961). Каждый уровень внутренней ранговой иерархии биогеоценозов отражает определенные формы адаптации. По мере возрастающей интеграции и перехода к более высоким уровням ранговой иерархии усложняются не только формы приспособления, но и сами консортные связи, изменяются механизмы их регуляции.

Приспособительный процесс — это проявление развития биологической системы. Направление развития является адаптивным и продолжается пока оно адаптивно (Simpson, 1955). Майром (1970) отмечены два разных типа адаптации:

- выработка и усовершенствование на протяжении длительного исторического развития всех обновляющих программ и всей информации, закодированной в ДНК;

- испытание этой программы и расшифровка кода на протяжении жизни каждой особи.

Приспособление в эволюционном плане - это постоянное усовершенствование генетического кода и генома. Приспособление в сложившейся системе разнородных организмов основывается на поведенческих актах и нормах реакции организма в среде, выработавшихся в ходе эволюции и наследственно закрепленных в генотипе. В ответе каждой популяции на определенные воздействия среды (внутренней и внешней) в

ходе организации специфических отношений появляется особый способ реакций на эти воздействия. У каждого вида в процессе эволюции выработалась своя стратегия жизни как «совокупность приспособлений, обеспечивающих ему возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в соответствующем ценозе (Работнов, 1975).

Все вышесказанное, подтверждается нашими работами на примере образования консортных связей, как процесса приспособления у горчака ползучего или розового, который, воздействуя на ценоз, приводит к разрушению структуры нативных сообществ и появлению свободных экологических ниш. Обеднение в видовом отношении нарушенных природных экосистем, позволяет горчаку, ежегодно захватывать новые территории, образуя мощные заросли, своеобразные большие и малые "острова" (рисунок 12).



Рисунок 12 - Мощные заросли горчака ползучего (Темрюкский район, Краснодарского края, 2008 г.)

Их "структурная сложность" (Lowton, 1978) привлекает к себе большое число видов насекомых-фитофагов, где они находят благоприятные условия обитания. В результате этого возникают консортные отношения между горчаком и насекомыми, вызывая у обоих приспособительные изменения. В этот период некоторые виды преадаптируются к питанию на новом растении. Это может быть связано либо с тем, что новое кормовое растение находится в таксономической близости с их обычными хозяевами, либо с физическими и химическими особенностями растений, и характером питания насекомых (Шапиро, 1985; Вилкова, 1980).

В июле 2010 года в Темрюкском районе нами впервые были обнаружены галлы на многих растениях горчака (Есипенко, 2013). При полевых обследованиях в 2011 и 2012 гг. были найдены аналогичные галлы, которые представляли собой вздутия на стебле в междоузлиях (рисунок 13).



Рисунок 13 - Обнаруженные галлы на горчаке ползучем (Темрюкский район, Краснодарского края, 2010 г.)

Для выявления причин появления галл на растении некоторые из них были вскрыты. При анатомировании была обнаружена пустотелая полость, разделенная на камеры (рисунок 14). В одной из камер находилась личинка насекомого.



Рисунок 14- Вскрытая галловая камера горчака ползучего (Темрюкский район, Краснодарского края, 2010 г.)

С целью идентификации паразита нами были сделаны полевые садки, состоящие из каркаса из алюминиевой проволоки, обтянутые мельничным газом, закрепленные прямо на растении. В конце августа наблюдался выход насекомых через летное отверстие (рисунок 15).





Рисунок 15 – Лётное отверстие Нуменоптера (Темрюкский район, Краснодарского края, 2010 г.)

Полученный материал определен (В.В. Костюковым, ФГБНУ ВНИИБЗР) и это оказались представители отряда Перепончатокрылые (Нуменоптера), надсемейства хальцидовые (Chalcidoidea) *Eurytoma neare centaureua* Clarige (рисунок 16) и *Eudecatoma neare fassiateda* Thomson. (рисунок 17).



Рисунок 16 - Имаго *Eurytoma neare centaureua* Clarige



Рисунок 17 – Имаго *Eudecatoma neare fassitata* Thomson

Все виды рода *Eudecatoma* - паразитирующие галлообразующие насекомые. К примеру, *E. neare fassitata* связана трофически со злаковыми, *E. neare centaureia* паразит, развивающийся в стеблях травянистых растений.

Таким образом, в ходе исследований выявлено, что случайный занос горчака розового, вызванный антропогенными причинами, привел к разрушению и коренному преобразованию естественного биогеоценоза, в результате чего возникли межвидовые биотические отношения, и стала формироваться фауна насекомых - «генералистов». Выделенные нами виды насекомых на горчаке являются широкими олигофагами и не могут создавать устойчивые трофические связи с этим сорняком. Появление галл на горчаке - явление единичное и не носит массовый характер. Сложившиеся консортные связи являются временными, неустановившимися.

#### 1.4 Жизненные формы растений как адаптивные типы

Каждая жизненная форма выступает в качестве определенных адаптивных типов, обладающих специфическими адаптациями или определенными формами взаимодействия со средой (Simpson, 1953; Майр, 1970). Изменение условий среды благоприятствует распространению видов, относящихся к одним жизненным формам, и способствует угнетению других. Термин «акклиматизация», как правило, связан с преднамеренной интродукцией и подразделяется на собственно инвазии, где индуцирующим фактором является человек, и палеоинвазии, протекающие в доисторическое время и индуцированные снятием лимитирующих факторов распространение барьеров благодаря геологическим и климатическим событиям (Алимов, Богуцкая, 2004). В связи с этим нередко встает вопрос: является ли вид аборигенным или неаборигенным? Аборигенным видом считают вид, который произошел на данной территории или иммигрировал (расселился, распространился) благодаря только естественным причинам – доисторическое время (Thellung, 1922; Камышев, 1961; Schrader, 1994). Неаборигенный - это вид, обнаруживаемый за пределами своего естественного ареала (Di Castri, 1989; Pysek et al., 1995; Миркин, Наумова, 2001; Алимов, Богуцкая, 2004; Fuller et al., 2007).

В ботанике существует собственная классификация чужеродных растений, которая может быть применима и в зоологии, и основывается она на трех критериях: 1) по степени акклиматизации и натурализации; 2) по способу заноса; 3) по времени заноса. Растения-вселенцы делятся на две большие группы по времени заноса: старозаносные виды, или «археофиты» (Thellung, 1922), виды, занесенные человеком в «доколумбовое» время и новозаносные виды, или неофиты (Schroeder, 1969), - виды, занесенные в «современное» время (Алимов, Богуцкая, 2004).

*Ambrosia artemisiifolia* L. рассматривается, всеми, как адвентивный сорняк, завезенный из Америки в Европу в XVIII веке, а на Дальний Восток России — в середине XX в. Впервые нами при палинологическом изучении культурных слоев неолита, бронзового, железного веков и раннего Средневековья на юге Российского Дальнего Востока в этих слоях была обнаружена пыльца амброзии (Верховская, Есипенко, 1993). Значительное ее участие в спорово-пыльцевых спектрах позволяет предположить, что амброзия произрастала здесь, по крайней мере, уже 3 тысячи лет назад. Согласно последним представлениям об адвентивной и синатропной формах флоры, мы выявили, что амброзия полыннолистная является археофитом на территории Российского Дальнего Востока, а на территории Европейской части инвазивным видом.

Таким образом, проведенные нами исследования и анализ литературных данных по структурно-функциональной организации консорциев в нарушенных фитоценозах позволили выявить закономерности появления новых живых организмов в биоценозе. Этому способствует целый ряд изменений, приводящих систему реципиента в состояние восприимчивости. Нарушение естественных биоценозов при создании сельскохозяйственных монокультур приводит к ослаблению межвидовой конкуренции и снижению экологического разнообразия. При ослаблении межвидовой конкуренции повышается внутривидовая, приводящая к сильной фенотипической изменчивости в пределах видовой популяции и увеличению нереализованных ниш у взаимодействующих видов. Случайный завоз иноземного организма и появление его в таких биоценозах создает острое конкурентное исключение, что не редко вызывает замещение одного вида другим или полное уничтожение аборигенного вида. Биологическое вторжение иноземных видов растений и животных носит глобальный характер и ведет к сокращению естественного биоразнообразия, так как новые

виды либо создают жесткую конкуренцию для аборигенных видов, либо их хищническое поведение вызывает угрозу исчезновению многих видов (Зайцев, Резник, 2004). Кроме этого такие биологические инвазии представляют угрозу естественным процессам развития ценозов. Отмечается уменьшение во флоре удельного веса местных видов (Ильинский, 1982; Терехина, 2001).

## Глава 2 ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ И МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ РАБОТ

Акклиматизация вида к новым природно-климатическим условиям зависит от его способности вселяться, размножаться и интегрироваться в новые экосистемы. Абиотические факторы оказывают глубокое воздействие на вселенцев, вид, неспособный к размножению в новых условиях, погибает. Прежде чем проводить интродукцию организма, необходимо оценить общую сумму всех внешних факторов природной среды и способность организма размножаться в ней. Гёрберт Чепмен (Chapman, 1925) предложил называть эти факторы биотическим потенциалом и сопротивлением внешней среды. Биотический потенциал – это врождённая способность организма выживать и размножаться в определенные сроки и в оптимальных внешних условиях (Graham, 1933).

Исследования по биологии *A. artemisiifolia* и возможности акклиматизации биологических агентов с целью уничтожения амброзии проводились нами на Российском Дальнем Востоке (далее - Приморский край) с 1985 года. В 2000 году работа была продолжена на Юге России. Районы проведения работ расположены примерно на одной средней широте 48 °С, и соответственно температурный режим должен быть сходным. Однако в Приморском крае климат более суровый, чем в Европейской части России. Это связано с влиянием Охотского и других северных морей, которые в летнее время года остаются достаточно холодными.

### 2.1 Природно-климатические условия районов проведения работ

Приморский край расположен на юго-востоке России между 42<sup>0</sup> и 48<sup>0</sup> с.ш. и 131<sup>0</sup> и 139<sup>0</sup> в.д. Территория края равна 67,8 тыс. км<sup>2</sup>. Большая часть

территории занята горной системой Сихотэ-Алинь.

Исследования проводились на Приханкайской равнине (рисунок 18), которая расположена в юго-западной части Приморского края, между  $43^{\circ} 20'$  и  $46^{\circ}$  с.ш. и  $131^{\circ}$  и  $133^{\circ} 25'$  в.д. Она занимает около 30 тыс. кв. км и включает 25 административных районов.

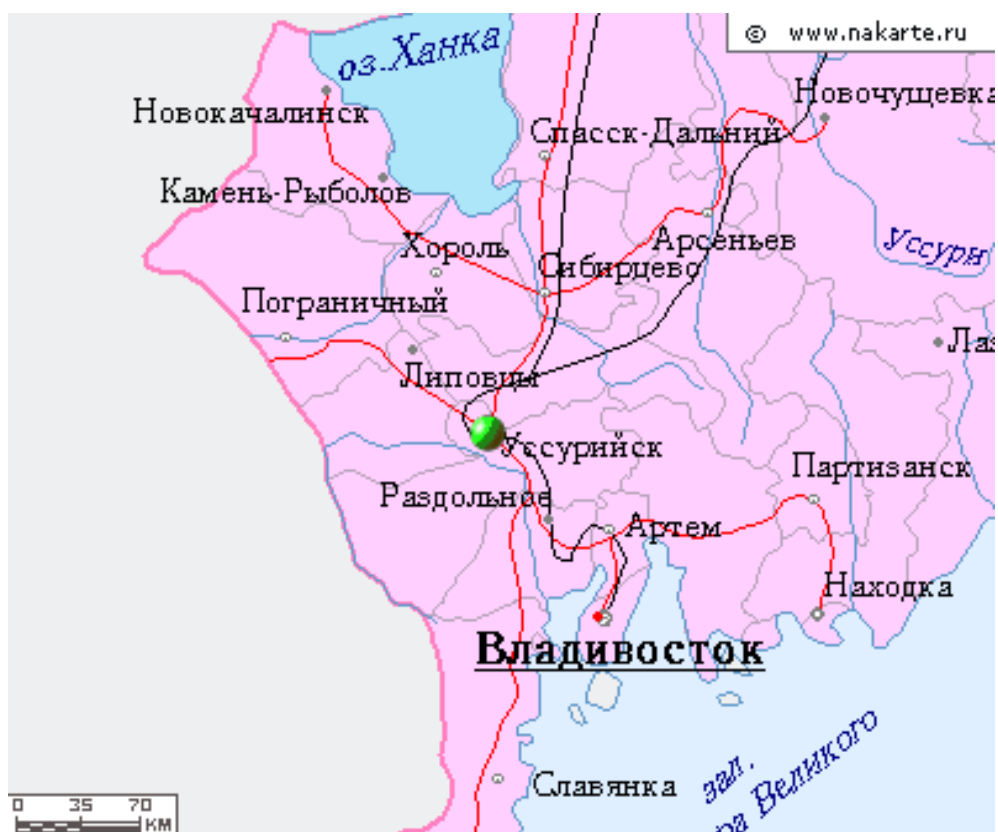


Рисунок 18 - Район исследований в Приморском крае

Равнина состоит из приозерной впадины и низменных частей речных бассейнов, примыкающих к озеру Ханка. Западную сторону озера окаймляет хребет Пограничный, с восточной расположена горная система Сихотэ-Алинь. К северу простирается долина р. Сунгача, с юга расположены хребет Михайловский и горы Пржевальского. На юго-западе равнина граничит с северными отрогами базальтового Борисовского плато, в северном и восточном направлении соединяется с долиной реки Усури (рисунок 18).

По данным Б. П. Колесникова (1958), на Суйфуно-Ханкайской низменности выделяются: пологоволнистая низменность, высокая озерная равнина в районе р. Тура, подгорная делювиальная равнина восточного берега и три террасы оз. Ханка. На самой равнине имеются небольшие возвышенности сланцевого происхождения: Хорольская, Новодевичанская, Мельгуновская. Переход от озерных равнин к среднегорьям осуществляется через полосу волнистых делювиальных равнин. Приханкайская равнина сложена толщей третичных отложений, собранных в пологие складки. На размытых слоях третичного периода залегает мощный слой наносных отложений (Ганешин, 1957).

Почвы Приморского края довольно разнообразны по физико-химическим и биологическим свойствам и разделяются на почвы равнин и горные почвы. Почвы Приханкайской равнины сформировались в основном на озерно-речных отложениях, представленных глинами и тяжелыми суглинками.

В предгорьях они формируются на скелетном глинистом элюво-делювии плотных пород. В поймах рек встречаются более легкие породы: легкие суглинки, супеси, иногда пески (Корляков и др., 1971). В предгорьях развиты буро-подзолистые почвы (по определению Г.И. Иванова, 1976), буро-отбеленные, ниже они переходят в лугово-бурые и различные лугово-глеевые, лугово-болотные. Буро-подзолистые почвы имеют гумусовый горизонт 5 - 10 см, резко переходящий в нижний горизонт, плотный, монолитный. Эти почвы развиты только на породах тяжелого механического состава, в основном глинах, тяжелых суглинках, иногда щебнистых (Иванов, 1964) (рисунок 19).



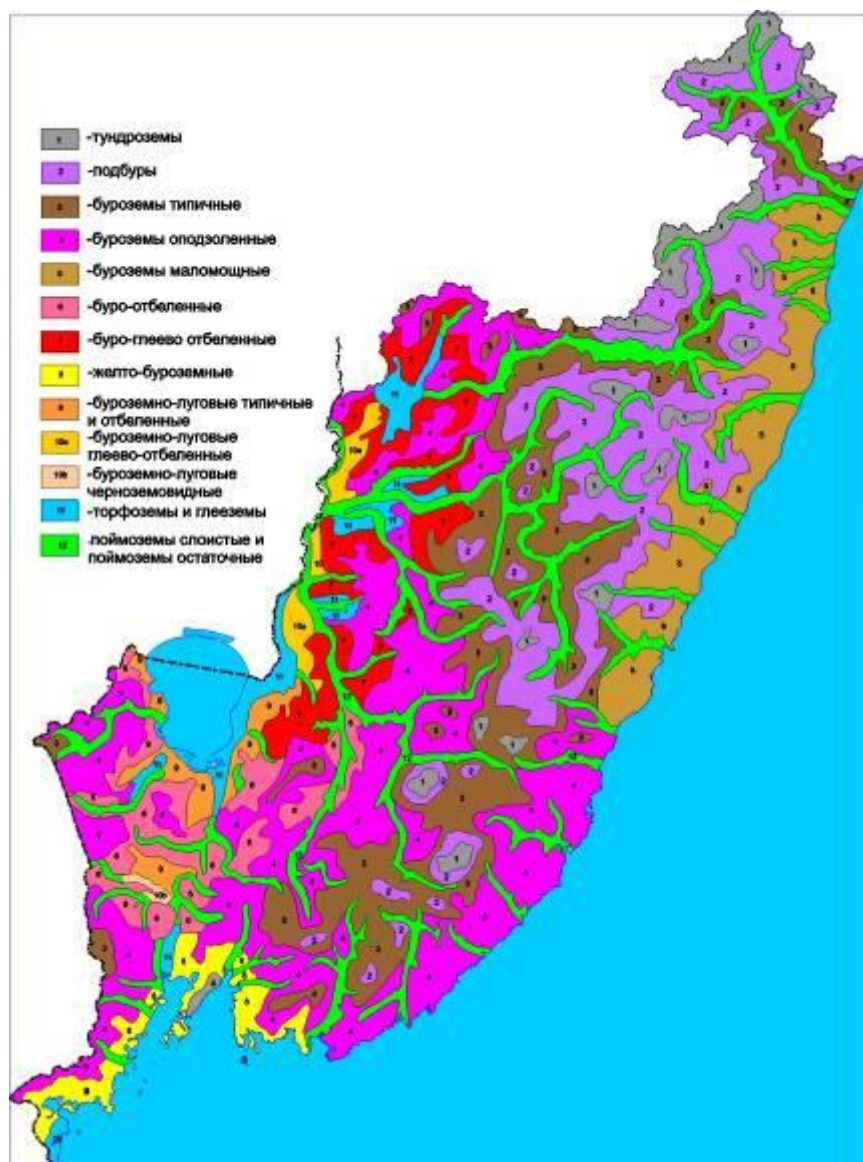


Рисунок 19 – Почвы Приморского края (В.И. Ознобихин, 2002 г.)

Тяжелые по механическому составу почвы на Приханкайской равнине создают неблагоприятные условия для амброзиевого листоеда в период зимовки. В ходе проведенных нами исследований было установлено, что в период зимовки основная масса жуков амброзиевого листоеда размещается в верхнем горизонте на глубине 0-5 см. Поверхностное размещение жуков в плотной глинистой почве в сочетании с ее высокой влажностью и отрицательными температурами в Приморском крае вызывает их высокую

смертность (Кузнецов, Есипенко, 1991). Исследования Г. А. Пантюхова (1991), подтверждают наши результаты. Проведенные им исследования в условиях Ставропольского края показали, что в период зимовки основная масса жуков амброзиевого листоеда размещается в верхнем горизонте на глубине 0-5 см, а по мере снижения температуры жуки в черноземе и песке мигрируют в нижние. В горизонте глубины 5-10 см амброзиевый листоед остается на все холодное время. В плотной влажной почве основная масса жуков в начале зимовки размещается в горизонте почвы 0-5 см, а в холодное время зимовки лишь одна треть опускается до 10 см.

В связи с этим в местах выпуска *Z. suturalis*, нами был сделан почвенный разрез для выяснения условий зимовки и причин его частой гибели в этот период.

Разрез был представлен следующими горизонтами:

- Апах 0-20 см. Серый с сизым оттенком, влажный, средний суглинок. Переход резкий.

- А2д 20-39 см. Желто-сизый (в сухом состоянии пепельный), влажный, средний суглинок, листовато-пластинчатый, много железо-марганцевых конкреций, переход к следующему горизонту постепенный.

- В 39-62 см. Бурый, влажный, средне-призматический, по механическому составу тяжелый суглинок.

Почва кислая – рН 4.4. Содержание элементов питания: фосфор - 1,1 мг, калий 12,7 мг, легкогидролизуемый азот - 8.1 мг на 100 г почвы.

Климат Приморского края муссонный (Витвичный, 1961). Зима в Приморском крае продолжительная, с низкими температурами воздуха. В центральных и северных районах края продолжается 4 - 5, на юго-западе 3 - 3,5 месяца. Погода зимой преимущественно ясная, солнечная. В этот период над территорией края устанавливаются области высокого давления, что способствует проникновению холодного воздуха с материка. В период

выноса морского воздуха ветрами южных направлений возможны оттепели с повышением температуры воздуха до 3- 4 °С тепла и выпадение осадков, в том числе дождей. В пределах береговой зоны скорости ветра зимой значительны. Так, средние скорости ветра составляют более 5 м/сек, достигая местами на открытых участках 10 м/сек. Большие скорости отмечаются на вершинах хребтов Сихотэ-Алиня (свыше 10 м/сек). В континентальных западных районах зимний сезон характеризуется ясной безветренной или слабоветренной погодой. Для межгорных долин характерно почти полное отсутствие ветров. Сильные ветры, со скоростью более 15 м/сек, бывают здесь довольно редко, а местами отмечаются даже не каждую зиму. Метели в крае - нечастое явление, среднее число дней с метелями колеблется от 5 до 25 за зиму. Первый снег появляется на вершинах Сихотэ-Алиня уже в начале октября. Мощность снежного покрова невелика и составляет 18 - 20 см. Наибольшая мощность снежного покрова - в горных районах, где она достигает 85 - 100 см. В южных районах снежный покров неустойчив. С приближением весны, уже в феврале, солнце и ветер быстро "съедают" снег, разрушают лед (рисунок 20).

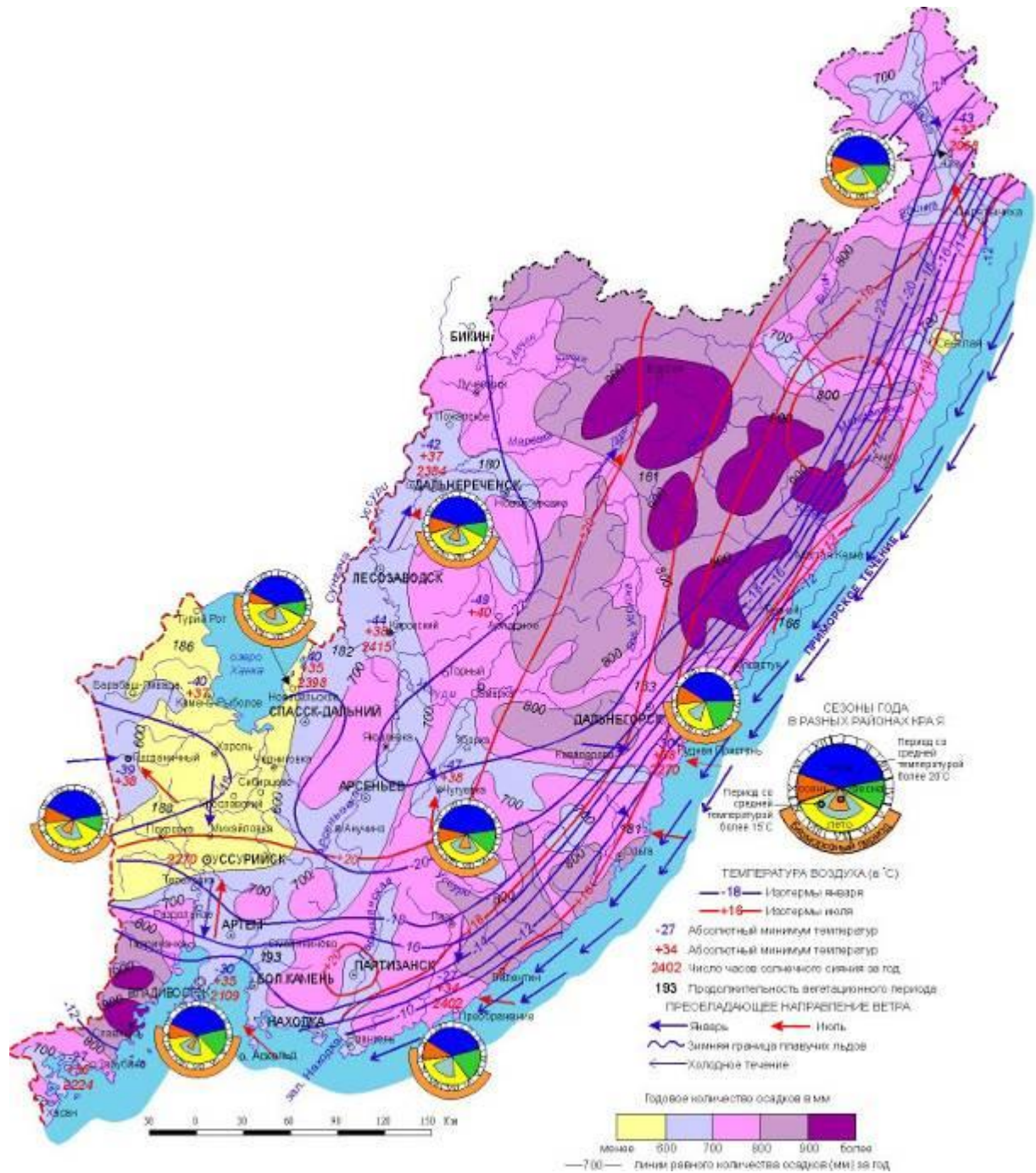


Рисунок 20 - Климат Приморского края (<http://www.fegi.ru>).

Отрицательная температура держится до конца марта, а в апреле полностью исчезает снежный покров. Весна затяжная, сравнительно холодная и засушливая. В среднем за весну выпадает 85 - 145 мм осадков (рисунок 21). Весна в Приморье холодная и продолжается 2 - 3 месяца.

Типичным весенним месяцем является апрель. Средняя температура апреля составляет  $+3 - 5$  °С. Снежный покров при значительной радиации сходит быстро, испаряясь и почти не образуя талой воды. Заморозки в предгорьях и горах Сихотэ-Алиня могут быть до середины июня, а на Приханкайской равнине - до первой половины мая.

Лето в Приморье теплое, а в районах, отдаленных от моря, даже жаркое, но сырое. В летний период выпадает 60 % годового количества осадков. Во второй половине лета преобладают ливневые осадки. Ежегодно тропические циклоны задевают Приморье и вызывают интенсивные дожди, часто приносящие в сутки до 300 мм осадков. На Приханкайской равнине количество выпадающих осадков меньше, чем в других районах края. Самый теплый месяц - июль. В этот период максимальная температура достигает  $30 - 35$  °С (рисунок 21). Нередки туманы, которые часто переходят в морось. Теплые дни и ночи устанавливаются в Приморье в июле, на побережье - в августе. Со второй половины мая начинаются дожди: то мелкие моросающие, то ливневые.



Рисунок 21- Летний климат Приморского края (<http://www.fegi.ru>)

Осень в Приморье теплая, сухая, ясная и тихая. Температура воздуха понижается медленно. Это время года называют обычно "золотой дальневосточной осенью". Тепло сохраняется особенно долго в прибрежных районах, где осень - самое лучшее время года. С середины сентября низкие ночные температуры преобразуют лес, одевая широколиственные и смешанные леса в осенний красочный наряд. Средняя температура сентября 14-17 °С, к ноябрю она понижается до 8-9 °С (Агроклиматический справочник по Приморскому краю, 1960) (рисунок 22).

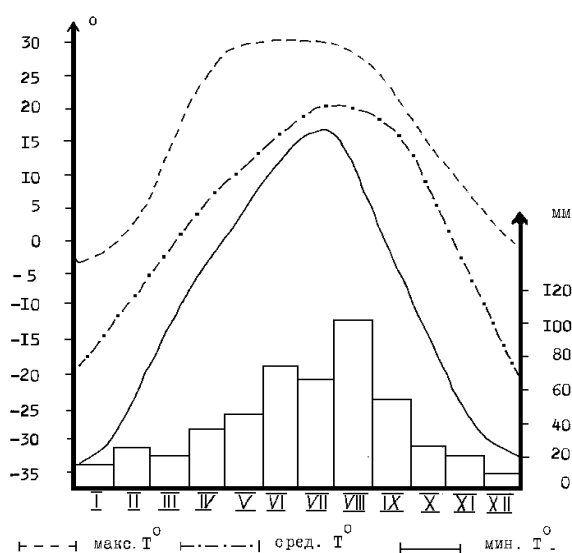


Рисунок 22 - Средние многолетние (1985-1992 гг.) метеорологические сведения по агрометеостанции Спасского района за период исследований в Приморском крае

Климатические условия в весенне-летне-осенний период на Приханкайской низменности оказывают не всегда благоприятное воздействие на амброзиевого листоеда, однако теплая солнечная погода осенью способствует развитию у него второго поколения.

Формирование современной флоры и фауны Приморья произошло в конце плейстоцена, после похолодания вызванного ледниковой

трансгрессией, а заключительные этапы становления современных биологических систем происходили, после образования Берингово пролива (Комаров, 1922; Криштофович, 1932; Куренцов, 1965; Агеенко и др., 1982). Поэтому на территории Приморского края сочетаются северные и южные как современные, так и доледниковые, реликтовые формы растений, которые являются остатками тургайской флоры, существовавшей до конца плиоцена во внетропических областях Палеарктики и Неарктики (Криштофович, 1932; Сочава, 1946). 3/4 территории края занято лесами. На основании геоботанического районирования (Колесников, 1958, 1961; Колесников и др., 1961) выделены три флористические области: Южно-Охотская темнохвойных лесов, Дауро-Маньчжурская лесостепная и область темнохвойных лесов.

Приханкайская равнина представляет собой лесостепную зону (Куренцова, 1962). Здесь преобладают болотные, луговые, степные сообщества, а также остепененные древокустарниковые заросли. Основная часть территории занята сельскохозяйственными угодьями, естественной растительности сохранилось мало. Флору Суйфуно-Ханкайского геоботанического округа составляют 97 семейств высших растений, 320 родов, 705 видов. Из них древесных пород - 33, 47 кустарников и 617 видов травянистых растений. По количеству видов наибольшую роль во флоре равнины играют семейства Asteraceae - 72 вида, Сурегасеae - 66, Сaryophyllaceae - 19, Leguminosae - 29, Umbelliferae - 12 видов (Куренцова, 1962). Примерно 50 % видов всех перечисленных семейств устойчивые к засухе.

Спасский и Черниговский районы являются наиболее теплообеспеченными и относятся к умеренно-влажному агроклиматическому району. Продолжительность периода с температурой выше 10 °С составляет 140 - 150 суток. Данные районы заселены в основном остатками

ксеромезофитных, слабо остепененных широколиственных лесов. Для них характерны небольшие участки остепененных дубняков и абрикосов. Эти районы являются наиболее развитыми в производстве сельскохозяйственной продукции. Основная территория районов распахана, и сохранились лишь незначительные участки степных сообществ. В разнотравье доминируют растения семейства *Asteraceae*, степные полыни *Artemisia laciniata*, *A. lavandulifolia*, *A. selensis*, *A. manshurica* (Куренцова, 1962). Основными сорными растениями из рода *Artemisia* являются *A. scoparia* Waldst. et Kit., *A. rubripes* Nakai, *A. vulgaris* L. Кроме сорной растительности, на полях этих районов обнаружено 8 видов адвентивных растений. Из них самая вредоносная и доминирующая в этих районах *Ambrosia artemisiifolia* L. (*Asteraceae*) (Буч и др., 1983).

Краснодарский край расположен в южной части России, между 43° 30' и 46° 50' северной широты, 36° 30' и 41° 45' восточной долготы. Омывается с юго-запада Черным морем, с северо-запада - Азовским морем и Керченским проливом. Граничит: на севере - с Ростовской областью, на востоке - со Ставропольским краем, на юго-востоке - с Карачаево-Черкесской республикой, на юге - с Абхазией. Краснодарский край имеет также внутренние границы с Республикой Адыгея. Общая площадь края 76 тыс. кв. км, республики Адыгея - 7,6 тыс. кв.км. Наибольшая протяженность с севера на юг - 378 км, с запада на восток - 300 км. В состав края входит 38 административных районов. Рельеф территории Краснодарского края разделяется на две основные части: равнинную, расположенную в Западном Предкавказье, и горную, представляющую собой западную часть Большого Кавказа. Территория омывается с юго-запада Черным морем, с северо-запада – Азовским (рисунок 23).


Территория края расположена на границе двух поясов - умеренного и субтропического. Благодаря своему южному положению территория



получает много солнечного тепла. Климат на равнине умеренно-континентальный, степной, в горах более влажный и прохладный, в северной части Черноморского побережья носит средиземноморский характер, переходящий к юго-востоку во влажный субтропический. На большей части края зима малоснежная. Снежный покров устойчив только в горах. Лето жаркое, а в районах еще и недостаточно увлажненное, с большой повторяемостью засух.



Рисунок 24 – Район исследований в Краснодарском крае

 места проведения исследований

Годовое количество осадков колеблется в значительных пределах: на Таманском полуострове их выпадает 350 мм, на правобережье Кубани их количество не превышает 500 мм, на юго-западных склонах хребта сумма осадков 800 - 3200 мм и более (рисунок 25).

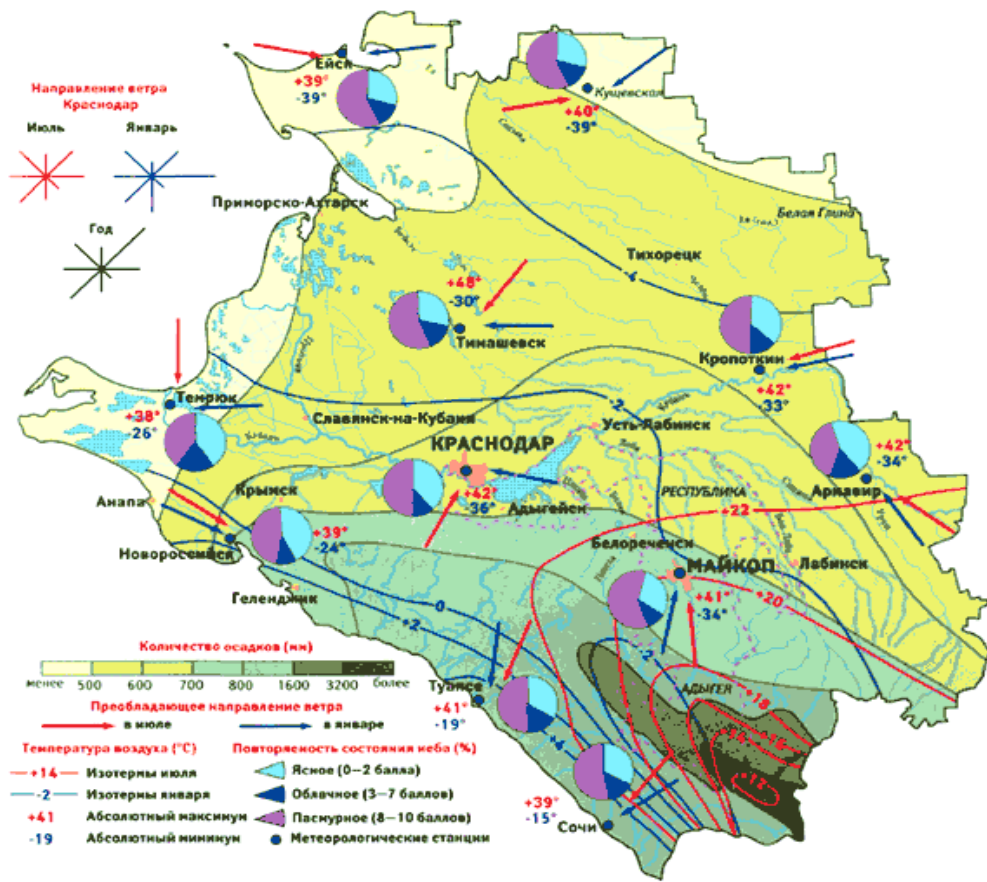


Рисунок 25 - Годовое количество осадков в Краснодарском крае (Атлас Краснодарского края, 1995)

Горные районы характеризуются холодной зимой и умеренно теплым летом. Причерноморская полоса имеет черты субтропического климата, на юге побережья с избыточным увлажнением.

Переход среднесуточной температуры воздуха через  $+10^{\circ}$  происходит в середине октября на севере края, в конце ноября - на Черноморском побережье. На севере края в начале ноября происходит переход среднесуточной температуры воздуха через  $+5^{\circ}\text{C}$ , в конце декабря - в начале января на Черноморском побережье и в третьей декаде октября в горах (на высоте 1900 м). Устойчивое понижение среднесуточной температуры воздуха до отрицательных значений на севере края происходит

в конце ноября - начале декабря, в горах - в середине ноября, и в высокогорье - в начале ноября.

В южной части Черноморского побережья средняя суточная температура воздуха, как правило, до 0 °С не понижается. Зимой часто бывают оттепели, вызываемые вхождением средиземноморских циклонов. В пределах края в январе средняя месячная температура воздуха колеблется от минус 5 °С на севере до плюс 5 °С на юге Черноморского побережья. Наиболее низкие температуры наблюдаются в долине реки Кубань и в предгорьях, где происходит застой воздуха. Здесь абсолютный минимум температуры может снижаться до минус 36 °С. За зиму (декабрь - февраль) на севере территории насчитывается до 55 суток с оттепелями, а в предгорьях до 70 суток.

В конце февраля температура воздуха повышается. Весной в марте преобладают восточные и северо-восточные ветры, которые несут с собой сухую и ясную погоду. В конце апреля и первой половине мая с севера, и северо-востока возможны вторжения воздушных масс. Это сопровождается понижением температуры.

В равнинной части и на побережье лето жаркое. Средняя месячная температура воздуха + 23 °С, в горах она на высоте 1900 метров составляет + 12 °С. Максимум температуры воздуха достигает + 41 °С. Летом в крае значительное количество жарких дней со среднесуточными температурами выше + 20 °С, на Черноморском побережье - 80 дней, в северной части края - 60 дней. В этот период в значительной мере увеличивается повторяемость засушливых дней.

Сумма среднесуточных температур выше + 10 °С составляет 3400 – 3600 °С, средняя многолетняя сумма осадков в период со среднесуточными температурами выше + 10 °С равна 290 мм.

Средняя месячная температура воздуха в январе колеблется в пределах минус (2,0 - 5,5) °С. Минимальная температура воздуха может понижаться до минус 36 °С. В конце февраля на юге края, в середине марта на севере происходит устойчивый переход среднесуточной температуры воздуха к положительным значениям.

В конце марта - начале апреля наблюдается устойчивое повышение среднесуточной температуры воздуха выше + 5 °С, а в середине апреля + 10 °С, в это же время заканчиваются весенние заморозки. Безморозный период начинается в середине апреля, а в Приазовье - в конце марта - начале апреля. Однако при вторжении арктических масс воздуха с севера в отдельные годы возможны и более поздние заморозки, которые могут наблюдаться в начале мая. Заканчивается безморозный период в середине октября, а в Приазовье - в конце октября - начале ноября. Продолжительность периода составляет 180 - 190 суток; в Приазовье - 200 - 210 суток.

В середине апреля устанавливается жаркая погода с наличием засух, в отдельные дни температура повышается, до + 30 °С. Лето наступает в первой декаде мая. Оно жаркое и сухое. Средняя месячная температура воздуха в июле + (23 - 24) °С, максимум может достигать + (40 - 42) °С. Со среднесуточной температурой воздуха более + 20 °С насчитывается 70 - 75 суток. При наличии высоких температур количество осадков за вегетационный период недостаточно. Сумма осадков за период с температурами выше + 10 °С колеблется около 250 - 350 мм, а за год выпадает 450 - 550 мм. В течение вегетационного периода часто повторяются суховеи. На побережье Азовского моря число их 45 - 50 суток, к северо-востоку - до 85 - 90 суток.

Продолжительность солнечного сияния составляет 2200 - 3400 ч/год. Суммарная солнечная радиация колеблется от 115 ккал/см<sup>2</sup> на севере до 120 ккал/см<sup>2</sup> на юге.

Речная сеть насчитывает более 13 тыс. рек, считая самые малые притоки. Крупнейшей рекой является Кубань, принимающая слева притоки Уруп, Лабу, Белую и др. В нижнем течении Кубани создан ряд водохранилищ, наиболее крупное из них Краснодарское. Из рек Черноморского побережья наибольшей является Мзымта. Побережье Азовского моря и Таманский полуостров изобилуют лиманами. Общее число лиманов - около 250.

Основными почвами являются черноземы, занимающие равнинно-степную часть края, предгорно-степную и часть Таманского полуострова. Эти почвы наиболее плодородны: мощность гумусового слоя достигает 120 см у сверхмощных черноземов. Остальные почвы по их распространению можно расположить в следующем порядке: серые лесные, бурые горно-лесные, желтоземы, горно-луговые, альпийские и субальпийские, луговые различной степени заболоченности и засоленности.

К северу от реки Кубань находятся равнинные степные ландшафты, где ранее преобладала разнотравно-злаковая растительность. В настоящее время эти ландшафты преобразованы в процессе сельскохозяйственного производства, и их место занимают агроландшафты (рисунок 26). На предгорно-холмистых территориях расположены лесостепные ландшафты, также интенсивно преобразованные в результате их использования. Значительное место в равнинной части территории занимают гидроморфные ландшафты, представленные дельто-плавневыми и долинными типами.



Рисунок 26 - Структура посевов сельскохозяйственных культур в хозяйствах земельного фонда Краснодарского края

В дельто-плавневом ландшафте формируются агроландшафты орошаемого земледелия. В горной части края располагается вертикальная зональность, где сменяются ландшафты от низкогорных лесных к среднегорным широколиственным и темнохвойным лесным и высокогорным субальпийским и альпийским луговым. Своеобразные ландшафты сформировались на Черноморском побережье края. В северо-западной части побережья - средиземноморские лесные и аридно-редколесные ландшафты, а в юго-восточной части – влажно-субтропические с колхидским лесом (Тильба, 1981).

## 2.2 Материал и методы исследования

Работа проводилась в Приморском и Краснодарском краях Российской Федерации в период 1985 - 2010 гг. На территории юга Российского Дальнего

Востока работа начата в 1985 - 1999 гг., 2000 - 2013 гг. – на территории Юга России.

Объекты исследования: амброзиевый листоед - *Zygogramma suturalis* (F.), (Coleoptera, Chrysomelidae), амброзиевая совка - *Tarachidia candefacta* Hubn. (Noctuidae, Lepidoptera), живой материал был предоставлен ведущим научным сотрудником Зоологического института РАН д.б.н. О.В. Ковалевым.

Согласно договору о научном сотрудничестве между ЗИН РАН, сбор партий жуков амброзиевого листоеда для доставки на Российский Дальний Восток проводился автором на опытных полях ЗИН РАН в Шпаковском районе Ставропольского края. Жуков собирали методом кошения в очагах амброзии, затем они помещались в бумажные мешки. Внутри мешков находилась гофрированная бумага, которая создавала дополнительную поверхность, благодаря чему жуки равномерно распределялись по всей площади. В каждый мешок помещали 30 - 35 тыс. жуков. Затем каждый мешок с живым материалом помещали в прочную картонную коробку и перевозили в багажном отделении самолета. Жуки хорошо переносили перелет и 5 - 10 суточное голодание.

Выпуск амброзиевого листоеда проводили крупными партиями, не менее 15 тыс. особей, по методике О.В. Ковалева и др. (1986, 1993). Первый выпуск фитофага был осуществлен 4-5 августа 1985 г. на нескольких сильно заросших амброзией участках Черниговского (с. Дмитриевка) и Спасского (с. Дубовское) районов Приморского края. Всего в 1985 г. было выпущено 280 тыс. особей. В 1986 г. дополнительно завезено 154 тыс. жуков листоеда. В связи с неблагоприятными условиями в зимне-весенний период 1987 г. в Ставропольском крае наблюдалось резкое снижение численности амброзиевого листоеда, поэтому в последующие годы завоз фитофага нами прекратился.

Экспериментальный участок в Спасском районе (совхоз Дубовской) представлял собой поле, окруженное с трех сторон лесом, что способствует задержанию снега и весенней влаги в почве. Первоначально это поле было засеяно многолетними травами: клевером и тимофеевкой. В результате интенсивного выпаса крупного рогатого скота и нарушения агрономических приемов возделывания многолетних трав произошло изменение растительного покрытия искусственного пастбища. На этом участке доминировала амброзия полыннолистная, встречались растения первой стадии сукцессии. Эта территория занимала площадь 4 га. Данный участок отвечал условиям, изложенным в методике О.В. Ковалева с соавторами (1986):

1. Обеспеченность кормовым растением.
2. В течение 10 лет были исключены любые агротехнические мероприятия после выпуска листоеда.
3. Место выпуска огорожено от выпаса домашних животных.
4. Участок находился в удалении на 2 км от населенного пункта.

Первый учет численности фитофага в природе проводили через 10 сут после выпуска, потом через 5 суток на протяжении всего периода наблюдений с 1985 по 1990 гг. Учетные площадки располагались на заложенных в центре участка двух крестообразных трансект. Число учетных площадок в точках выпуска не было постоянным и в течение сезона зависело от площади расселения листоеда. Площадь учетной площадки составляла 25x25 м (Ковалев и др., 1985). На каждой площадке подсчитывали количество имаго, яиц и личинок листоеда на растениях амброзии.

Для установления общей плодовитости самок отбирали 25 пар жуков, которых помещали в отдельные садки (стеклянные банки) и содержали в полевом инсектарии при естественном освещении. Осмотр садков осуществляли через сутки. При этом подсчитывали число отложенных



самками яиц и отмечали сроки линьки личинок. Температуру воздуха регистрировали с помощью суточного термографа. Личинок, вышедших из яиц, помещали в садки и воспитывали до имаго. В качестве корма для имаго и личинок использовали верхушечные листья амброзии.

Изучение распространения интродуцированных видов проводили методом экспедиционных обследований. В экспедиционных условиях одновременно проводились фенологические наблюдения, учеты численности, степени повреждения амброзии.

Потенциальных почвенных энтомофагов амброзиевого листоеда выявляли визуально в период учета численности фитофага и с помощью почвенных ловушек. Ловушки были установлены на опытном участке через каждые 5 м и открывались через 3 суток на 24 часа.

Для расчета сроков появления отдельных фаз развития амброзиевого листоеда и амброзиевой совки использовался метод суммы эффективных температур. С этой целью применялся также метод построения температурно-фенологической номограммы, разработанный А.С. Подольским (1967).

В наших исследованиях мы использовали фенетический анализ для оценки популяционной структуры *Z. suturalis* в новых для него условиях. Для определения различий использовали экспресс-метод (разработанный О.В. Ковалевым в 1989 г.) определения сдвига нормы реакции, основанный на фенетическом анализе меланинового рисунка шовных полос у щитка жуков (рисунок 27).

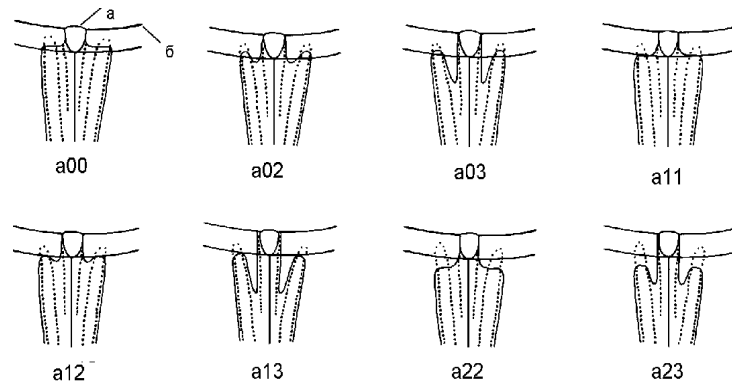


Рисунок 27 - Изменчивость фенетической нормы фенов рисунка шовных полос амброзиевого листоеда (по Ковалеву, 1989): а – щиток, б – граница первой зоны.

Физиологическое состояние жуков определяли путем вскрытия насекомых под бинокляром МБС-10, согласно методике, Е. Б. Виноградовой и Т. П. Богдановой (1989); при этом определяли физиологическое состояние самок (рисунок 28) и жировой запас у фитофага.

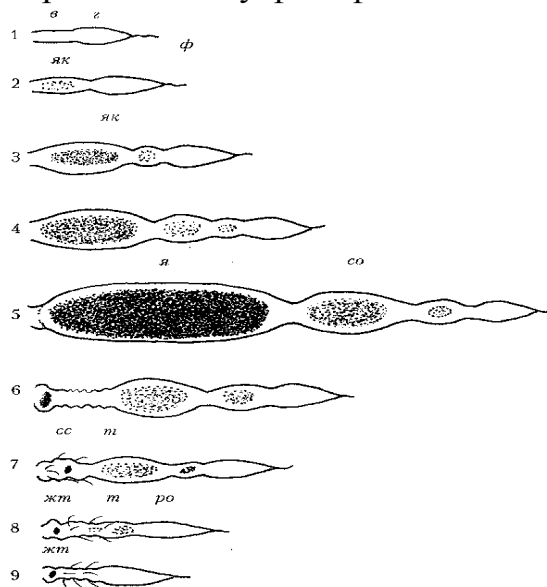


Рисунок 28 - Полусхематическое изображение изменений овариол в процессе полового созревания, яйцекладки и репродуктивной диапаузы амброзиевого листоеда (Виноградова и Богданова, 1989).

1 - 9 - состояние овариол. в - вителлярый, г - гермарий, жт. - желтое тело, со - созревающий ооцит, сс - складчатая структура ножки овариолы, т - обрывки трахей на поверхности вителлярия, ф - концевой филамент, я - яйцо, як - яйцевая камера.

Одним из важных вопросов при акклиматизации нового вида является изучение закономерностей динамики численности популяции. Для этого составили таблицу выживания вида. Материал для составления таблицы выживания *Z. suturalis* был получен в ходе маршрутных обследований мест выпуска фитофага. При обработке данных среднее число потомков, оставляемых одной особью ( $R_0$ ), вычисляли по формуле Ричардса Вэлофа (Richards, Waloff, 1954):

$$R_0 = \sum L_x m_x,$$

где  $L_x$  - часть когорты, доживающей до начала соответствующей возрастной стадии,  $m_x$  - число яиц, отложенных на каждой из стадий, в пересчете на особь, дожившую до начала стадии. Время генерации  $T_c$  (приблизительно) рассчитывалось как среднее время, истекшее с момента рождения одного из потомков, и, подобно всякой средней величине, равно сумме всех этих промежутков времени по всему потомству, деленной на общую его численность (Бигон, и др., 1989).

$$T_c = \sum x L_x m_x / \sum L_x m_x.$$

Удельная скорость естественного увеличения популяции (приближенно) вычислялась по формуле:

$$r = \ln R_0 / T_c$$

Известно, что *Z. suturalis* (F.) имеет постоянный рисунок надкрылий, который расценивается как слабо вариабельный. В процессе освоения новых условий существования выявлено, что по ряду параметров наблюдается его изменчивость (Медведев, 1989). Работа по изучению изменчивости рисунка надкрылий в Приморском крае проводилась по методике Л.Н. Медведева (1989) и О.В. Ковалева (1989б). Ежегодно с 1990 по 1993 г. отбирали более 100 экз. фитофагов на экспериментальном поле и определяли частоту фенотипов рисунка шовной меланиновой полосы. Одновременно собирали

статистические данные по длине тела. Промеры проводились на МБС-10 с помощью окуляра-микрометра. Анализ фенотипической изменчивости проведен по методике А.А. Животовского (1982). Среднее количество морф в популяции вычисляли по формуле:

$$M = (\sqrt{P_1 + P_2} + \sqrt{P_m})^2,$$

где P - морфы. Для вычисления статистической ошибки Sm использовали формулу:

$$S_m = \sqrt{M(m - M) / N},$$

где m - количество морф.

Наряду со средним числом морф определяли долю редких морф:

$$h = 1 - M / m.$$

С целью сравнения распределения фенотипов вне зависимости от того, распределены они нормально или нет, использовали критерий "Хи-квадрат"

С целью вычисления коэффициента агрегированности амброзиевого листоеда на участках выпуска (Ka) использовалась формула (Смуров, 1975):

$$K_a = 1 - \bar{m} / \tilde{m},$$

где  $\bar{m}$  – средняя плотность организмов на всей обследуемой площади,  $\tilde{m}$  – средняя плотность организмов в скоплениях  $= \bar{m} + \alpha / \bar{m} - 1$ , где  $\alpha$  - дисперсия распределения.

Сбор и определение насекомых проводились по общепринятым методикам (Приставка, 1979; Энтомологические и фитопатологические коллекции..., 1980). Определение насекомых проводилось специалистами БПИ ДВО РАН С.С. Стороженко, В.Н. Кузнецовым, Н.Ф. Пашенко, Г.Ш. Лафером и ЗИН РАН С.А. Белокобыльским, В.М. Гнездиловым, В.И. Кузнецовым. С.А. Белокобыльским (Braconidae) (ЗИН РАН), В.А. Рихтер (Tachinidae) (ЗИН РАН), А.И Халимовым (Ichneumonidae) (ЗИН РАН).

Аллелопатическая активность амброзии оценивалась методом биотестов на сое и овсе. В качестве критериев оценки использовались энергия прорастания, всхожесть, сила начального роста семян в соответствии с ГОСТом 12088-84. С этой целью в чашки Петри помещали стратифицированные плоды сорняка, которые чередовали в первом опыте с семенами овса и во втором - с соей. Перед закладкой опытов была проверена всхожесть семян, которая составила для сои 83 %, для овса 90 %. В каждую чашку помещали по 25 испытуемых семян, повторность опытов десятикратная. Температура в экспериментальном боксе, где проращивались семена, поддерживалась в пределах 26 °С. Наблюдения проводили каждый день, подсчитывая количество проросших семян. Длительность эксперимента – 6 суток.

С целью изучения фенологии амброзии полыннолистной и динамики роста аборигенных растений на участке, представляющем собой свежую залежь и старую залежь, были заложены трансекты. Каждая трансекта имела длину 10 м и состояла из 4 учетных площадок. На площадках учитывали общее проективное покрытие растений и высота растений в сообществе (Раменский, 1971). На пробных площадках наблюдения проводились каждые 10 дней в период с июля по октябрь 2005 - 2008 годы.

При статистическом анализе использовались характеристики количественной изменчивости: средняя арифметическая ( $\bar{x}$ ) дисперсия ( $s^2$ ), отклонение ( $s$ ), ошибка выборки ( $s_x$ ), коэффициент вариации ( $V$ ) и относительная ошибка выборочной средней ( $s_x\%$ ) (Орлов, 2006).

Для изучения влияния *Z.suturalis* на динамику численности очагов амброзии в 1989 г. экспериментальный участок в Спасском районе был разбит на квадраты 25х25 м с проективным покрытием амброзии более 20 %, куда был выпущен листоед. Контрольный участок был разбит аналогично опытному участку в удалении на 10 км с проективным покрытием амброзии

10 %. Выделить два участка с одинаковым проективным покрытием нам не удалось, что объясняется неравномерностью развития растительности во времени (Watt, 1947; Раменский, 1971). Геоботаническое картирование участков осуществлялось через каждые 30 суток по методике В. В. Суворовой и Н. Н. Вороновой (1979).

Изучение биоморфологии амброзии проводилось согласно методу В. Н. Голубева (1962). При этом на 30-и генеративных растениях измерялись основные биоморфологические параметры: число и длина генеративных и вегетативных побегов; число листьев; длина и ширина листа, соцветия. Для оценки семенной продуктивности в сентябре месяце подсчитывалось число плодов, определялись размеры плода и его вес.

При определении видов использовались «Определитель высших растений Башкирской АССР» (1988, 1989) и «Сорные растения флоры СССР» (Никитин, 1983).

В целях изучения процессов, становления структуры видового состава насекомых, проходящих в растительных сообществах произрастания амброзии, применялись общепринятые методы сбора насекомых и наблюдения, используемые в энтомологии.

Полученные нами познания механизмов физиологических и генетических процессов, а также эколого-генетические аспектов развития амброзиевой совки, легли в основу разработки технологии массового разведения *T.candefacta* путем создания искусственной питательной среды. Для этого были разработаны логические модели, основанные на оценке состояния культуры насекомых в условиях лабораторного разведения (Тыщенко, 1980).

На территории Краснодарского края работа начата в 2000 году с использованием вышеперечисленных методик.

Статистическая обработка полученных данных проведена по стандартным методикам статистического анализа в биометрии (Песенко, 1982; Доспехов, 1985; Лакин, 1990; Недорезов, 1997) с помощью программы Microsoft Excel 7.0, пакета программ STATISTICA 6.0 и SPSS 14.0.

### Глава 3 АУТЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АМБРОЗИИ ПОЛЫННОЛИСТНОЙ НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

Родиной амброзиевых считаются аридные районы юго-запада Северной Америки, пустыня Сонора на юго-западной части США, граничащая с Мексикой, где в настоящее время произрастают самые архаичные кустарниковые и полукустарниковые представители рода *Ambrosia* (Payne, 1966).

Вторжение *A.artemisiifolia* в новые регионы заставило пересмотреть вопрос об опасности адвентивных видов. Главная проблема этого сорняка заключается в производстве большого количества пыльцы, которая вызывает аллергию у большинства жителей. Одно растение амброзии может продуцировать от 4 миллионов до 10 миллиардов зерен пыльцы (Fumanal et al., 2007). Один грамм пыльцы амброзии содержит 30 - 35 миллионов зерен пыльцы. Маленький размер пыльцы позволяет ей перемещаться на сотни километров (Bagarozzi, Travis, 1998) (рисунок 29).



Рисунок 29 – Пыльца амброзии полыннолистной (Taramarcas et al., 2005)



Существуют пороговые уровни содержания количества пыльцы в воздухе на м<sup>3</sup>. Установлено три уровня, которые отражают появление признаков аллергии в зависимости от чувствительности человека. Первый уровень - 3 зерна/м<sup>3</sup> (Comtois, Gagnon, 1988), второй - 13 зерен/м<sup>3</sup> (Laaidi K, Laaidi, 1999), третий - 10 - 50 зерен/м<sup>3</sup> (Solomon, 1984).

Пыльца зарегистрирована на высоте 5 000 метров над уровнем моря и может разлетаться на 160 км от места производства (Járainé, 2003). Первые признаки аллергии на пыльцу амброзии описаны в США во второй половине XIX столетия (Déchamp, 1995). В настоящее время более 10 % американского населения (более 32 миллионов людей) чувствительны к амброзии (Gergen et al., 1987). В США *A.artemisiifolia* занимает третье место по вызываемым аллергическим заболеваниям. Первое место (27,5%) занимают клещи домашней пыли (*Dermatophagoides*), второе (26,2%) многолетняя рожь и третье место (26,1%) - амброзия (Arbes et al., 2005). За прошедшие 3 десятилетия увеличился особенно в промышленно развитых странах процент (35%) людей, страдающих аллергическим ринитом - пыльцевой интоксикацией амброзии (Burr et al., 2003). Это связано с эффектом глобального изменения климата и его воздействием на *A. artemisiifolia* (Rogers et al., 2006). Одним из факторов изменения климата является повышение атмосферного CO<sub>2</sub>. В результате повышения температуры увеличивается вегетационный период растений, в том числе и у амброзии, а увеличение CO<sub>2</sub> стимулирует производство пыльцы у *A.artemisiifolia* (Zizka, Caulfield, 2000) (рисунок 30). Оптимальная температура для максимального выход пыльцы - 22 - 28°C при осадках 6 мм/сутки (Stepalska et al., 2002).



Рисунок 30 - Цветущая амброзия полыннолистная (Thomas H. Kent, 2013)

Постепенно *A. artemisiifolia* стала одним из основных засорителей сельскохозяйственных культур. Химические и механические методы борьбы полностью ее не уничтожают. Особый ущерб она наносит посевам подсолнечника, кукурузы, сахарной свеклы, сои и др. (Kazinczi et al., 2008). Ежегодные потери урожая на подсолнечнике от амброзии, только в одной Венгрии составляют 130 млн. € (Ke'mives et al., 2006). Использование почвенных гербицидов на подсолнечнике против амброзии малоэффективно. В силу своих биологических особенностей, она может создавать непрерывный слой ковра и тем самым подавлять другие сорняки (рисунок 31)



Рисунок 31– Ковер амброзии (Краснодарский край Славянский район 2013 г.)

Амброзия имеет различные названия: например, в Англии - Common ragweed, в Германии - Beifussblättrige Ambrosie или Beifussblättriges Traubenkraut, во Франции la petite herbe a roux, в Венгрии - дикий гашиш, томатный сорняк, самое популярное название «сербская трава», связано с местом заражения ею (Csapody, Priszter, 1966).

Агрессивность амброзии связана с ее биологическими особенностями: она имеет широкую экологическую толерантность, и это помогает ей колонизировать различные природные ценозы (Fumanal et al., 2008a), за счет большой семенной продукции, она создает большие запасы семян - банки (Fumanal et al., 2008b); устойчивости ко многим гербицидам (Kazinczi et al., 2008a); у нее отмечается аллопатический эффект (Kazinczi et al., 2008b); отсутствие естественных врагов (MacKay, Kotanen, 2008); высокая генетическая изменчивость (Genton et al., 2005, Chun et al., 2010);

устойчивость к засухе; листья амброзии могут потерять 71 % водного содержания без необратимых повреждений (Almádi, 1976).

Амброзия может использоваться человеком как лекарственное растение. Местные жители в Канаде применяли ее как кровеостанавливающее средство (Vausor, 1937). Индейцы употребляли листья амброзии от укусов насекомых, отвар листьев использовали против кожных заболеваний, чай использовали от констипации (Bremness, 1998).

Семена амброзии служат важной дополнительной пищей для птиц (фазанов, перепелок, куропаток и др.). Они содержат высокий процент растительного масла, как и у сои, поэтому птицы охотно их поедают в зимний период (Baldwin, Handley, 1976). Овцы охотно поедают амброзию

### 3.1 Современное представление об ареале амброзии полыннолистной

Амброзия полыннолистная расселяется в основном благодаря активным человеческим действиям: передвижение сельскохозяйственных машин, почвой, семенами. Существует расселение семян по воде. Зарегистрированы даже птицы - разносчики семенной инфекции амброзии (Bassett, Crompton, 1975; Bohren et al., 2006, Lavoie et al., 2007).

Большинством исследователей признается, что в Европе амброзия была отмечена в 1863 году (Kovaieviж J., Groman E. 1964) (рисунок 32), куда она попала с семенами клевера (Chauvel et al., 2006), а возможно благодаря птицам (Brandes, Nitzsche, 2007). Активное проникновение амброзии в Европу началось в период Первой мировой войны, когда резко увеличился поток продовольственных продуктов и военного снаряжения из США. Вначале она появилась в долине Роны (Франция), затем в Северной Италии и окрестностях Карпат. В настоящее время амброзия распространена в Восточной и Центральной Европе. За последние двадцать лет она заполонила

всю Европу с юга до севера. Большие площади заняты ею во Франции, Италии, в южной части Польши и Германии. В Венгрии почти 80 % пахотной земли захвачено амброзией, и она доминирует на посевах сои и подсолнечника (Chauvel et al., 2006; Kazinczi et al., 2008).

Для определения происхождения амброзии во Франции, было отобрано пять полиморфных микросателлитных маркеров для сравнения генетического разнообразия *A.artemisiifolia* с северо-американскими популяциями. Результаты исследований показали высокое генетическое разнообразие во французских точках расселения сорняка. Тесты на распределение редких аллелей не указали на единство заражения ей. Частные аллели из различных географических точек Америки показали, что заражение произошло завезенными семенами из различных географических точек и в разное время (Genton et al., 2005a). Вероятно, и в другие страны Европы, и в Россию случайная интродукция произошла из различных географических точек.

В Китае амброзия полыннолистная была обнаружена в 1935 году, в настоящее время она заполонила основные сельскохозяйственные районы страны и встречается в 23 провинциях (Chen et al., 2007). Отмечена она в Японии, Индии на полях, засеянных соей совместно с *A.trifida* (Sugaya et al., 1997; Ballard et al., 1995).

В России амброзия была зарегистрирована в 1918 году. К 1930 году многочисленные очаги инвазии были обнаружены на Северном Кавказе (рисунок 32). С 1940 года ее выделили в ранг опасного и агрессивного сорняка (Reznik, 2009).



Рисунок 32 - Распространение *A. artemisiifolia*

В 1951 году амброзия была обнаружена в Новочеркасском районе Ростовской области (Безрученко, Чукарин, 1956). В РСФСР в 1962 г. амброзия полыннолистная захватила в Ставропольском крае 25 районов, 212 хозяйств, 230 232 га; в Ростовской области - 14 районов, 53 хозяйства, 2208 га; в Краснодарском крае - 56 районов, 801 хозяйство, 392 994 га (Клюшкин и др., 1962).

Ее появление на Украине, Северном Кавказе, в Закавказье, Азербайджане и Казахстане относится к 20 - 30 годам XX в. (Васильев, 1959; Дмитриева, 1966; Поляков, 1967; Марьюшкина, 1986).

На территории современной России амброзия полыннолистная отмечена на Дальнем Востоке, в областях Средней России и Центрального Черноземья, на Южном Урале, в Оренбургской области, на юге Западной Сибири, в Алтайском крае. Основная площадь, занятая амброзией, приходится на территорию Северного Кавказа, Ростовской и Волгоградской областей, Калмыкии. В равнинных и горных частях Ставрополя амброзия полыннолистная заполонила естественные сообщества зоны дерновинно-злаковых и луговых степей с черноземными почвами, в горных системах поднимается на высоту до 1000 (1200) м над уровнем моря (Дзыбов, 1989).

Локальные очаги амброзии находятся в Курской, Белгородской, Воронежской, Астраханской, Саратовской областях, в Дагестане, Башкортостане и в Хабаровском крае. По железным дорогам разносится семенами вплоть до северных областей России; в 1987 г. найдена в Коми (Лавренко, Кустышева, 1990, Есипенко 1991), в 1991 г. - в Карелии (Кравченко, 1997), в 1993 г. - в Мурманской области (Нотов, Соколов, 1994). Продвижение амброзии полыннолистной на север лимитируют длина дня и температурный режим в период вегетации, и ведет она себя в этих районах как эфемерофит, не образует жизнеспособных семян и не закрепляется в фитоценозах (Димитриев и др., 1994). Другой изолированный центр расселения этого вида находится на в Приморском кра, где амброзия полыннолистная обнаружена в 1959 г. (Есипенко 1991; Москаленко, 2001).

### 3.2 Систематическое положение и морфология

*Ambrosia artemisiifolia* L. относится к семейству Asteraceae Dumortier 1822, подсемейству Asteroidea, трибе *Heliantheae* Cass., подтрибе Ambrosiinae O.Hoffm., роду *Ambrosia* (Тахтаджян, 1987). Однако ряд исследователей (Payne et al., 1962, 1964, 1970, 1976; Mabry, 1970; Nigo et al., 1971; Ковалев, 1995) род *Ambrosia* L. выделяют в самостоятельную трибу Ambrosieae (Rydberg, 1922), ссылаясь на своеобразный модифицированный тип соцветий, строение пыльцевых зерен и биохимические особенности, отличающие их от других представителей семейства.

Описано более 40 видов амброзий, которые по своему происхождению связаны только с американским континентом (Ковалев, 1989а). *A. artemisiifolia* является эндемиком Северной Америки. Ее пыльца была обнаружена в Канаде, где она произрастала более 60000 лет назад, в межледниковый период (Bassett, Teresmae, 1962).

Payne (1970) выделил 11 разновидностей, варианты и синонимы *A. artemisiifolia*. Самое распространенное - *A. elatior*. Им описаны три формы. *A. artemisiifolia* var. *artemisiifolia*, *A. artemisiifolia* var. *paniculata* и *A. artemisiifolia* var. *elatior*. В России в основном встречается *A. artemisiifolia* var. *elatior*. можно различить по мужским цветкам, которые имеют форму конуса. У *A. artemisiifolia* var. *elatior* – мужская цветочная головка в диаметре 3 мм с короткой цветочной осью. Мужские цветочные головки, имеющие форму пластинки, 4 - 5 мм в диаметре, с длинной цветочной осью в 2 - 3 раза более длиннее головки, - *A. artemisiifolia* var. *artemisiifolia*.

В страны СНГ занесено 5 видов амброзии, все они карантинные сорняки. Наиболее широко распространена амброзия полыннолистная (Никитин, 1983). Как сорняк *A. artemisiifolia* была отмечена в США в 1838 (Wagner, Beals, 1958), в Канаде - в 1860 (Bassett, Crompton, 1975).

Многочисленные виды *Ambrosia* найдены в России и Европе. Например, *A. confertiflora* - один из самых вредоносных сорняков, угрожающих сельскому хозяйству в Израиле (Yaacoby 2007). Некоторые из них, такие как *A. bidentata*, *A. camphorata*, *A. cordifolia*, *A. coronifolia*, *A. cumanensis*, рассматривают как неопасные сорняки во многих странах. Такие виды, как *A. aspera*, *A. carduacea*, *A. velutina*, очень похожи друг на друга, и их трудно отличить, эти таксономические проблемы не рассматриваются в рамках данной работы.

*A. maritima* (рисунок 33) - травянистый многолетник с приятным запахом. Корень стержневой, деревянистый. Растение образует в пазухах листьев укороченные побеги, заканчивающиеся розеткой листьев, которые многочисленные и прямые, в основании нередко деревенеющие репродуктивные побеги высотой 15 - 40 (60) см.





Рисунок 33- *A. maritima* (Thomas H. Kent, 2013)

Густое войлочное опушение, частично исчезающее к концу вегетации, придает стеблям беловатую или сероватую окраску. Стебли ветвятся от середины или несколько выше, веточки направлены косо вверх, поэтому корзинка обычно сжатая. Листья вегетативных побегов и нижние стеблевые листья на репродуктивных побегах черешковые, длиной 1,5 - 2,5 см, дважды- или почти трижды-перисто-рассечённые. Конечные их дольки линейно-нитевидные, почти волосовидные, длиной 3 - 7 мм. Цветки в густых метелках, обоеполые, по 6 - 8 в многочисленных, удлинённо-яйцевидных, направленных вверх корзинках, длиной до 3,5 мм и шириной около 2 мм. Плоды - желтовато-серые семянки длиной до 1 мм (Москаленко, 2001). Зацветает в конце августа — начале сентября, массовое цветение - в сентябре

- октябре; семена созревают в конце октября - начале ноября (Буч и др., 1981).

*A. trifida* (рисунок 34) поздняя однолетнее растение. На родине, в Северной Америке, считается ранним яровым сорняком. Стебель (до 3 м) мощный, грубошероховатый, прямой, бороздчатый, к концу вегетации одревесневает. Ветвление начинается с первого междоузлия. Листья трех-, пятираздельные, верхние иногда цельные. Мужские цветки располагаются в колосовидных соцветиях, женские - в пазухах листьев, в основании мужских соцветий. Хорошо отрастает после скашивания. Семена сохраняют всхожесть в почве 7 - 8 лет.



Рисунок 34 - *Ambrosia trifida*  
(Приморский край, Уссурийский район, 1987)

Цветет амброзия, начиная со второй половины августа. Плод (длина 8 - 13 мм, ширина 3 - 5 - 6 мм, масса 1000 семян 10 - 15 г) - семянка, обратнойцевидная, деревянистая, с хорошо развитыми шипиками. Плоды в 2—2,5 раза крупнее, чем у амброзии полыннолистной. Она распространена в Европейской части России. В Приморье найдены единичные экземпляры в хозяйствах Уссурийского и Михайловского районов (Буч и др., 1981). Нами несколько экземпляров *A.trifida* найдено вблизи железной дороги в окрестностях г. Уссурийска.

*A. coronopifolia* - амброзия голометельчатая (рисунок 35), корневая система хорошо развита. Она состоит из стержневого главного корня и многочисленных корневых отростков, дающих начало новым надземным побегам. Стебли 30—105 см высотой, ветвящиеся или не ветвящиеся, сильно опушенные жесткими, короткими волосками. Листорасположение обычно снизу супротивное, а сверху очередное. Листья 5—12 см длиной, зеленые или серо-зеленые, почти сидячие или на коротких крылатых черешках, перистые или перисто-лопастные (редко цельные).



Рисунок 35 - *Ambrosia coronopifolia*  
(Thomas H. Kent, 2013)

Край листа цельный или редко зазубренный. Растение однодомное. Цветки на одном растении содержат либо мужские, либо женские цветы. Мужские корзинки диаметром 2—5 мм, на ножке или почти сидячие, содержат по 5—25 (40) цветков. Они собраны в колосовидное соцветие. Кисть соцветия плотная, 7—15 см длиной, содержит 50—100 корзинок. Венчик цветка пятираздельный, желтый.

Женские корзинки одноцветковые, сидячие, немногочисленные. Они расположены либо у основания мужских соцветий, либо в пазухах верхних листьев. Венчика нет, зато есть обертка, которая сохраняется на плоде. Плод амброзии - семянка в обертке. Окраска зеленовато-коричневая, серая или темно-серая. Семянка обратнойцевидная, 3 мм длиной и 2 мм шириной, с коротким тупым клювом приблизительно 0,6 мм длиной. Обертка семянки деревянистая с шипами (выростами). Хохолка нет. Масса 1000 плодов составляет 3,0—3,5 г. Растение размножается семенами и вегетативно (корневыми отпрысками). Вегетирует с мая. Цветет с июля. Семена созревают в сентябре-октябре. Распространена в Европейской части России.

*Ambrosia artemisiifolia* L. - вариабельный вид, до 60-х г. *A. artemisiifolia* L. и *A. psilostachya* D.C. европейские ботаники использовали как синонимы (Zodda, Giuseppe, 1960). *Ambrosia artemisiifolia* L. (= *A. maritima* L. Spp. Pl. 1753, 2, 988; *A. senegalensis* D.C. Prognosis Syst, nat, 1936, part 5; 525-syn. nov.) *A. psilostachya* D.C., *A. trifida* L.

Исследования О.В. Ковалевым (1971а) образцов амброзии показали, что *A. maritima* L. и *A. senegalensis* D.C. - лишь экологические формы *A. artemisiifolia*. Амброзия полыннолистная морфологически очень изменчива, и в гербариях Линнея под названием *A. maritima* L. обнаруживались экземпляры *A. psilostachya* D.C. и даже гибриды *A. artemisiifolia* L. \* *A. psilostachya* D.C.

Описанная в 1836 г. А. Декандром многолетняя амброзия как *A. psilostachya*, сведена в синоним к *A. maritima* L. (= *A. psilostachya*), *Ambrosia artemisiifolia* L. выделена в отдельный вид (Ковалев, 1989а).

Амброзия полыннолистная – однолетнее (рисунок 36), короткодневное растение. Фенологическое развитие растения зависит от температуры и фотопериода. Весной и в начале лета она растет медленно. С увеличением продолжительности дня до 14 ч и с повышением дневных температур сорняк начинает интенсивно расти, вплоть до фазы плодоношения к концу лета (Baskin J. M., Baskin C. C. 1977a; Deen et al., 1998).

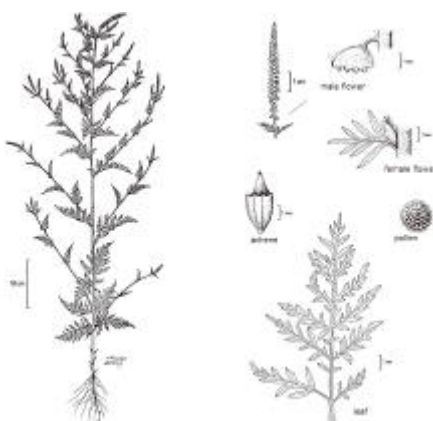


Рисунок 36 - Амброзия полыннолистная (Jens Christian Schou)

Все растение сильно опушено, что делает его схожим с полынью, отчего оно получило видовое название - полыннолистная. Стебель прямой, ветвящийся, бороздчатый, в Европе достигает высоты до 250 см (Марьюшкина, 1986). На территории Приморского края её высота достигает 160 см. Листья черешковые, супротивные, перистые, снизу сероопушенные. Корень стержневой, веретеновидный, с мощным разветвлением, проникает на глубину до 4 м (Марьюшкина, 1986). Корзинки однополые; мужские цветки полушаровидные, 2,5 - 4 мм шириной, собраны в верхушечные кистевидные или колосовидные общие соцветия; женские цветки одиночные

или по 2 - 5 в клубочках, расположены в основании ветвей или в пазухах верхних листьев.

Семянки яйцевидные или обратносерцевидные, заключены внутри сросшейся обертки, на верхушке с коротким конусовидным острием по окружности, с 4 - 6 (8) короткими шиповидными выростами на верхушке и коротким клювиком (рисунок 37).

Продуктивность одного растения достигает 3 тыс. семян. Зрелые семянки в обвёртке обратно - яйцевидные, широкоовальные, в поперечном разрезе почти правильно округлые. Вершина заканчивается конусовидным столбиком длиной около 1 мм или немного более. От наиболее широкой части плода отходят вверх 5 - 7 конических, слабо сдавленных зубчиков.



Рисунок 37 - Семена амброзии и подсолнечника (Agroscope ACW)

Основание заканчивается небольшим выступом. Поверхность семянки в обвёртке складчато-морщинистая, матовая. Окраска серовато-тёмно-зелёная, зеленовато-бурая; иногда по общему фону тёмные пятна. Длина в обвёртке 2,5 - 3,25 мм, ширина и толщина 1 - 1,75 мм. Вес 1000 семянок в обвёртке около 2,5 г. В 1 кг до 400 000 семянок в обвёртке. Свободные

семянки (без обвёртки) яйцевидные, орешкообразные, вершина оканчивается заострённым столбиком. Околоплодник очень плотный. Поверхность тонкоморщинистая, слабоблестящая или матовая. Окраска зеленовато-серая, тёмно-зелёная, зеленовато-бурая. Длина 1,5 - 2,25 мм, ширина и толщина 0,75 - 1,75 мм. Масса 1000 семян 1,5 - 2 г. В 1кг до 550 000 семян (Доброхотов, 1961). Семена амброзии в силу своего морфологического строения, казалось бы, не приспособлены к активному распространению, что является необходимым условием в семенном размножении при осваивании новых территорий. В то же время они распространяются с почвой, прилипшей к транспортным средствам. Благодаря плавучести легко переносятся талыми и дождевыми водами.

Жизнеспособность семян может сохраняться до 7 лет (Марьюшкина, 1986). По другим данным (Darlington, 1922), семена амброзии полыннолистной в почве сохраняют свою жизнеспособность около 40 лет. В других источниках приводятся сведения, что семена могут находиться в почве в течение многих десятилетий (Toole, Brown, 1946; Bazzaz 1968; Livingston, Alessio 1968; Baskin J.M., Baskin C.C., 1977b; Rothrock et al., 1993). Семена амброзии полыннолистной очень изменчивы. Они различаются не только размерами, массой и формой, но и другими признаками. Т. П. Голова (1973) исследовала эффект гетерокарпии у амброзии полыннолистной и выделила шесть форм семян этого растения. Семена прорастают из глубины 1 - 4 см. Всходы появляются при среднесуточной температуре воздуха 8 - 10<sup>0</sup>С.

В России амброзия полыннолистная обычно произрастает на территории между 30 и 45<sup>0</sup> с.ш., хотя возможно её распространение до 55<sup>0</sup> с.ш. В широтах от 50 до 55<sup>0</sup> она может развиваться спорадически, имея обильную вегетативную массу, и цвести, давая огромное количество пыльцы, но не образуя семян (Сафра, 1962).

В Краснодарском крае амброзия полыннолистная появилась в 1940 г. и была обнаружена в 18 районах (Ковалев, 1989). В 1963 году площадь засорения амброзией составила уже 369 тыс. га, в 1974 – 962 тыс. га (Никитин, 1983).

Анализ архивных материалов, предоставленных Пограничной государственной инспекцией по карантину растений МСХ России по Краснодарскому краю, позволил нам проследить динамику распространения амброзии в Краснодарском крае. В 1979 году амброзия полыннолистная обнаружена во всех городах и районах края, площадь заражения - 962125 га. в 1981 г. отмечена на 205000 га из обследованных 3963000 га, в 1982 г. - на 425000 га; в 2000 г. - на 4321618 га.

Таким образом, в настоящее время амброзия полыннолистная широко распространена по всей территории края до высоты 1500 м над уровнем моря.

### 3.3 Биологические особенности и распространение амброзии на Российском Дальнем Востоке

Приморской пограничной государственной инспекцией по карантину растений первые очаги сорняка были выявлены в Спасском р-не Приморского края в 1963 г. (рисунок 38). В работах В.Н. Ворошилова (1966), В.А. Недолужко (1984), Т.И. Нечаевой (1984) это растение было охарактеризовано как заносное, распространяющееся в Приморье.

Основные площади, занятые ею, находятся в центральной части Приморья: Ханкайский, Хорольский, Черниговский и Спасский районы (данные Приморской карантинной инспекции) (рисунок 38).

В Хасанском, Шкотовском и Партизанском районах Приморского края, растения встречаются в основном вдоль дорог или локальными участками. В 1986 г. сорняк обнаружен в районе Второй речки г. Владивостока. В



настоящее время амброзия распространилась во многих местах и районах города. Увеличение площадей, занятых *A. artemisiifolia* в Партизанском районе в 1992 г., связано с сильными наводнениями, в период которых в долине р. Партизанской был практически полностью смыт поверхностный слой почвы (Есипенко, 1991, 1996).



Рисунок 38 - Распространение *A. artemisiifolia* на территории Российского Дальнего Востока

1 - район обнаружения амброзии в растительном покрове; 2 - наиболее засоренные территории; 3 - площади с локальным распространением

В Приморском крае в 1980 году амброзия полыннолистная зарегистрирована в 102 населенных пунктах. Амброзия полыннолистная в 1981 г. отмечена на 2050000 га из обследованных 3963000 га, в 1982 г. - на 425000 га из обследованных 4225000 га, в 1983 г. - на 2253000 га из 4525000 га, в 1984 г. учеты не проводились, в 1985 г. - на 3732000 из 3732000 обследованных га, в 1987 г. - на всей обследованной территории в 4524000 га, в 1988 г. - на всех обследованных 3188000 га, в 1989 г. - на 6018100 га, в 1990 г. - на 2407530 га, в 1991 г. - на 2170300 га, в 1992 г. - на 2316000, в 1994 г. - на 2164479 га, в 1995 г. - в 39 районах на 1753000 га, в 1996 г. - на

4621396 га, в 1997 г. - на 4621396 га, в 1998 г. - на 4618832 га, в 1999 г. - на 5467000, в 2000 г. - на 4321618 га. Таким образом, в настоящее время амброзия полыннолистная широко распространена по всей территории края. *Ambrosia artemisiifolia* L. обычно рассматривается как адвентивный сорняк, завезенный из Америки в Европу в XVIII веке, а на Дальний Восток России - в середине XX в. Проведенное нами палинологическое изучение культурных слоев неолита, бронзового, железного веков и раннего Средневековья на юге Приморского края, выявило пыльцу амброзии в этих слоях (Верховская, Есипенко, 1993). Значительное ее участие в спорово-пыльцевых спектрах позволяет предположить, что амброзия произрастала в Приморском крае по крайней мере уже 3 тыс. лет назад.

### 3.3.1 Палинологические сведения о распространении амброзии на Российском Дальнем Востоке

Наши находки фитофагов и специализированных патогенов амброзии направили усилия на проведение пыльцевого анализа в голоценовых отложениях. Пыльца амброзии легко диагностируется, так как существенно отличается от пыльцы не только представителей других триб сложноцветных, но и близких родов *Ambrosiinae*, таких как *Franseria*, *Iva*, *Xanthium* (Bassett, Terasmae, 1962; Skvarla, Larson, 1965).

Среди отложений, относительно достоверно датированных (без применения радиоуглеродного анализа), можно назвать лишь культурные слои древних поселений. Именно этот материал был использован нами в работе. Изученный разрез расположен в пределах Приханкайской равнины близ пос. Новоселище, на склоне пологого холма, поросшего дубовым лесом с примесью березы и редких экземпляров могильной сосны. Здесь археологическим раскопом были вскрыты два культурных слоя. Нижний

отнесен Н. А. Ключевым, руководившим раскопками, к периоду финального неолита (первая половина второго тысячелетия до н. э.), верхний - к эпохе ранней бронзы (вторая половина второго тысячелетия до н. э.). В этот период климатические условия стали значительно теплее современных. Трансгрессия моря привела к возникновению типичных лагун, занимавших большие части нынешних аккумулятивных равнин побережья. В дубовых лесах, покрывавших прибрежные низкогорья, намного возросло участие термофильного граба. Низменные участки были заняты осоковыми и разнотравными лугами (Микишин и др., 2006).

Слои сложены слабо гумусированным элювиально-делювиальным материалом, представляющим собой продукт разрушения гранитов до состояния гравийной, песчаной и даже алевритовой фракций. Общая мощность вскрытых отложений, включая 10 см почвы, составляет 0,9 м. Верхняя граница слоев, содержащих артефакты, проходит на глубине 0,3 м, граница между разновозрастными слоями - на глубине 0,55 м. Примечательно, что она была установлена и по археологическому материалу, и методом спорово-пыльцевого анализа независимо.

Спорово-пыльцевые спектры нижнего слоя (рисунок 39) характеризуются преобладанием пыльцы трав (64,0 - 84,7 %) над пыльцой древесно-кустарниковых растений (13,9 - 34,2) и спорами (1,4 - 3,4 %). В группе пыльцы трав доминирует род *Ambrosia* (47,1 - 55,5 %). Сопоставление этой ископаемой пыльцы с эталонными препаратами современных *A. trifida* L., *A. arternisiifolia* L., *A. dumosa* (A. Grey) Payne, *A. ilicifolia* L. позволило установить ее морфологическое сходство с пыльцой *A. arternisiifolia*. Второе место занимает пыльца полыни (*Artemisia* spp. - 32,8 - 42,7 %), часто встречается пыльца маревых (*Chenopodiaceae* - 1,3 - 3,7), злаков (*Poaceae* - 0,4 - 3,3 %), часть которой принадлежит культурным растениям. Единичными пыльцевыми зернами представлены горец (*Polygonum* sect. *Persicaria*),



Рисунок 39 - Споро-пыльцевая диаграмма разрезов культурных слоев вскрытых вблизи пос. Новоселище (Приморский край)

1 - почвенно-растительный слой; 2 – алеврит; 3 – песок; 4 – щебень; 5 –общий состав споро-пыльцевого спектра: а - пыльца деревьев, б – споры, в -пыльца трав, б - единичные пыльцевые зерна, культурные слои, 7 -финальный неолит, 8 - ранний бронзовый век, 9 - раннее Средневековье.

В верхнем слое почвенного горизонта характер пыльцевых спектров несколько меняется (рисунок 39). Здесь более резко выражено доминирование пыльцы трав (84,7 – 87,5 %). Пыльца деревьев и кустарников составляет 11,1 – 14,2, споры – 1,0 – 1,4 %.

В группе трав по-прежнему доминируют пыльца амброзии (41,7 – 52,0) и пыльца полыни (34,8 – 47,6 %), но таксономический состав разнообразнее. Помимо названных выше растений, здесь единичными пыльцевыми зернами представлены осоки (Cyperaceae), лютик (*Ranunculus* spp.), валериана (*Valeriana* spp.), дурнишник (*Xanthium* spp.), чаще, чем в нижележащих отложениях, встречается пыльца культурных злаков (Cerealia). Более существенные изменения произошли в группе пыльцы деревьев и кустарников. Доминирующее положение сохраняется за пылью березы (51,7 - 80,4 %), а в качестве субдоминантов вместо *Corylus* spp. (4,1- 5,6) выступает *Pinus* spp. (9,3 - 20,2 %), в основном *P. koraiensis*, в меньшей степени - *P. cf. densiflora* Kom. Существенно возрастает частота встречаемости пыльцы дуба (4,1 - 7,9 %), липы, появляются зерна ольхи. Состав спор не меняется.

Последние 150 лет в условиях потепления климата происходит подъем уровня Японского моря до современного положения и его дальнейшее неуклонное повышение, вызвавшее размыв аккумулятивных берегов. На побережье развиваются дубовые редколесья, кустарниковые заросли, разнотравно-злаковые луга (Микишин и др., 2006).

В современных спорово-пыльцевых спектрах отложений рассматриваемого района Приханкайской равнины, выделенных из аллювиальных, озерных, болотных отложений и почв, доминирует пыльца деревьев и кустарников или трав. Пыльца деревьев принадлежит в основном сосне корейской и могильной, в меньшей степени - березе и дубу.

Постоянно присутствуют пыльцевые зерна ели, пихты, лещины, граба, маньчжурского ореха, липы, ольхи, ильма, ясеня, клена, сирени, бархата, ивы, аралиевых. В группе травянистых обильна пыльца полыни, маревых, реже - осок и злаков. Спор мало, представлены они главным образом *Polypodiaceae* и *Bryales* (Алешинская, Шумова, 1978).

В изученных нами современных почвенных пробах, отобранных близ места раскопа в березово-дубовом лесу, содержатся спектры, в которых количество пыльцы деревьев (50,1 – 51,6 %) несколько выше, чем пыльцы трав (39,1 - 46,5 %). В первой группе обильны пыльцевые зерна древовидных форм *Betula* spp. (31,2 - 47,9 %) и *Quercus* spp. (28,4 – 36,3), меньше встречено *Pinus koraiensis* и *P. cf. densiflora* (9,0 – 14,1), *Corylus* spp. (3,7 – 9,0 %), единичными зернами представлены *Picea* spp., *Abies* spp., *Salix* spp., *Alnus* spp., *Ulmus* spp., *Tilia* spp., *Juglans* spp., *Fraxinus* spp., *Viburnum* spp., *Vitis* spp. В группе пыльцы трав, исключительно богатой в таксономическом отношении, доминирует *Artemisia* spp. (42,4 – 45,1 %), в небольшом количестве присутствуют *Ambrosia cf. artemisiifolia* (11,1 – 18,0), *Fabaceae* (до 7,4), *Cyperaceae* (3,7-6,9), *Poaceae* (4,2 – 5,6), *Chenopodiaceae* (3,5 – 4,6 %). Споры принадлежат папоротникам, зеленым мхам, плаунам.

В настоящее время на Приханкайской равнине огромные пространства заняты агроценозами, местами еще сохранились лугово-степные и степные сообщества, низинные участки покрыты болотами и лугами, а на долю лесов приходится не более 15—20 % площади (Куренцова, 1962). На обрамляющих равнину горах произрастают широколиственные (в основном дубовые) и

хвойно-широколиственные леса, которые благодаря высокой пыльцевой продуктивности и хорошей летучести пыльцы основных лесобразующих пород находят отражение в современных спорово-пыльцевых спектрах с равнины.

Сравнение описанных ископаемых пыльцевых спектров с современными позволяет говорить о существовании на Приханкайской равнине в период накопления изученных культурных слоев лесостепной растительности с существенно иным составом лесобразующих пород, среди которых наиболее распространенной была береза. Изменения пыльцевых спектров снизу-вверх по почвенному разрезу, вероятно, отражают некоторые перестройки растительных сообществ, связанных с незначительным увлажнением, а возможно, и с потеплением климата. Об этом свидетельствуют появление в составе окружающей растительности осоки, ольхи, приближение границ ареала корейской сосны, замещение широколиственными породами. С последним, очевидно, связано некоторое общее снижение количества пыльцы деревьев в спектрах: как известно, пыльцевая продуктивность и летучесть пыльцы у березы гораздо выше, чем у дуба и липы (Мальгина, 1950; Федорова, 1950, 1952, 1959; Махова, 1971).

Был изучен также культурный слой раннего железного века, отнесенный Ю. Е. Вострецовым (1986) к кроуновской культуре (первая половина первого тысячелетия до н.э.). Кроуновское поселение располагалось на Приханкайской равнине близ с.Новокачалинское. Этот период характерен развитым земледелием и скотоводством в долинах, охотой в горах и сохранением целостного биологического разнообразия с уникальной экосистемой хвойно-широколиственного леса с нижним ярусом древостоя из тиса и граба с клёном ложнозибольдовым (*Acer pseudosieboldianum*) (Урусов, Чипизубова, 2009).

Спорово-пыльцевые спектры этого слоя, в целом очень сходные с вышеописанными спектрами из отложений финального неолита, содержат в группе пыльцы трав в качестве доминантов *Artemisia* spp. и Cichorioideae, на долю *Ambrosia* cf. *artemisiifolia* приходится не более 10 %.

В непосредственной близости от раскопа, где были вскрыты культурные слои периода неолита и бронзы, археологи обнаружили следы поселения, отнесенного В. Е. Ермаковым (1987) к мохэской культуре (раннее Средневековье). В спорово-пыльцевых спектрах этого слоя количество пыльцы деревьев и кустарников в основном несколько превышает содержание пыльцы трав и спор (рисунок 39). В первой группе обильны *Belula* spp. (49,4 – 65,9 %) и *Corylus* spp. (30,7 – 48,0 %), в небольшом количестве присутствует *Quercus* spp. (2,0 - 3,9 %), редкими зернами представлены *Alnus* spp., *Ulmus* spp., *Pinus koraiensis* и *Picea sect. Omorica*. Среди пыльцы трав господствует *Artemisia* spp. (64,6 - 93,5 %), часто встречается *Thalictrum* spp. (до 11 %), отмечены единичные зерна *Ambrosia* cf. *artemisiifolia* и представителей семейств Сурегасеае, Роасеае, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Cannabaceae, Rosaceae, Fabaceae, Onagraceae, Lamiaceae, Brassicaceae, Geraniaceae, Asteraceae. Споры принадлежат в основном папоротникам.

Судя по соотношению в спектрах пыльцы древесно-кустарниковых и травянистых растений, открытые пространства, занятые травяными (скорее всего, степными) сообществами, были распространены в эпоху раннего Средневековья гораздо меньше, чем в предыдущие периоды. Следует подчеркнуть, что роль древесно-кустарниковой группы в данных спектрах по сравнению со спектрами более древних отложений возросла не только за счет увеличения содержания пыльцы *Corylus* sp., обилие которой может быть связано с локальными пирогенными или антропогенными сукцессиями (Зеликсон, 1977).



Таким образом, несмотря на некоторые различия состава спорово-пыльцевых спектров, выше охарактеризованных разновозрастных культурных слоев, общим для них является присутствие пыльцы амброзии, которая произрастала, очевидно, на Приханкайской равнине уже в неолите, то есть более 3 тыс. лет назад.

*A. artemisiifolia* L. считается типичным рудеральным растением. Его расселение принято связывать с хозяйственной деятельностью человека, нарушающего почвенный покров. Действительно, этот вид в течение XIX - XX вв. завоевал огромные пространства и продолжает осваивать территории в Центральной и Южной Америке, Евразии, Африке и Австралии (Ковалев, 1989). Активность распространения сорняка наблюдается в последние 20 - 30 лет. Так, на Украине амброзия с 1972 по 1982 г. заняла такую же площадь, как за предыдущие 60 лет с момента ее обнаружения в этом регионе (Марьюшкина, 1986). Необходимо отметить, что время выявления редких растений во многом связано со степенью ботанической изученности территории на данный момент. Нельзя исключать и то, что в Европе амброзия и некоторые другие родственные ей растения появились гораздо раньше, чем это принято считать.

В Приморье во время раскопок в неолитическом культурном слое стоянки Мустанг, расположенной в Черниговском р-не на Приханкайской равнине, были обнаружены семена *Cyclachaena xanthifolia* (Nutt.) Fresen. (определения В. Д. Швыдкой) - растения, которое считается завезенным одновременно с амброзией. Полученные нами результаты палеопалинологического анализа, приведенные выше, свидетельствуют о том, что амброзия является палеоинвазионным видом и произрастала на юге Дальнего Востока издавна, но, вероятно, долгое время лишь в виде очень небольших очагов. По имеющимся данным, с 1963 по 1985 г. занятая ею площадь увеличилась с 11 до 107 тыс. га, то есть почти в 10 раз. Вряд ли

такой характер распространения можно однозначно связать с активизацией деятельности человека, поскольку вовлечения в ее сферу новых площадей в достаточно густонаселенных районах в последние десятилетия практически не происходило. К тому же именно в эти годы началась усиленная борьба с карантинными сорняками. Антропогенным вмешательством также трудно объяснить распространение амброзии в прошлые исторические периоды. Очевидно, что вокруг мохэского поселения, площадей с нарушенным людьми и скотом почвенным покровом было ничуть не меньше, чем во время проживания здесь человека из эпохи неолита или бронзового века, особенно если учесть развивающееся земледелие, связанное с расчисткой полей, в том числе с помощью палов, что сопровождало локальные экологические катастрофы (рисунок 40). Однако, как показано выше, именно в культурных слоях эпох неолита и бронзы пыльца амброзии очень обильна.

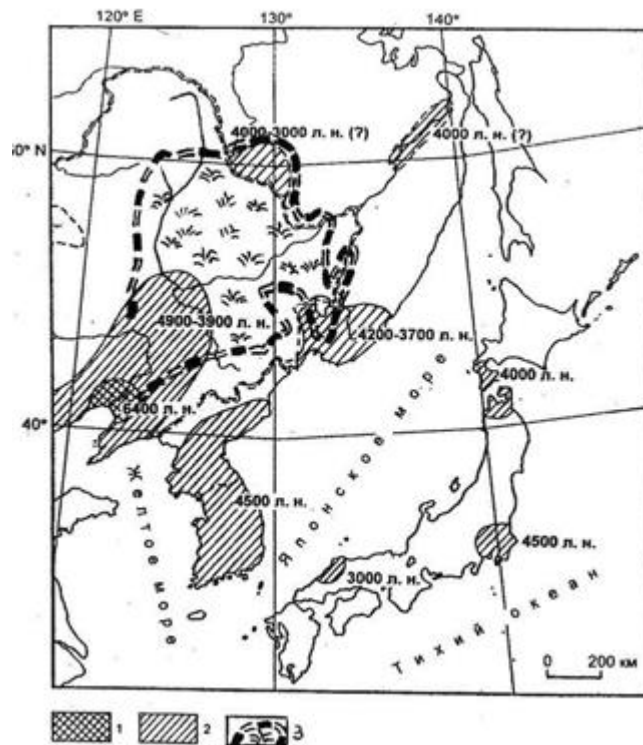


Рисунок 40 - Распространение земледелия на основе проса в неолите Северо-Восточной Азии. 1 – ранний неолит; 2 – поздний неолит

(Кузьмин, 2005); 3 – лесостепь между содистой степью на западе и маньчжурскими лесами на востоке и юге (Урусов, Чипизубова, 2009)

Подобная ситуация отмечается и в голоценовых разрезах Канады (Bassett, Terasmae, 1962). Если на юге озера Онтарио и в районе Северного Залива содержание пыльцы амброзии в ископаемых спектрах гораздо меньше, чем в современных, то на территории Кочрейн максимальное содержание *A. artemisiifolia* фиксируется около 6 тыс. лет назад. На равнине, прилегающей к заливу Джеймс, участие пыльцы этого растения в составе спектров наиболее заметно в период от 6 до 4 тыс. лет назад, а самые молодые и современные слои вовсе ее не содержат (Basset, Terasmae, 1962). Анализ ископаемых спектров позволил заметить еще одну интересную закономерность. Устойчивое доминирование пыльцы амброзии отмечается в слоях, формировавшихся на протяжении очень длительного времени, исчисляемого десятками и сотнями лет, что свидетельствует о ее продолжительном заметном участии в растительных сообществах. Современная же амброзия полыннолистная — «ценофобное растение, пионер нарушенного почвенного покрова, ее доминирование прекращается обычно в течение нескольких сезонов с наступлением сукцессии» (Ковалев, 1989). В таком случае даже при регулярном подновлении нарушений почвы в локальных спектрах культурных слоев были бы непременно зафиксированы скачкообразные изменения содержания пыльцы амброзии.

Авторы, изучавшие распределение пыльцы амброзии в голоценовых отложениях Канады, пришли к выводу о том, что в районы канадских прерий амброзия мигрировала около 10 тыс. лет назад, а современные очаги *A. artemisiifolia* на участках ненарушенных прерий, находящихся иногда в нескольких милях от обрабатываемых полей, представляют собой реликты этого раннего проникновения (Bassett, Terasmae, 1962).

На юге Российского Дальнего Востока амброзия полыннолистная появилась не позднее середины голоцена, а возможно, и раньше, чему способствовало широкое распространение здесь степных и лесостепных сообществ в определенные периоды голоценовой истории. Поскольку амброзия по происхождению связана с аридными районами юго-запада Северной Америки, расширение ее ареала, проникновение на другие континенты могли быть следствием общей аридизации климата. Возможно, тогда амброзия входила в структуру нерудеральных сообществ. Дальнейшие изменения климата привели к наступлению лесов.

Территория Приморского края была достаточно населена и в эпоху государства чжурчженей (империя Цзинь, 1115–1234 гг.) и после его разгрома монголами, с 1600 г. (Урусов, Чипизубова, 2003), начинается интенсивное восстановление лесов (рисунок 41).

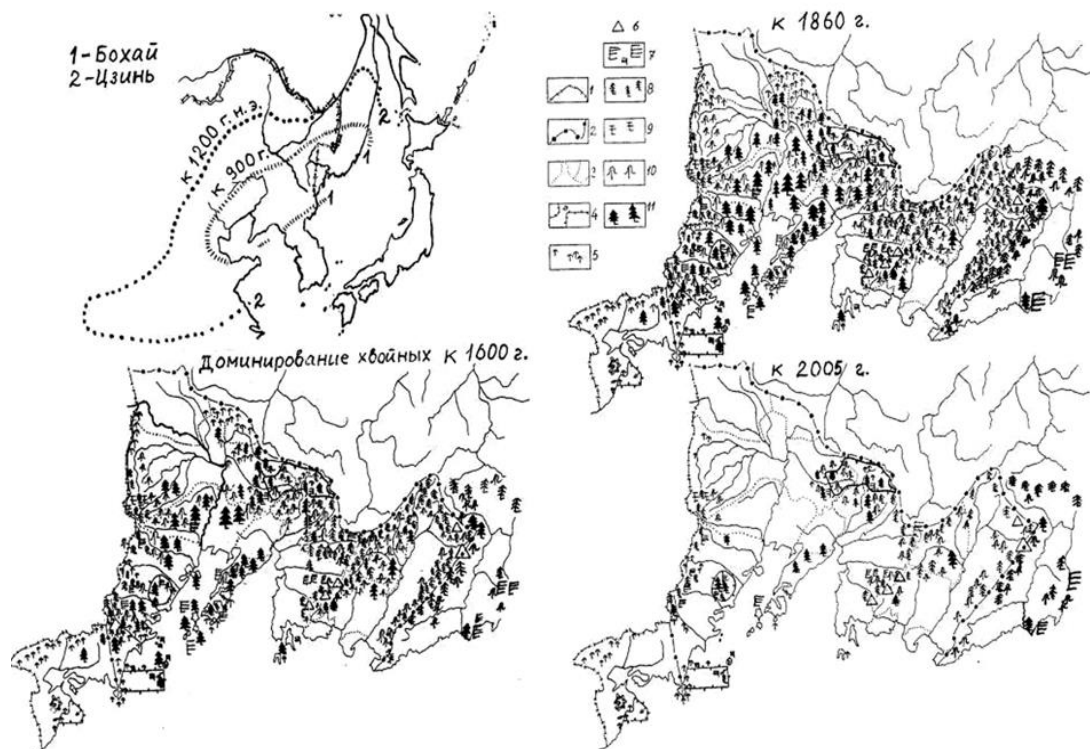


Рисунок 41- Доминирование, в том числе современное, лесных формаций типичных хвойных пород (на уровне крупных фрагментов или массивов) на юге Приморского края и урочища, где регулярно встречаются особи тиса остроконечного Границы: 1 – России, 2

– водосбора зал. Петра Великого, 3 – административных районов, 4 – заповедников. Массивы: 5 – сосен густоцветковой и (для Уссурийского района) погребальной, 6 – микробиоты перекрёстнопарной, 7 – тиса, 8 – ели Комарова, 9 – лиственницы Любарского, 10 – кедра корейского, 11 – пихты цельнолистной (Урусов, Чипизубова, 2009)

Вероятно, в этот период амброзия исчезла или сохранилась до наших дней локальными участками. Молодой пластичный вид приспособивался к новым условиям, сохраняясь в большей части освоенных когда-то районов в виде небольших очагов. Не выдерживая конкуренции несвойственного ему окружения, он превратился в значительной степени в рудеральное растение.

По классификации палеоклиматологов, мы живем в так называемую Субатлантическую эпоху, которая характеризуется теплым и даже жарким климатом. Ей уже несколько тыс. лет. Однако с 1600 по 1860 гг. она прерывалась Малым ледниковым периодом. За это время кардинально изменились фитоценозы, образовались ледники. Мы все еще находимся на выходе из этой эпохи и не достигли еще температурного максимума. Очевидно, эта пауза и объясняет временную депрессию амброзии, которая проходит на наших глазах.

Таким образом, не отрицая роли антропогенного фактора в формировании ареалов многих адвентивных видов, мы склонны считать, что обычно под его влиянием процесс фитоценогенеза лишь ускоряется или замедляется. Тот факт, что *A. artemisiifolia*, имея прекрасные возможности в течение столетий расширять свой ареал под влиянием хозяйственной деятельности человека, начала активно осваивать новые территории в большинстве стран с 60 г. XX века, свидетельствует о начале очередного иссушения климата. Климат Земли в последние 2000 лет постоянно менялся благодаря естественным природным факторам (Mokhov et al., 2005). На рисунке 42 приведены изменения температуры на станции «Восток», (Антарктида).

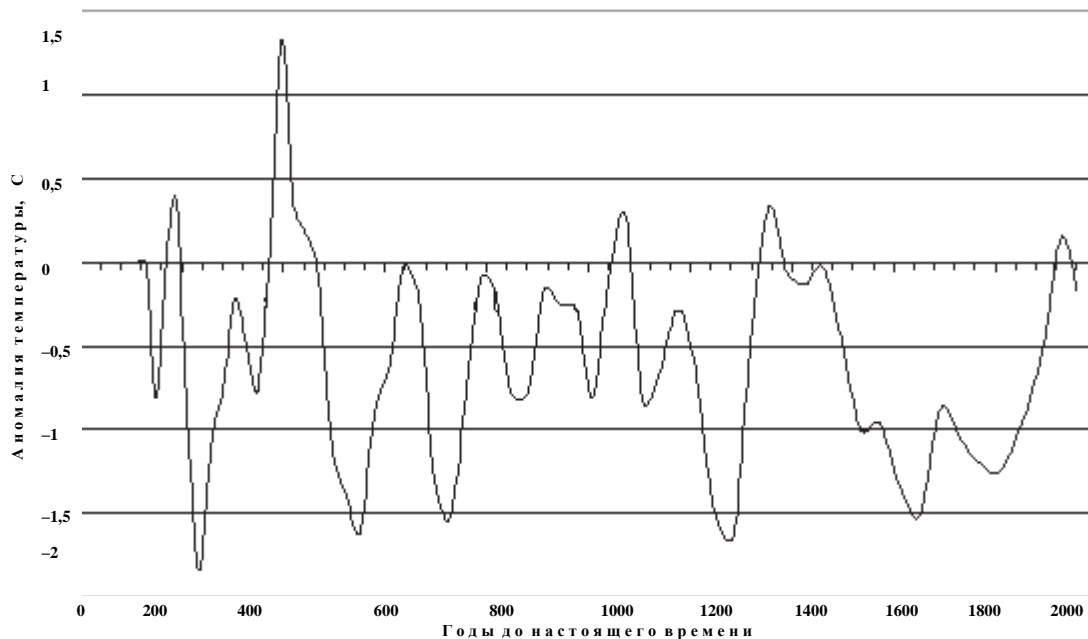


Рисунок 42 - Изменение температуры в приповерхностном слое в нашей эре в Антарктиде (Petit et al., 1999, 2000; Jouzel et al., 1987, 1993, 1996); оценки получены методом палеорекострукции по результатам анализа ледовых кернов со станции «Восток».

По оценкам ряда авторов, за последние сто лет (1907 - 2006 гг.) увеличение средней годовой температуры воздуха в целом по территории России составило 1,29 °С (Груза и др., 2006). 1976 г - 2006 гг. были самыми теплыми, среднее потепление по России составило 1,33 °С (Анисимов и др., 2007). Приведенные сведения доказывают причину наступления амброзии не только на территории России, но и по всему континенту.

#### 3.4 Пути проникновения амброзии полыннолистной на территорию Дальнего Востока

Вероятно, одним из возможных путей проникновения *A. artemisiifolia* на Российский Дальний Восток является «Берингийский мост» суши, область

шельфа, осушение которой приводило к соединению двух континентов. Согласно реконструкциям J. C. Ritchie (1987), T. A. Ager (2003) и N. H. Bigelow et al. (2003), свободные ото льда пространства Аляски и западного Юкона были заняты травяными тундрами и сухими разреженными тундроподобными группировками. Подобная растительность формировалась и в азиатской части Берингии, и, возможно, на Берингийском мосту суши (Крестов и др., 2009).

В классификации растительности В. Б. Сочавы (1964) одна из формаций бореального типа названа «берингийской» и, следовательно, Берингию можно рассматривать как центр формирования растительно-флористического комплекса (Сочава, 1933). Экологическая амплитуда формаций Берингийской растительной формации определяет их современное географическое распространение.

В позднем кайнозое в районе Берингова пролива типичны были два состояния: фаза трансгрессии, когда существует Берингов пролив; фаза регрессии, когда шельфы Евразии и Америки соединены в один континент. В формировании фауны Северной Америки имел место очевидно, Берингийский рефугиум. В разгар последнего оледенения Восточная Берингия была изолирована от остальной части Америки Кордильерским и Лаврентийским ледовыми щитами, в то же время Берингийско-Чукотский территориальный мост шириной в несколько тысяч километров соединял ее со свободными ото льда пространствами Азии. По сути дела, Берингия была продолжением Восточной Азии, что и определило характер холодолюбивой фауны *Patrobinae* Америки. Вместе с тем фауна Берингии существовала в третичное время в условиях постоянного похолодания климата, что способствовало проникновению, выживанию или возникновению криофилов, какими являются многие *Patrobinae* (Замотайлов, 2003).

Миграции через Берингийский перешеек континентальных элементов флоры были приурочены в основном к разным периодам, которые можно разбить на три фазы (Юрцев, 1966). Первая фаза. Начало иссушения, холодно-влажный климат, широкое распространение засоленных грунтов, слабое развитие почв, миграция аркто-альпийских видов, в центре перешейка приморские линии смыкались. Вторая фаза. Кульминация иссушения, холодно-сухой климат, дифференциация перешейка на три зоны, из которых внутренняя была, очевидно, наиболее широкой; миграция континентальных криофитов и ксерофитов, преимущественно из Азии, в южной приморской зоне – переживание и частичное расселение растений. Третья фаза. Истончение перешейка, климат влажный, теплее современного, интенсивное переселение со стороны Америки.

Различия между восточноазиатскими и американскими флорами возрастали в течение кайнозоя. В то же время пропускная способность моста для растений контролировалась климатом. Во время климатических оптимумов эоцена - раннего олигоцена и в середине миоцена теплолюбивые виды проникали далеко на север, воспользовавшись миграционным трактом. Ритмические изменения климата превращают экологически закрытые биоценозы в открытые. При этом изменяется общая направленность развития ценологических популяций. Главные климатические оптимумы приходились на конец лейаса, позднюю юру, середину позднемеловой эпохи, эоцен и середину миоцена (Emiliani, 1966; Dorf, 1969; Красилов, 1971, и др.). В последнее время палинологи значительно детализировали картину изменений климата в палеогене и неогене. Описаны климатические циклы продолжительностью в 2,6 млн. лет (Hammen, 1961) и более мелкие, сопоставимые с четвертичными (Szafer, 1961).

Однородность в видовом составе полыней четырнадцать видов Северо-Восточной Азии и Северной Америки, указывает на существование в



прошлом продолжительной связи между обоими континентами (Коробков, 1992).

Некоторые предки чисто американских групп полынней могли проникнуть в Азию из Америки - вероятного центра происхождения рода (Крашенинников, 1946) в разные отрезки третичного времени, когда связь между материками длительно была устойчивой.

Как известно, формирование локальной флоры и фауны протекает часто по единому сценарию. Изучение Приморской фауны, которая по своему составу является достаточно разнообразной и представляет собой результат сложных генетических взаимоотношений с другими фаунами, например, с насекомыми, как одной из самых широко адаптированных групп животных, способных приспособиться к самым разнообразным условиям среды являются удобной моделью для биогенетических обобщений.

Так, географическое распределение прямокрылых насекомых, указывает на фаунистические связи Российского Дальнего Востока с Неарктической областью. К примеру, тараканы из родов *Cryptocercus*, имеют три вида: один, *C. primarius* В.-Вьенко, известен в провинции Сычуань в Китае; второй вид, *C. relictus* В.-Вьенко, живет в горах Сихотэ-Алиня; третий вид, *C. punctatus* Scud., встречается в Северной Америке (рисунок 43). Приамурский вид *C. relictus*, имеет много переходных признаков к неарктическому виду и является промежуточным типом между двумя другими видами, занимающими крайние-восточные и западные пределы ареала этого рода (Бей-Вьенко, 1950). По этому поводу Бей-Вьенко (1951) писал: «Наличие в горных и островных частях запада Северной Америке и востока умеренной Азии влажного, обильного осадками и туманами климата, позволило этим древним насекомым удержаться до настоящего времени в качестве остаточных организмов, являющихся своего рода «живыми ископаемыми».

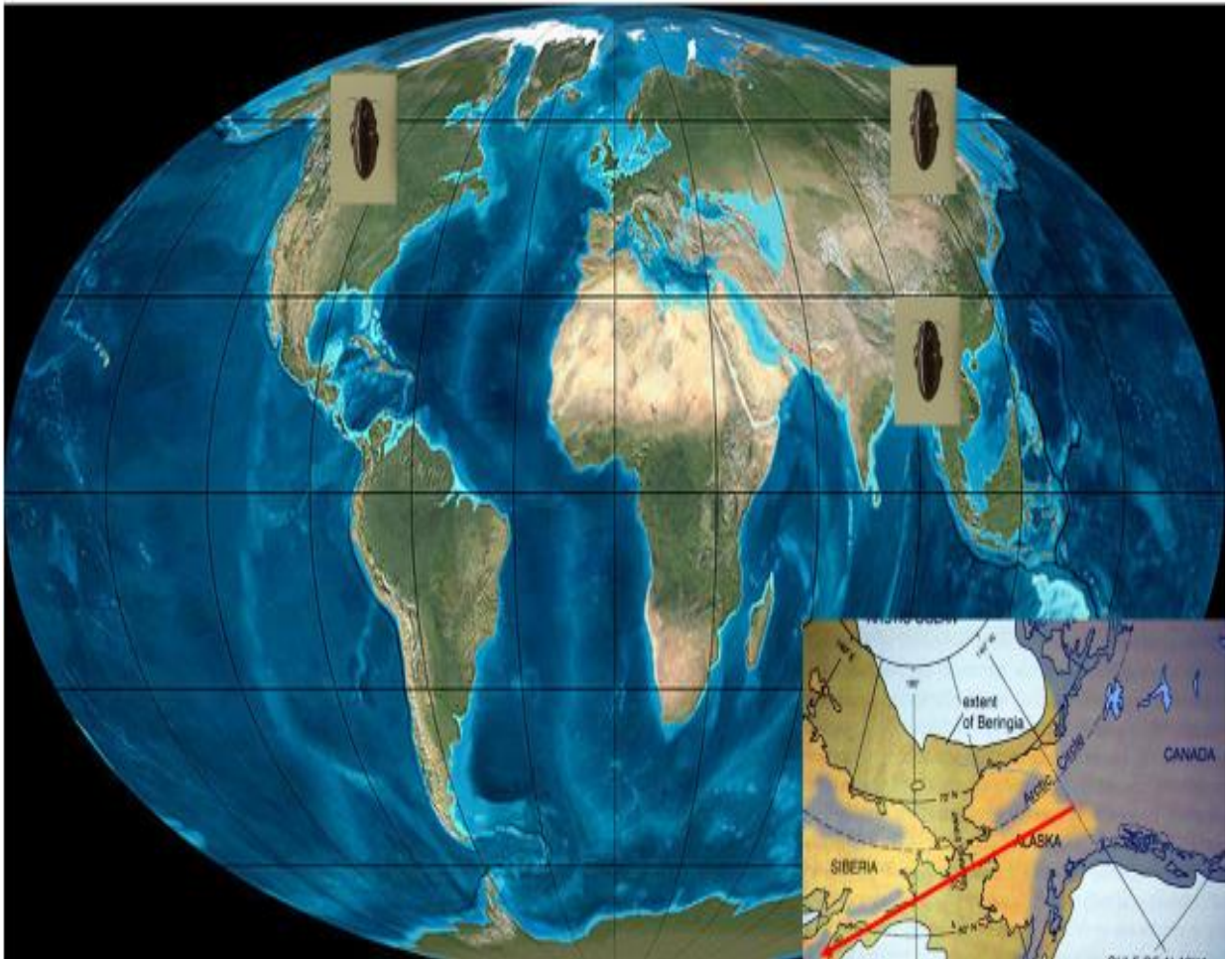


Рисунок 43 - Фаунистическая связь тараканов из рода *Cryprocersus* в Восточной Азии и Западной Америке

Примером фаунистической связи Восточной Азии и западной Америки являются жуки - дровосеки из рода *Rosalia* (рисунок 44). Несколько видов встречается в Центральном и Южном Китае, один вид найден в горных лесах штата Вашингтон, Японии, в Уссурийском крае и смешанных лесах Сихотэ-Алиня. Один вид известен из Южной Европы (Куренцов, 1965).

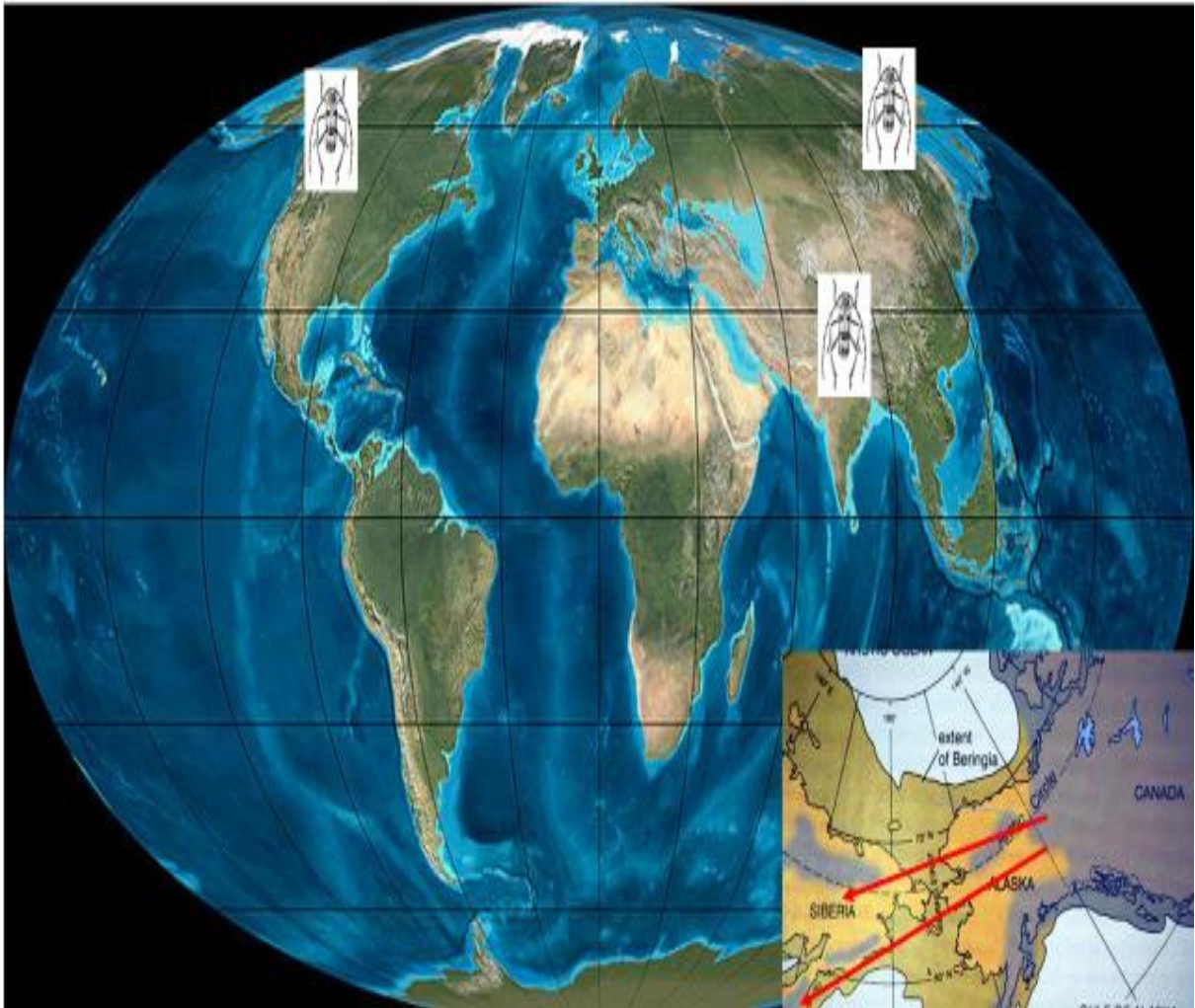


Рисунок 44 - Фаунистическая связь жука - дровосека из рода *Rosalia* в Восточной Азии и Западной Америке

Особый интерес в подтверждении Беренгийской суши, вызывает род дровосеков *Callipogon* гигантский дровосек *Callipogon relictus* Sem. В Азии он найден в Приморском и Хабаровском краях, в Амурской области, в Восточной Маньчжурии и в Северной Корее. Все другие виды этого рода известны также в Южной Америке и Мексике (Куренцов, 1965). Этот факт еще раз указывает на взаимоотношения в далеком прошлом флор и фаун Приморской зоны с умеренной частью Северной Америки (рисунок 45).

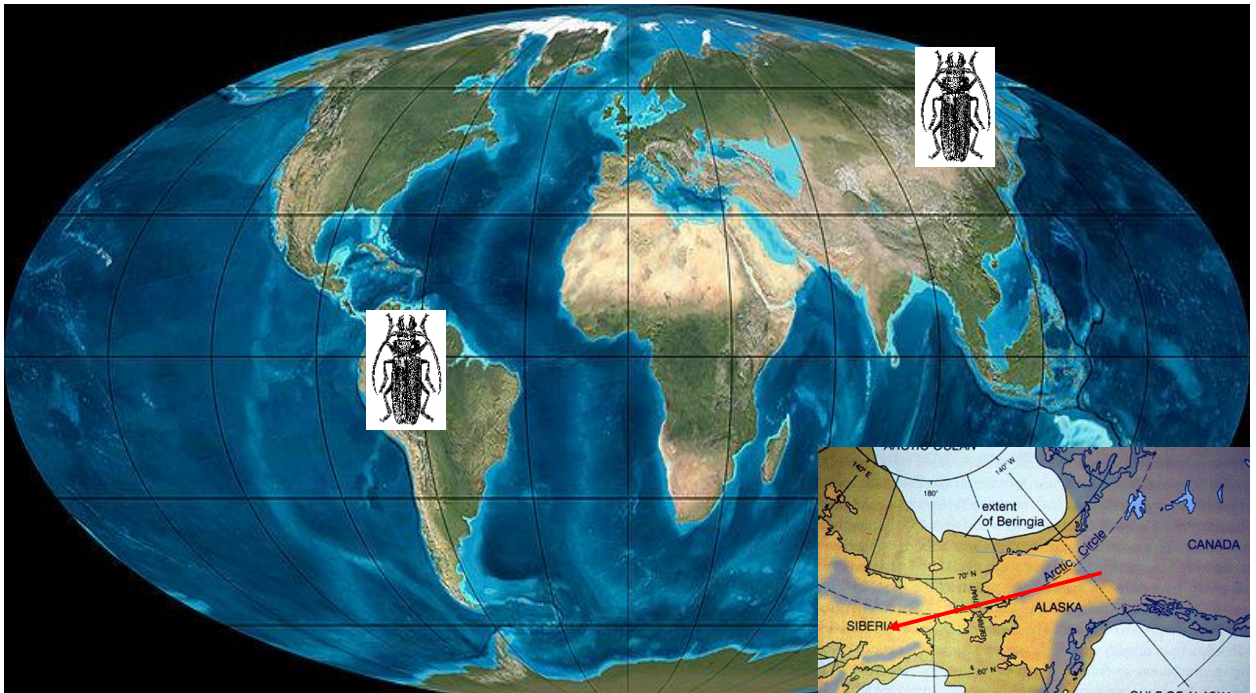


Рисунок 45 - Фаунистическая связь дровосека *Callipogon relictus* Sem в Восточной Азии и Южная Америка

С другой стороны, наличие дровосека на Российском Дальнем Востоке может быть результатом рефугиальной консервации третичной лесной биоты, а не экспансий через мост или из Берингийского холодного рефугиума.

Вероятно, в конце плиоцена или в начале плейстоцена на огромном пространстве Евразии и Северной Америки существовали открытые ландшафты типа саванны или американских прерий, что способствовало распространению флоры и фауны (Верещагин, 1963). Уже тогда могли возникать области эндемизма, которые под влиянием геологических изменений плейстоцена и голоцена испытали значительные изменения, в результате чего сформировались фито и зоотерриториальные комплексы Голарктики. Связывающим звеном этих комплексов является их отдаленное родство (Куренцов, 1963).

В середине плейстоцена наблюдалось похолодание в связи с развитием горных облещенений. Общее похолодание в Северном полушарии стимулировало развитие бореальных ландшафтов и сокращение неморальной флоры (Никольская, Чичагов, 1962). Происходит снижение вертикальных зон флоры, все теплолюбивые растения сохраняются на юге.

Во второй половине плейстоцена наблюдалась межледниковая теплая эпоха. Благодаря нарастающей влажности создаются условия для развития психрофильных ценозов. Приамурская фауна сохраняет связь с японской фауной через узкий перешеек на месте современного Корейского пролива (Куренцов, 1965).

Конец плейстоцена, второе похолодание. Смещаются широтные и вертикальные зоны. Южные экологические группировки сохранились на юге Приморья. Образовался некий резерват, сохранившийся до наших дней, в котором возможно, и находилась амброзия.

Голоцен, второе последниковое потепление. Заканчиваются морские трансгрессии. Прерывается связь с Аляской, образуются отдельные материки, Курильские и другие острова. Складываются современная флора и фауна. Потепление сопровождалось засушливостью, что способствовало проникновению даурско-монгольской флоры в долину Амура, а на юге через Сунгарийскую равнину она проникла до Приханьканья.

Другой не менее убедительной гипотезой является появление *A. artemisiifolia* L. в Приморье, в районе озера Ханка из восточной Монголии. В верхнемеловое время, олигоцене и миоцене территория Монголии не была степной и пустынной зоной. Древняя страна озер и низин простиралась от западной Монголии до Японии, слитой в то время с материком Азии. В конце плиоцена и начале плейстоцена наблюдались ксерофилизация третичных ценозов и широкое развитие фауны саванн и северных прерий. Центральная Азия стала подниматься, в результате чего началось образование пустынь и

степей. В Монголии исчезают озера и низины, растительность становится ксерофильной, влаголюбивая флора и фауна вымирают. Отдельные островки обедненных ценозов сохраняются на равнинах оз.Ханка (Криштофович, 1958). На месте акватории Японского моря образовалась обширная равнина, занятая ранее лесами, которая покрывается травянистой растительностью. Эпоха ксерофилизации в меньшей степени проходила и в Неарктике, где возникла область приатлантической фауны и флоры, аналог китайско-гималайской области (Hui Lin-li, 1952). Вероятно, происходили обратные миграции ксерофильных ценозов благодаря существующим связям Старого и Нового Света (Юрцев, 1962).

А.П. Окладниковым (1976) выдвигается гипотеза о заселении человеком Американского континента из Азии – Монголии. Свои доводы он строит на происхождении культур. В конце палеолита в Средней и Южной Гоби в протонеолитических памятниках обнаружены двусторонне обработанные клинки и наконечники. На Аляске, в районе Фербекса, обнаружены «гобийские» предметы, сходные с найденными в Монголии. В отличие от Азии, Северная Америка была покрыта почти целиком гигантским Висконсийским ледником, который полностью исключал фаунистические связи Центральной Америки и Азии. Она сформировалась при отступлении ледника преимущественно бореальными элементами – потомками евроазиатских (или самими евроазиатскими). Таким образом, большая часть американских видов сходна по морфоэкологическим признакам как в Азиатской части, так и в Американской области распространения. Это является доказательством существования Берингийской суши (рисунок 46). Произрастание многих растений с американского континента в Азии подтверждает, что климат Берингии, в период произрастания на ней представителей родов *Acer*, *Alnus*, *Corylus* был умеренно теплым, влажным. Берингию можно рассматривать не только как

один из центров возникновения ряда современных бореальных видов флоры Российского Дальнего Востока, но и как место, на котором происходило первичное формирование их биогеоценозов (Куренцова, 1973).

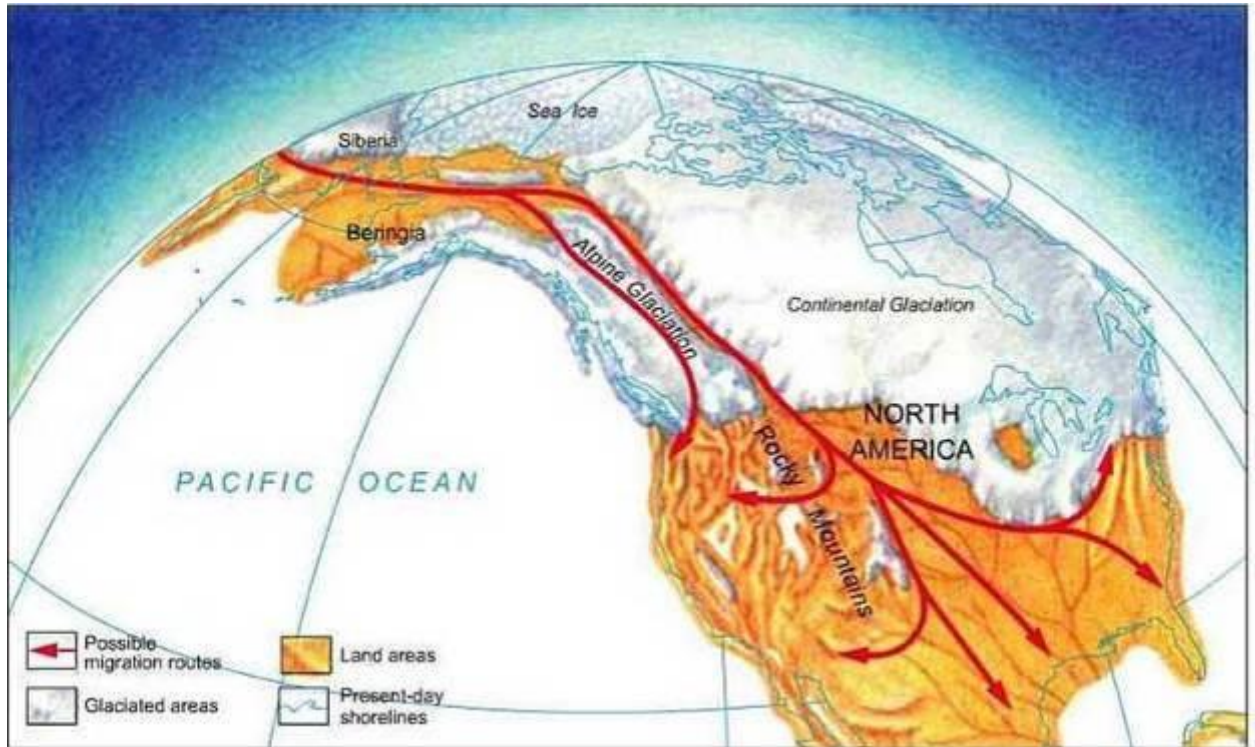


Рисунок 46 - Беренгийская суша - пути миграции  
(<http://nurbranda.com.tr/branda/land-bridge-migration>)

### 3.5 Биологические и жизненные циклы амброзии полыннолистной

Проведенные нами наблюдения за биологией амброзии в условиях центральной части Приморья, позволили нам установить, что развитие сорняка проходит в два цикла: нормальный и ускоренный (рисунок 47). Эти циклы развития зависят от условий, в которых произрастает *A. artemisiifolia* L. Схема жизненного цикла *A. artemisiifolia* L. в Приморском крае (Есипенко, 2013) сходна со схемой произрастания в природных условиях американского континента (Pickett, Baskin, 1973).

Нормальный цикл развития наблюдается на пахотных землях и особенно характерен на соевых полях. Всходы амброзии появляются, когда температура почвы на глубине 5 см, прогревается выше + 6°C. Обычно семена прорастают с верхних слоев почвы с глубины 0,5-3 см, иногда росток может пробиться к свету с глубины 6 см, но при росте с глубины 10 и более см, росток погибает. Это связано с нехваткой питательных веществ в семядолях (рисунок 47).

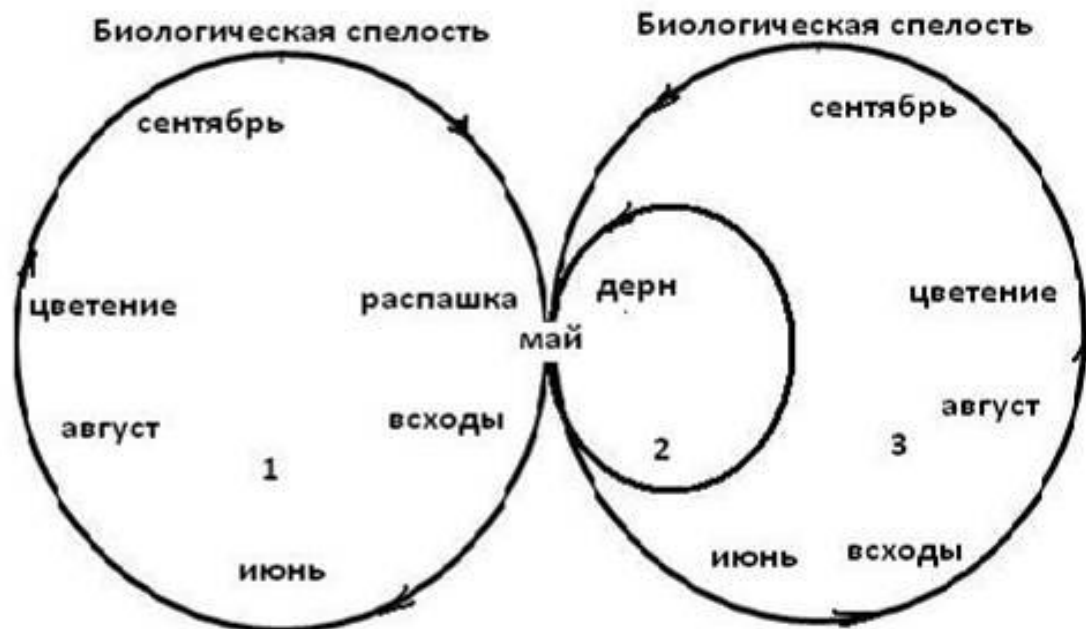


Рисунок 47- Жизненный цикл развития *A. artemisiifolia* (Приморский край)

1,3 - нормальный цикл развития, 2 - ускоренный цикл развития

Первые всходы в Приморском крае (Черниговский, Спасский район) - с 20 апреля по 10 мая (рисунок 48). В этот период прорастает от 60 до 70 % семян, 10 - 15% прорастает позже, а остальные семена переходят во вторичный покой. Прорасти они могут на следующий или последующие годы. Нами экспериментально доказано, что через год всхожесть семян составляет - 90 %, через два года - 75 %, через три года - 60 %. Это связано в



первую очередь с нехваткой световой энергии. При прорастании семян большую роль играет рН, оптимальное ее значение составляет 6.

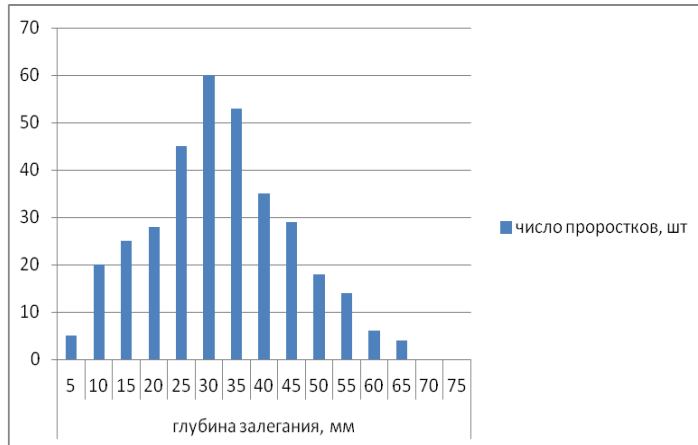


Рисунок 48- Зависимость появления всходов *A.artemisiifolia* от глубины залегания семян в почве (Приморский край)

На полях, засеянных соей, нами были проведены наблюдения за биологией сорняка в агроценозе. Работа началась с момента появления всходов сои, в этот период амброзия была в фазе двух настоящих листьев, замедляется рост сорняка, его надземной вегетативной массы и наращивается корневая система, интенсивно угнетаются всходы сои (рисунок 49). После 10-15 июня амброзия начинает резкое развитие вегетативной массы и занимает первый ярус, а к середине августа зацветает. Созревание семян наступает к середине сентября. Весь цикл развития *A. artemisiifolia* в условиях агроценоза сои в центральных районах Приморского края проходит за 150 суток. За это время сорняк достигает в высоту до 160 см, значительно возвышаясь над посевами сои. Максимальная продуктивность одного растения составляла до 3000, средняя – 500 -700 семян.



Рисунок 49 - Всходы амброзии на полях сои (Приморский край)

Ускоренный цикл развития *A. artemisiifolia* наблюдается на задерненных участках, где семена прогреваются очень медленно из-за нехватки тепла и света. Следует отметить, что семена сорняка могут всходить и в августе месяце, но растение не вызревает. Несмотря на поздние всходы (июнь), *A. artemisiifolia* успевает полностью сформироваться и зацвести к середине августа, одновременно с растениями, развивающимися в благоприятных условиях. Вегетативный период развития этих растений длится 120 - 130 суток. Растения достигают высоты 50 - 60 см, хотя чаще они могут иметь высоту лишь 10 - 30 см, а продуктивность их составляет в среднем всего 50 - 70 плодов на одно растение (Есипенко, 2013).

Несмотря на большую пластичность *A. artemisiifolia* L., позволяющую ей захватывать новые территории в крае, под действием "фитоценологического пресса" многолетних трав она может вытесняться из мест произрастания. На первой стадии сукцессии в нарушенном естественном фитоценозе произрастают однолетние травы: *Echinochloa crus-galli* L., *Setaria glauca* (L.) Beauv. Появление перечисленных растений - спутников указывает на возможность поселения *A. artemisiifolia* L. на этом участке в течение 2 - 3 ближайших лет. Растения - спутники и амброзия находятся между собой в слабых ценотических взаимоотношениях. Когда через 3 - 4 года начинается процесс задернения, в этом сообществе начинают преобладать многолетники: *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Artemisia rubripes* Nakai, *A. stolonifera* Kom., *A. vulgaris* L., *Geum allepicum* Jacc., *Arctium tomentosum* Vill.

Многолетние растения вытесняют однолетние вместе с амброзией приблизительно через 6 - 7 лет. Однако это не является гарантией полного исчезновения сорняка, так как семена амброзии обладают высокой жизненной стойкостью и могут сохраняться в почве до 7 лет (Марьюшкина, 1986). При малейшем нарушении естественного покрова семена прорастают, и *A. artemisiifolia* вновь появляется на ранее заселенных участках. Высокая конкурентная способность и экологическая пластичность амброзии полыннолистной связаны с высокой скоростью окислительно-восстановительных реакций (Есипенко, 2013). Окислительно-восстановительные ферменты в тканях амброзии активизируют метаболизм сорняка, что позволяет ему приспособливаться к окружающей среде обитания (Благовещенский, 1966). Высокий уровень активности ферментов обусловлен тем, что представители трибы *Ambrosinae* (*A. artemisiifolia* L., *A. psilostachya* D.C., *A. trifida* L.) являются филогенетически молодыми с широким ареалом, они появились в плейстоцене (Комаров, 1961; Basset, Terasmae, 1962). Примером освоения этим сорняком новых северных

территорий является Хабаровский край, где впервые *A. artemisiifolia* L. была обнаружена в 1973 г. (Нечаев А. П., Нечаев А. А., 1973), а в настоящее время она распространилась в 4 районах и 11 хозяйствах края (Есипенко, 1991). Осваивая новые территории, сорняк появляется первоначально в растительных сообществах первой стадии вторичной сукцессии или в посевах сельскохозяйственных культур, оказывая на них угнетающее действие, что приводит к значительному снижению продуктивности растений (Есипенко, 2013).

Исследования Х. Кобл (Coble et al., 1981) показали, что аллелопатическая активность семян *A. artemisiifolia* L. оказывает влияние на сою и овес, значительно задерживая развитие их семян. Более токсичное действие оказали проростки *A. artemisiifolia* L., снижая всхожесть семян сои до 24 %, овса - до 52 %. В условиях теплицы было проверено влияние ингибиторных свойств целого растения *A. artemisiifolia* L. на развитие сои. Для этого сою выращивали в горшках вместе с сорняком и, как контроль, отдельно от него. При совместном выращивании растений соя значительно отставала в росте от сорняка. Так, опытные растения достигали высоты  $x = 35 \pm 1,9$  см. Листовая поверхность при совместном выращивании была бледно-зеленого цвета. Контрольные растения чувствовали себя хорошо, развивались нормально, и их внешний вид резко отличался от испытуемых растений. Цветение контрольных растений сои наступило на 7 суток раньше, чем при выращивании с амброзией. В фазу цветения опыт был прекращен. Известно, что при 26 - суточном выращивании сои с амброзией урожай сои составил всего 38% от контроля (Coble et al., 1981). Биохимическими исследованиями установлено, что растение *A. artemisiifolia* интенсивно синтезирует хлорогеновую, изохлорогеновую кислоты и различные эфирные масла - вещества, подавляющие рост многих растений (Райс, 1978). К примеру, в местах прорастания *A. artemisiifolia* совместно с соей, кукурузой,

подсолнечником и бобовыми, она снижала всхожесть семян культурных растений на 20 - 54 % (Béres et al., 2002).

В Краснодарском крае, начиная с 2005 по 2008 годы, нами проводились наблюдения за биологией амброзии. (таблица 1).

Таблица 1 - Фенологические фазы развития амброзии полыннолистной в условиях Краснодарского края

Фенологическая фаза	Год наблюдения								Среднее значение
	2005		2006		2007		2008		
	дата	высота, см	дата	высота, см	дата	высота, см	дата	высота, см	высота, см
Первый период (начало вегетации)									
1 - 3 настоящего листа	9.05	3	11.05	1	10.05	5	9.05	4	3,25
3 - 5 настоящего листа	10.06	12	9.05	8	10.06	10	8.06	11	10,25
5 - 7 настоящего листа	20.06	21	20.06	20	18.06	22	20.06	23	21,5
Второй период (бутонизация)									
7 - 9 настоящего листа	8.07	30	9.07	28	8.07	32	9.07	34	31
9 - 11 настоящего листа	26.07	44	26.07	40	25.07	46	24.07	48	44,5
11 - 13 настоящего листа	30.07	50	29.07	49	30.07	52	28.07	55	51,5
Третий период (цветение)									
13 - 16 настоящего листа	4.08	66	5.08	60	3.08	65	6.08	60	62,75
13 - 16 настоящего листа	13.08	89	10.08	90	13.08	100	14.08	90	92,25
13 - 16 настоящего листа	22.08	111	21.08	130	23.08	120	25.08	115	119
Четвертый период (плодоношение)									
Начало плодоношения	30.08		29.08		1.09		30.08		
Массовое созревание семян	5.09		6.09		8.09		7.09		
Конец вегетации	10.10		10.10		15.09		14.10		
Длительность вегетации	154		152		158		156		

Средняя продолжительность вегетации составила 155 суток. Максимальная высота растения достигала 130 см, минимальная - 111 см. В период цветения замеряли длину женских и мужских соцветий: длина

женских соцветий колебалась от 4 до 7 см, а мужских от 1 до 2 см. К концу цветения, женские достигали 10 - 12 см, а мужские 3 - 5 см.

Влияние амброзии полыннолистной на ход сукцессионных процессов на залежах в Краснодарском крае проводилось на выделенных 8 участках (см. главу 2). На участке № 1- свежая залежь, на которой произрастали в основном амброзия и щирца обыкновенная. К 10 июля 2003 г. амброзия полыннолистная занимала 80-90 % проективного покрытия при высоте растений от 25 до 70 см. Основным конкурентом на этом этапе сукцессии у амброзии была ярутка полевая, которую адвентивный сорняк сильно угнетал (рисунок 50).

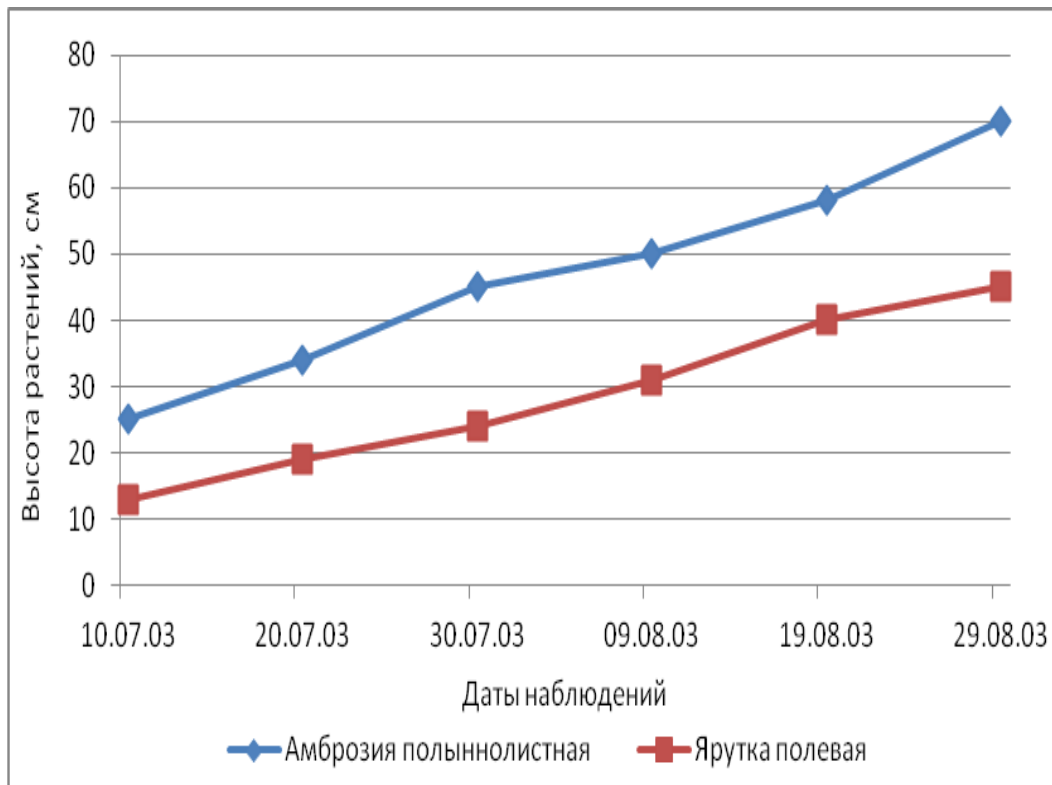


Рисунок 50 - Динамика роста амброзии полыннолистной и щирца обыкновенная (Краснодарский край)

Интересная картина наблюдалась нами на участке № 2, где произрастали амброзия полыннолистная и вьюнок. Проведенный анализ показал, что вьюнок не реагирует на доминирование амброзии в ценозе, и это

в первую очередь связано с биологическими особенностями вьюнка, который хорошо переносит недостаток солнечного света (рисунок 51).

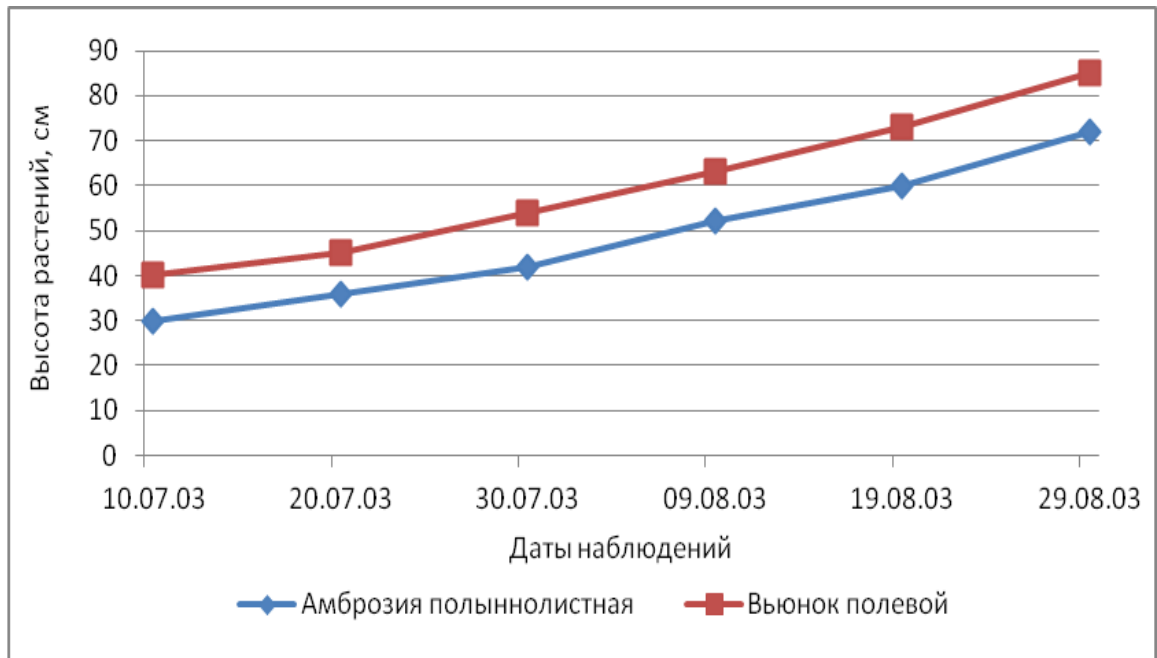


Рисунок 51 - Динамика роста амброзии полыннолистной и вьюнка полевого

Проведя корреляционный и регрессионный анализ данных проективного покрытия амброзии полыннолистной и вьюнка полевого (таблица 2), мы получили следующие данные:  $r = 0,05$ ,  $b_{yx} = 0,008$ , уравнение линейной регрессии имеет вид:  $Y = 14,17 - 0,008 (X - 65)$ .

Таблица 2 - Проективное покрытие амброзии полыннолистной и вьюнка полевого

Виды	Проективное покрытие, %					
	Амброзия полыннолиственная (X)	100	80	70	65	45
Вьюнок полевой (Y)	10	15	20	15	15	10

На основании полученных результатов был построен график регрессии Y по X, и линия теоретической регрессии (рисунок 52).

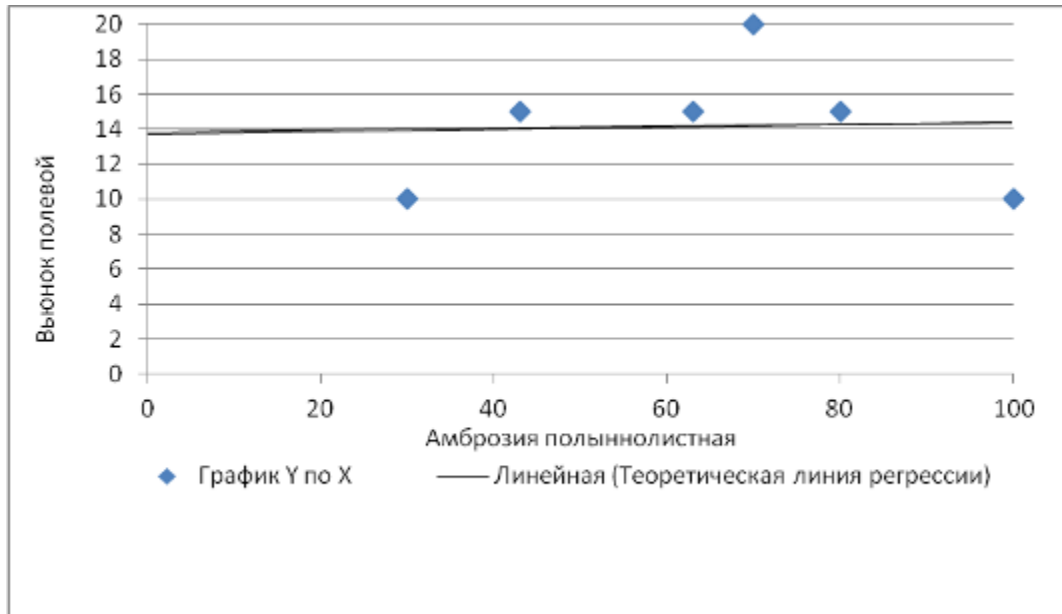


Рисунок 52 - Регрессия  $Y$  по  $X$ , для амброзии полыннолистной и вьюнка полевого

Проанализировав значение фактического  $t$ -критерия (0,1) по сравнению с теоретическим значением (2,78) (таблица Стьюдента) и обозначив доверительные интервалы для коэффициента корреляции и регрессии  $r = (-1,44 \div 1,34)$ ,  $b_{yx} = (-0,2 \div 0,22)$ , мы сделали вывод, что корреляционная связь между двумя признаками  $X$  и  $Y$  незначительна, следовательно, принимается нулевая гипотеза, говорящая о нейтральном взаимодействии двух видов.

Третий участок был представлен амброзией, яруткой полевой и осотом полевым. Первые наблюдения (10.07) показали, что амброзия имела высоту 39 см, осот полевой - 13 см, ярутка полевая - 15 см. Доминирующим видом была амброзия, ее проективное покрытие составляло 60 %. Ярутка и осот не являются конкурентами амброзии, но между ними возникает конкурентная связь (рисунок 53).



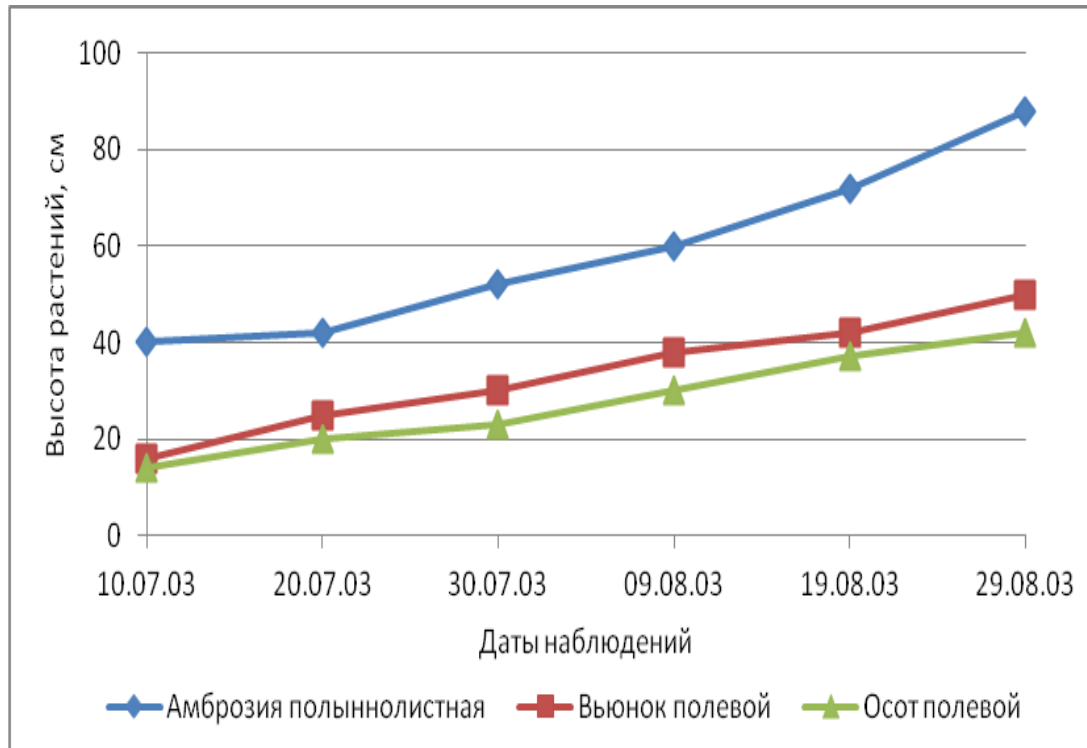


Рисунок 53- Динамика роста амброзии, ярутки полевой и осота ползучего

С целью выявления влияния сорняков друг на друга был проведен корреляционный и регрессионный анализ данных (таблица 3).

Таблица 3 - Проективное покрытие амброзии полыннолистной и ярутки полевой

Виды	Проективное покрытие, %					
	Амброзия полыннолистная (X)	100	80	70	65	45
Ярутка полевая (Y)	45	40	30	25	20	15

В результате были получены следующие величины коэффициентов корреляции и регрессии:  $r = 0,97$ , коэффициент регрессии  $b_{yx} = 0,45$ . Уравнение линейной регрессии имеет вид:  $Y = 29,17 - 0,94(X - 65)$ . Согласно величине проективного покрытия этих растений и линии теоретической регрессии, построенной по уравнению линейной регрессии, был построен

график зависимости величины проективного покрытия амброзии от покрытия ярутка полевой (рисунок 54).

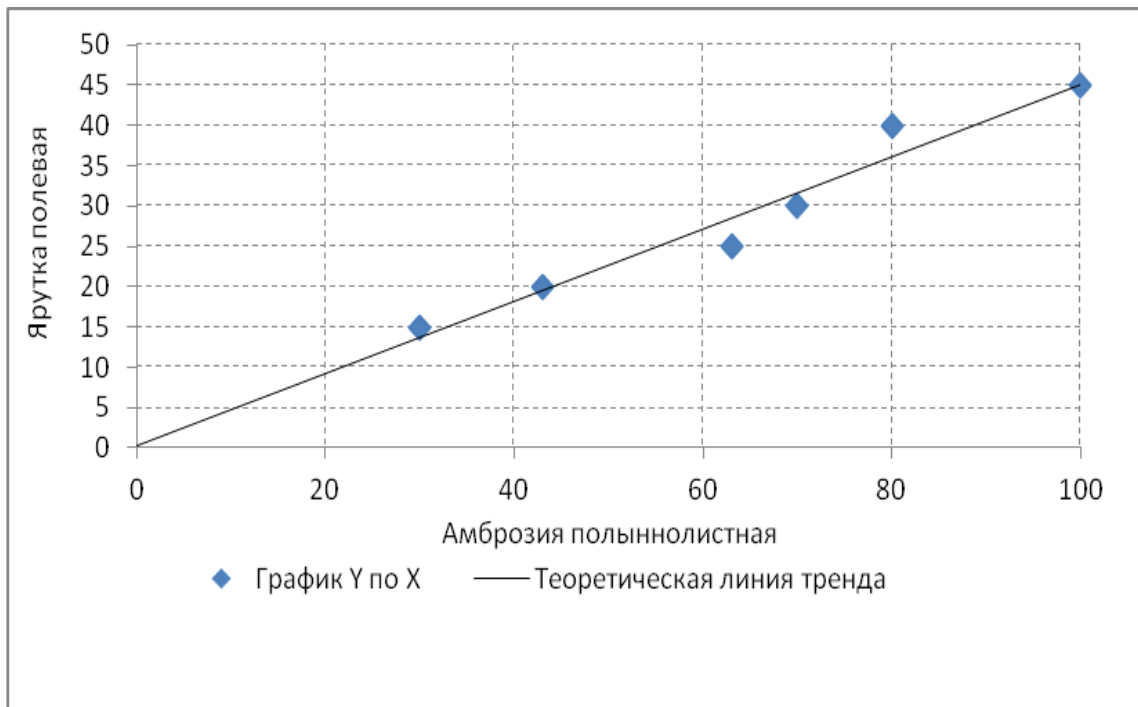


Рисунок 54 – Регрессия Y по X для амброзии и ярутка полевой

Величина фактического t критерия по данным корреляционного анализа,  $t_{\text{факт}} = 7,95$ , теоретическое значение  $t_{05} = 2,78$ . Доверительные интервалы: для  $r$   $(-1,44 \div 1,34)$ ,  $b_{yx}$   $(-0,2 \div 0,22)$ . Следовательно, исходя из того, что  $t_{\text{факт}} > t_{05}$ , коэффициенты корреляции близки к 1, соответственно нулевая гипотеза отвергается – корреляционная связь существует. Данные проективного покрытия ярутка полевой зависят от величины проективного покрытия амброзии.

На 4 участке доминирующими растениями были амброзия полыннолистная и осот полевой. На свежей залежи осот не являлся конкурентоспособным растением (рисунок 55).

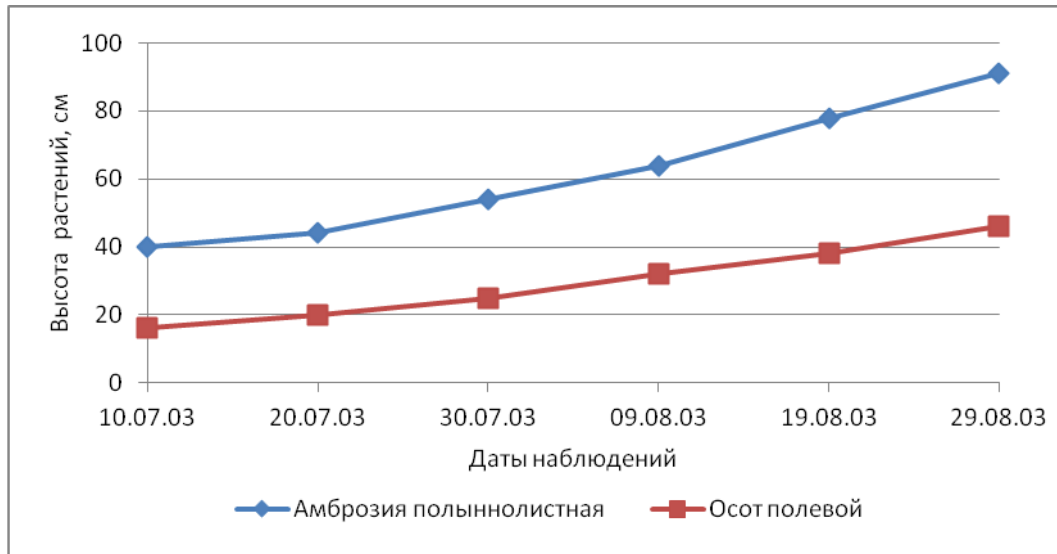


Рисунок 55- Динамика роста амброзии и осота ползучего

Проведенные исследования на свежей залежи показали, что на всех четырех участках амброзия полыннолистная вела себя как эксперент, активно захватывала территорию и достигала максимального развития. На первых этапах сукцессии на свежей залежи первый год растения могут существовать с амброзией в небольшом количестве, лишь как наполнители временного фитоценоза.

Во второй части нашего опыта мы изучали влияние амброзии на аборигенную растительность. На участке №1 произрастали следующие виды: амброзия полыннолистная, вьюнок полевой, ярутка полевая, цикорий обыкновенный. Высота амброзии составляла 4 см, вьюнка полевого – 15 см, ярутки полевой – 21 см, цикория обыкновенного 20 см (рисунок 56).

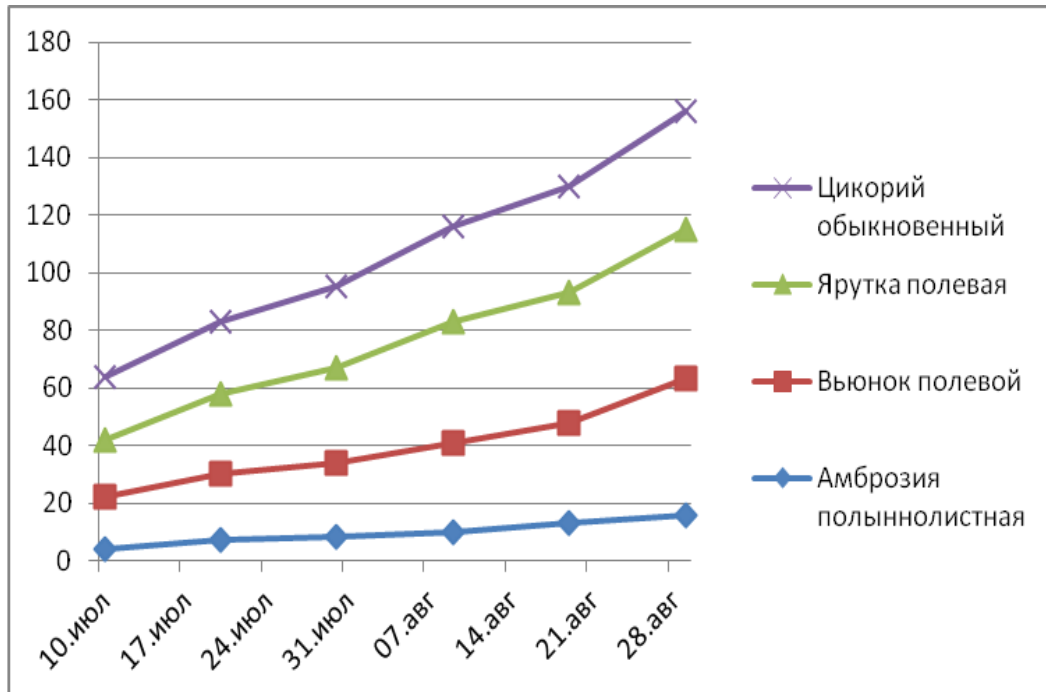


Рисунок 56- Динамика роста амброзии, вьюнка полевого, ярутки обыкновенной и цикория обыкновенного

Ярутка полевая конкурентоспособна по отношению к амброзии, только на старой залежи. Свою активность она проявляет после второго года где дает зимующие формы, в меньшей степени, зависящие от однолетней амброзии. Как было выявлено, на свежей залежи между этими растениями существует положительная связь (рисунок 56). На рисунке прослеживается связь, но она несильная, так как в первый год амброзия, как сильный эдификатор не создаст благоприятные условия для ярутки. Это связано с тем, что эти два растения имеют сходные экологические требования и биологию развития. Наличие зимующих форм, появившихся весной из-под снега уже в виде розеток, позволяет ярутке быстро развиваться, опережая медленно растущую весной амброзию.

На втором и третьем участке произрастали: амброзия полыннолистная, вьюнок полевой, горец птичий, щирица обыкновенная, пырей ползучий и

осот полевой. Высота амброзии была равна 6 см, вьюнка полевого - 4,5 см, пырея ползучего – 10 см, горца птичьего – 8,5 см, щирицы обыкновенной – 11,5 см, осота полевого – 12 см. Доминирующим растением этих двух участков был пырей ползучий, его проективное покрытие составляло 70 - 85 %. Небольшие пятна 5 - 10 %, давали осот полевой и вьюнок полевой. Горец птичий имел небольшие вкрапления, составляющие 5 %. По краям участков встречалась щирица - 3 %.

Проведенный корреляционный анализ показал сильную отрицательную связь между покрытием пырея и амброзии (таблица 4).

Таблица 4 - Проективное покрытие амброзии полыннолистной и пырея ползучего

Виды	Проективное покрытие, %					
Амброзия полыннолистная (X)	100	80	70	65	45	30
Пырей ползучий (Y)	20	35	40	45	60	80

Проведенный корреляционный и регрессионный анализ данных показал, что коэффициент корреляции:  $r = -0,99$ , коэффициент регрессии  $b_{yx} = -0,83$ . Уравнение линейной регрессии имеет вид:  $Y = 46,67 - 0,83(X - 65)$ . На основании уравнения линейной регрессии, был построен график зависимости величин проективного покрытия амброзии пырея ползучего (рисунок 57).

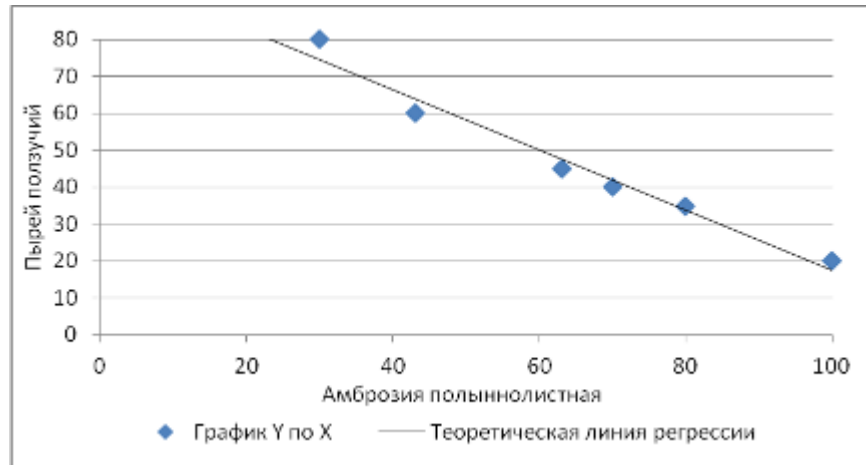


Рисунок 57- Регрессия X по Y для амброзии полыннолистной и пырея ползучего

Величина фактического  $t$  критерия по данным анализа  $t_{\text{факт}} = 19,34$ , теоретическое значение  $t_{05} = 2,78$ . Доверительные интервалы: для  $r$ - ( $-1,19 \div 0,79$ ),  $b_{yx}$  - ( $-0,997 \div 0,66$ ). Таким образом  $t_{\text{факт}} > t_{05}$ , следовательно, нулевая гипотеза отвергается. Проективное покрытие амброзии полыннолистной зависит от величины проективного покрытия пырея ползучего. Чем больше проективное покрытие амброзии, тем меньше величина покрытия пырея, что наглядно просматривается на рисунке 57. Таким образом, проявляется отрицательное взаимодействие амброзии с пыреем ползучим. При разрастании пырея падает проективное покрытие амброзии, она угнетается и вытесняется с участка. При благоприятных условиях развития (свежая залежь) высота амброзии достигает 130 см и выше, при наступлении пырея высота растения снижается до 20 - 30 см.

Проведенные исследования показали, что для амброзии оптимальным условием является свежая залежь, на старой залежи ее постепенно вытесняет местная растительность. Кроме растений, способных выдавливать амброзию, выявлено растение, которое проявляет по отношению к амброзии нейтральную связь - вьюнок полевой.

## Глава 4 БИОЛОГИЧЕСКИЕ АГЕНТЫ В БОРЬБЕ С АМБРОЗИЕЙ ПОЛЫННОЛИСТНОЙ НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

Биологический метод борьбы с инвазийными сорняками является безвредным для окружающей среды, т.к. не создает загрязнения природной среды и действует только на адвентивный вид. Использование биологических агентов приводит к ослаблению биологической активности у адвентивного растения, что позволяет естественной растительности создавать жесткую конкуренцию захватчику и вытеснять его с занимаемого фитоценоза.

Классический биологический контроль заключается в интродукции полезных организмов путем их акклиматизации в его новую среду обитания с целью уничтожения адвентивных организмов.

В качестве основных биологических агентов в подавлении сорняков используют: насекомых, клещей, болезнетворные организмы. Они применяются для уничтожения листьев, стебля, корня или репродуктивных органов растения (цветы, семена). Подбор агентов биологического регулирования численности вида зависит от цели проекта контроля и сопряжен с некоторой опасностью. Ввоз в новую географическую точку новых организмов может нанести экономический ущерб или привести к исчезновению аборигенных видов животных и растений. Поэтому любая интродукция сопровождается тщательной проверкой на предмет выпуска их в природу в рамках экологической оценки риска. И только после получения подтверждения, что агенты не представляют угрозы сельскохозяйственным культурам и местной флоре, карантинными службами дается разрешение на его выпуск.

На родине трибы *Ambrosieae* зарегистрировано 105 видов беспозвоночных – потенциальных агентов для биоконтроля этих растений:

Lepidóptera - 40 видов; Coleoptera - 28 видов; Diptera - 19 видов; Hemiptera - 18 видов; 19 видов фитопатогенных грибов. (Ковалев,1989).

На территории США имеются сведения о 52 видах грибов, встречающихся на амброзии, но они в основном поражают все растения семейства Asteraceae. Однако некоторые грибные патогены ограничены в своем развитии только родом *Ambrosia*. Это *Septoria ambrosiicola* Speg. и *Passalora ambrosiae* (Chupp) Crous и U. Braun (синоним *Cercospora ambrosiae* Chupp). Гриб *Pustula tragopogonis* (Pers), известный также как *Albugo tragopogonis* (Pers.), кроме амброзии поражает подсолнечник. В то же время *P. tragopogonis* и *P.xanthii* имеют различные формы специализации и приурочены только к роду *Ambrosia*. Некоторые формы мучнисторосяного гриба *Golovinomyces cichoracearum* var. *chichoracearum* (DC.) V.P. (синоним *Erysiphe cichoracearum* DC.) специализируются только на *A. artemisiifolia* (Brieze et al., 1994). Специализированная форма *P. tragopogonis*, обнаруженная в Канаде, является агрессивным патогеном, который подавляет амброзию и уменьшает продуктивность пыльцы и семян. (Hartmann & Watson,1980). Трудности по наработке большого количества болезнетворного организма (микогербицида) пока не обеспечили коммерческой выгоды (Teshler et al., 2002).

Выявлен гриб *Phoma* sp. (фомопсис) на *A. artemisiifolia* L. на Севере Америки, который в настоящее время является высокоспециализированным микогербицидом (Brieze et al., 1995). Применение *Phoma* sp. совместно с листоедом *Ophraella communa* Le Sage (Coleoptera: Chrysomelidae) имело синергетический эффект в уничтожении *A. artemisiifolia* (Teshler et al., 1996). К сожалению, в процессе производства этого микогербицида была утрачена его агрессивность по отношению к сорняку. Попытки возобновить природную популяцию положительных результатов не дали (Teshler et al., 2002).



В Европе делались попытки применения болезнетворных организмов *Phyllachora ambrosiae* и *Plasmopara halstedii*, которые поражали *A. artemisiifolia* L. и могли осуществлять долгосрочный контроль над этим сорняком. К сожалению, природные эпифитотии возникают редко, а в лабораторных условиях, биологические особенности грибов не позволяют наработать микогербицид, для дальнейшего его применения (Kiss, 2007).

В СССР проводилась работа с местными штаммами грибов. Наиболее перспективными в борьбе с амброзией были грибы *Albugo tragopogonis* (Pers) и *Streptomyces hydrosporicus* (Вялых, Жерягин, 1977), однако положительных результатов получено не было (Ковалев, 1977). Инфицируемость амброзии составила 10 – 60 % и зависела от количества влаги, необходимой для прорастания спор (Угрюмов и др., 1996). На основе метаболитов актиномицета *Streptomyces hydrosporicus* японскими исследователями создан биопрепарат Биалофос, который прошел испытания в России. Его применяют в фазе 6 - 8 настоящих листьев, в дозе 0,25-0,5 кг д.в/га, наблюдалась 55 - 78%-ная гибель сорняка, а в дозе 1-1,5 кг д.в/га, полное уничтожение (Хлопцева, 1996).

С.С. Ижевским и А.А. Серяпиным в 1989 году был создан способ борьбы с амброзией полыннолистной на непахотных землях (Патент SU 1717053), который заключался в обработке растений амброзии суспензией, содержащей ассоциацию штаммов микроскопических грибов *Alternaria alternata* (Fr.) Keissler ВКМФ-3145D, *Cladosporium herbarum* (Pers) Link, ex Fr. ВКПМР-31460, *Fusarium semitectum* Borket Rav. ВКПМЕ-31470 в равных соотношениях и системный гербицид (Раундап, Афалон, Семерон) в сублетальных концентрациях. Добавка гербицида Афалон обеспечивала хорошее проникновение суспензии в растения через листья. Эффективность заражения соцветий амброзии препаратом составила  $98,0 \pm 3,8$  %. При этом наблюдалось также значительное поражение женских цветков амброзии, что

резко снизило семенную продуктивность и последующую засоренность участков. В контроле, на одном растении сорняка насчитывалось в среднем 117,6 семян, в опыте количество семян снизилось до 0,5 шт.

В Приморском крае нами были проведены испытания этого препарата без добавления гербицида. После обработки амброзии полыннолистной первые признаки поражения растения появились на 7-е сутки. Характерным признаком поражения являлось потемнение цветоложа мужских соцветий, а затем потемнение переходит и на женский цветок. Внешний вид обработанных растений заметно отличался от контрольных. В теплые дни контрольные "пылили" пылью, листовая поверхность была светло-зеленой. Экспериментальные растения выделялись явно нарушенными органами воспроизведения. Максимальный пик поражения наблюдается на 13-е сутки после обработки: соцветия пораженных растений становятся жухлыми, эффективность составила 70 - 80 %. Дальнейшая работа была приостановлена из-за отсутствия препарата. Высокая эффективность препарата связана в первую очередь с высокой климатической влажностью (Есипенко, 1996).

Первые работы в СССР по разработке биологической борьбы с амброзией путем интродукции специализированных фитофагов начаты О.В. Ковалевым в 1965 году. С этой целью им была установлена международная кооперация по обмену фитофагами с лабораториями биологического контроля сорняков Канады, США (Институт биометода Британского содружества). В этот период информации по фитофагам амброзии в мировой литературе не было. Совместно с американскими и канадскими энтомологами была собрана информация о 450 видах насекомых, клещей, нематод и грибов, обитающих на 11 видах амброзии в Северной Америке (Ковалев, 1989). Проведенные исследования показали, что для интродукции крайне ограничен выбор специфических фитофагов, для амброзии было отмечено только 5 видов (Harris, Piper, 1970).

Мировая практика показывает, что биологический контроль лучше осуществлять с помощью комплекса насекомых-фитофагов. Такие программы осуществляются при одновременном применении и изучении биологии и экологии нескольких видов. Например, в Австралии против опунции оказались эффективными только 5 из 51 вида завезенных насекомых (Andress, 1976).

В 1967 году О. В. Ковалев осуществил интродукцию фитофагов амброзии полыннолистной в Советский Союз. Из Канады были завезены: совка *Tarachidia candefacta* Hübn (Noctuidae) (рисунок 58); листовертка *Epiblema strenuana* Walker (Tortricidae), (рисунок 59); жук барис – *Baris interstitialis* Say (Curculionidae) (рисунок 60). Осенью 1967 года эти виды были направлены в наш институт ФГБНУ ВНИИБЗР (г. Краснодар), для проведения дальнейших исследований.



Рисунок 58 - Амброзиевая совка (*Tarachidia candefacta* Hübn.),

(© Phil Myers)

При транспортировке листовертка погибла, совка и жук были сохранены до весны. Первые опыты, связанные со специализацией питания, показали, что жук барис, наряду с амброзией, сильно повреждал подсолнечник и, таким образом, не мог использоваться по назначению. Совка тарахидия оказалась перспективной для работы в области биологического уничтожения амброзии полыннолистной (Ковалев, Самусь, 1972).

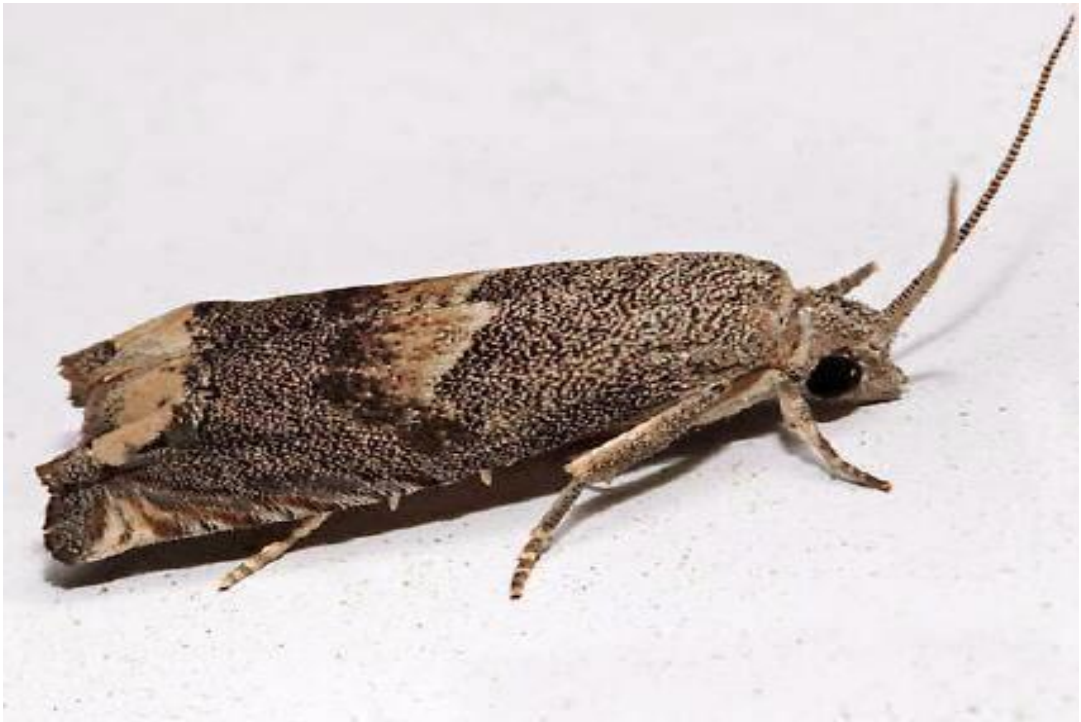


Рисунок 59- Амброзиевая листовертка *Epiblema strenuana* Walker  
(© Ken Childs)



Рисунок 60- Жук барис – *Baris interstitialis* Say

В 1970 году на Северный Кавказ была интродуцирована *Euaresta bella* Loew, 1873 (Diptera, Tephritidae) (рисунок 61). Личинки развиваются в семенах амброзии. Итоги интродукции неизвестны (Kovalev, 1979). Муха *Euaresta bella* (Loew) была интродуцирована в Китай в 1980 году из СССР, вид не адаптировался (Zhou et al., 2009). В 1991 году *E. bella* была повторно интродуцирована из Австралии (McFadyen, 1992). Проведенные тесты на специфичность питания показали, что муха может развиваться на подсолнечнике, однако экономический ущерб от нее на подсолнечнике, как полагали, был низким (Wan et al., 1995).



Рисунок 61 - Плодовая амброзиевая мушка *Euaresta bella* Loew

В 1978 году на Северный Кавказ был интродуцирован *Brachytarsus(Trigonorrhinus) tomentosus* (Say, 1827) (Coleoptera, Anthribidae). Этот жук питается мужскими соцветиями амброзии. Итоги интродукции неизвестны (Kovalev, 1979).

Амброзиевый листоед *Zygogramma suturalis* (Fabricius, 1775) (Coleoptera, Chrysomelidae) в 1978 г. был интродуцирован в количестве 1500 жуков из Канады (провинция Онтарио) в окрестности г. Ставрополя, и несколько десятков жуков из США в Абхазию (Ковалев, 1981). На седьмом году акклиматизации *Z. suturalis*, в 1985 году, на посевах многолетних трав, засоренных амброзией, был обнаружен ранее неизвестный процесс – формирование устойчивой незатухающей волны насекомых, движущихся без изменения формы с постоянной скоростью (Ковалев, Вечернин, 1986).

Интродуцированный в 1990 году из Америки в Австралию *Z. suturalis* дал положительный результат в уничтожении амброзии (Palmer et al., 2010).

В 1985 году *Z. suturalis* был интродуцирован в Китай. Популяция жуков была собрана в СССР и Канаде, итоги интродукции неизвестны (Wan et al., 1995).

Прерывчатый полосатый листоед *Zygogramma disrupta* Rogers был интродуцирован в СССР вместе с *Z. suturalis*. Этот вид встречается в южных районах Северной Америки и обитает на амброзии многолетней (Ковалев, Медведев, 1983; Ковалев и др., 1983). Впервые *Z. disrupta* в Приморье завезен нами в 1989 г., однако завезенная партия (несколько десятков жуков) погибла в лабораторных условиях (Есипенко, 1996) (рисунок 62).



Рисунок 62 - Рисунок надкрыльев полосатого амброзиевого листоеда  
*Z. disrupta* Rogers (Ковалев и др., 1986 г.)

Нами при разработке программы биологического контроля против амброзии полыннолистной на Российском Дальнем Востоке, в лаборатории экологии насекомых в БПИ ДВО РАН, нами был разработан план мероприятий, предусматривавший завоз комплекса насекомых - фитофагов, повреждающих цветки, семена, листья, стебель и корень *A. artemisiifolia* L. В период с 1985 по 1987 годы нами было интродуцировано в Приморский край 3 вида насекомых - фитофагов: *Zygogramma suturalis* (F.) (Coleoptera, Chrysomelidae) - амброзиевый листоед; *Z. disrupta* Rogers. (Coleoptera,

Chrysomelidae) - прерывчатый полосатый листоед; *Tarachidia candefacta* Hübn. (Lepidoptera, Noctuidae), - амброзиевая совка (Есипенко, 2007, 2013, 2014).

Другим не менее интересным и перспективным биологическим агентом является *Ophraella communa* LeSage (Coleoptera: Chrysomelidae). Это олигофагом, питающийся на растениях семейства Asteraceae из Северной Америки (Futuyma, 1990). Жук случайно был завезен в Японию и обнаружен в префектуре Chiba в 1996 (Takizawa et al., 1999). За короткий промежуток времени жук распространился на Японских островах Кюсю и Сикоку (Tamura et al., 2004). Фитофаг поедает только *A. trifida* L., *Xanthium strumarium* L., *X. canadense* и был признан, потенциальным биологическим агентом против амброзии (рисунок 63).



Рисунок 63 - Перспективный биологический агент *Ophraella communa* LeSage (Coleoptera: Chrysomelidae) в подавлении амброзии полыннолистной



В 2001 году этот жук был уже обнаружен в Китае в провинции Цзянсу (Zhang et al., 2005), в настоящее время он рассматривается как перспективный агент для биологического контроля амброзии полыннолистной на юге Китая (Zhou и др., 2009). Жук направляется в восточные части Китая, он отмечен в провинциях Цзянси, Хунань, Хубэй, Аньхой, Фуцзянь, и Чжэцзян, где активно уничтожает *A. artemisiifolia*, продвижение на север страны ограничивает температурный фактор (Meng et al., 2007). Интродукция *O. communa* LeSage на территорию России невозможно из-за низких температур в зимний период.

Таким образом, из всех насекомых фитофагов интродуцированных на Юг России, акклиматизировалось только два вида: *Z. suturalis* и *T. candefacta*. Из трех американских видов, интродуцированных нами в Приморский край, акклиматизировался только амброзиевый листоед *Z. suturalis*. Наиболее эффективным видом в биологическом подавлении амброзии оказался в первые годы амброзиевый листоед, который за счет образования уединенной популяционной волны, что способствовало не только разрушению обширных очагов амброзии на территории юга России, но и распространению листоеда по Черноморскому побережью. В результате этого явления снизилось количество семян в почве, увеличилась урожайность сельскохозяйственных культур и восстановилась динамика растительности, существовавшая до начала инвазии амброзии (Ковалев и др., 2013; Тютюнов, Ковалев, 2014, Есипенко, 2013).

## Глава 5 БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АМБРОЗИЕВОЙ СОВКИ В УСЛОВИЯХ ЮГА РОССИИ

Амброзиевая совка относится к семейству Noctuidae отряда Lepidoptera, ее полное название *Acontia (Emmelia) candefacta* (Hübner, 1831) = *Tarachidia candefacta* (Hübner, [1827]) = *Tarache candefacta* Hübner, [1831] = *Micra haworthana* Westwood, 1851 = *Acontia debilis* Walker, [1858] = *Acontia neomexicana* Smith, 1900 = *Tarachidia candefactella* Strand, 1916 = *Acontia (Emmelia) candefacta* = *minuta* Hübner, 1808-09. urn:lsid:lepidoptera.pro:taxname:6994.

Совка имеет Неарктическое происхождение. Она широко распространена на Севере Америке, ее ареал от южной Канады до Мексики, но в основном она встречается в южных областях (Forbes, 1954). Эволюционная радиация рода *Tarachidia* Hamp. возможно сопряжена с эволюцией амброзиевых, так как их кормовые растения отмечены только среди видов *Ambrosia* и *Iva* (Ковалев, 1971). *T. candefacta* хорошо идентифицируется по морфологии крыла (рисунок 64) и гениталию самца (рисунок 65) (Lehmann, 2005).



Рисунок 64 - Рисунок крыла амброзиевой совки

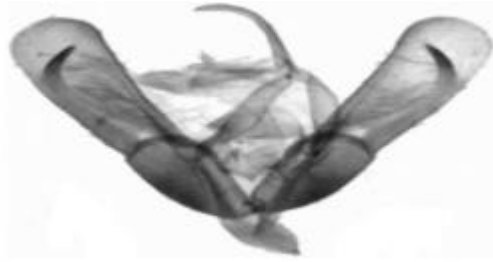


Рисунок 65 - Гениталий самца амброзиевой совки

### 5.1 История формирования современного ареала амброзиевой совки

На Юг России совка была интродуцирована в 1967 году. Первое время она разводилась в лабораторных условиях, где изучались особенности экологии и биологии данного вида. В 1969 году были проведены первые выпуски амброзиевой совки в окрестностях г. Краснодара. Первые годы В.И. Самусь (из устных сообщений) обнаруживал ее регулярно в радиусе 100 км от мест ее выпуска, но к концу 1985 г. ее численность была крайне низкая, а к 1990 году она исчезла. Проведенные нами исследования на протяжении трех лет, не выявили амброзию совку в зарослях амброзии, было принято решение, что итоги интродукции неудачные и вид не акклиматизировался.

При исследовании В.И. Щуровым (1998) фауны чешуекрылых Северо-Западного Кавказа на свет были отловлены бабочки амброзиевой совки (1998). Отловленные бабочки свидетельствуют об акклиматизации вида на территории Краснодарского края, но ее популяции распределены по территории неравномерно. Совка в основном встречается во влажных предгорных зонах в Северском районе в окрестностях станицы Убинской. По долинам рек и обочинам лесовозных дорог, часто заросших амброзией, она проникла на юг далеко в горы на высоту до 1500 м над ур. м. (найдена на склонах горы Папай). На высоте до 600 - 800 м над ур. м. она обычна. На

Черноморском побережье совка распространилась на запад и восток от поселка Лазаревское (п. Верхняя Хобза, Воронцовка, верховья реки Хоста). В Геленджикском районе встречается в окрестностях поселка Бетта (Щуров, 1998, 2004) (рисунок 66).

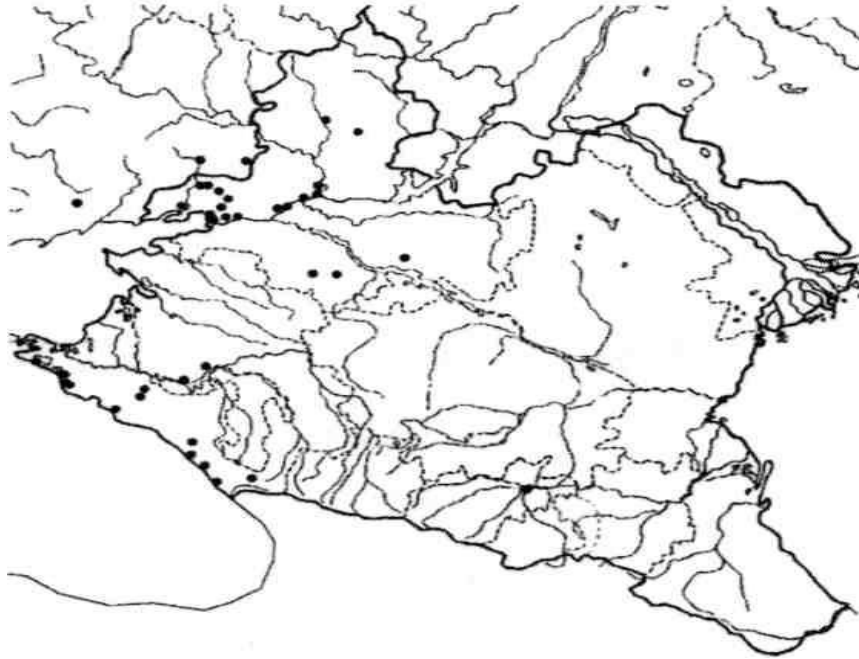


Рисунок 66 - Местонахождения амброзиевой совки на территории Юга России (Полтавский и др., 2009)

Завезенные нами в Приморский край в 1988 году гусеницы амброзиевой совки 2 - 3-го возрастов, были выпущены на экспериментальном участке, заросшем амброзией, в совхозе "Дмитриевский". В августе растения с питающимися гусеницами нами были накрыты садками из марли. В конце августа гусеницы окуклились в почве на глубине 1-1,5 см. Весной при тщательном наблюдении вылет бабочек обнаружен нами не был. При детальном изучении выявлено, что куколки погибли в зимний период. В дальнейшем работа по завозу амброзиевой совки не проводилась (Есипенко, 1996).

## 5.2 Морфологические признаки амброзиевой совки

Имаго (рисунок 67). Размах крыльев 18 - 23,5 мм. Основная окраска создается белыми чешуйками, покрывающими поверхность тела, затемненными полосами на наружной половине передних и задних крыльев. Основной фон передних крыльев белый. Базальная перевязь сохраняется в виде темно-серой точки в основании крыла, легкого штриха на костальном крае и варьирующего в размерах размытого темно-серого пятна в нижней половине, почти незаметного из-за покрывающих его белых чешуек. Круглое пятно редуцировано до черной точки (0,25 - 0,45 мм в диаметре) в срединной ячейке. Все медиальное поле под срединной ячейкой занимает умбра в виде треугольного пятна; граница поля отделена белым промежутком от круглого пятна. На костальном крае умбра представлена небольшим клиновидным пятном. Между этими двумя пятнами в виде размыва - желтое опыление. Степень выраженности умбры варьирует. Снизу переднее крыло светло-песчаное по костальному краю и равномерно синевато-серое в остальной части. Заднее крыло бледное, в основании с широкой темно-дымчатой полосой, бахромка только в нижней трети дымчатая, в остальной - светлая; нижняя поверхность заднего крыла блестящая, однотонно-светлая.

Голова и грудь чисто белые. Усики щетинковидные, в тонких ресничках; характерный для рода выступ лба полушаровидный, буровато-желтый. Третий членик пальп в буроватых чешуйках. Голени и лапки передних и средних ног серого оттенка. Окраска брюшка от белесоватого до желтовато-серого.

Яйцо имеет полушаровидную форму, постепенно суживающееся к вершине, основание слегка закруглено. Свежеотложенное яйцо имеет светло-зеленую окраску, по мере развития окраска темнеет и к моменту выхода гусениц яйцо становится темно-коричневым. Хорион имеет ячеистую

структуру, образованную продольными и поперечными ребрами. Продольные ребра округлые, почти прямые, с едва заметной бороздкой посередине, их число 26 - 28, поперечные - слабые. К микропилярной зоне на срезе вершины подходит только 6 продольных ребер. Структура микропилярной розетки образована 5 продольными лопастями и окружена 4 венцами овальных лопастей, по 6 в каждом венце. Самки откладывают яйца по одному, прикрепляя их к волоскам листьев и стеблей растения.



Рисунок 67 - Внешний вид имаго амброзиевой совки  
(Краснодарский край, 2007 г.)

Гусеницы (рисунок 68) совки, только что вышедшие из яйца, небольшие – 1.5 - 2 мм в длину, темные с черной головой. Гусеницы второго возраста имеют кремовую окраску с коричневыми точками, которые в дальнейшем сливаются, образуя поперечные, хорошо заметные кольца. В третьем возрасте гусеницы приобретают темно-зеленую окраску с

коричневыми поперечными кольцами. Гусеницы четвертого и пятого возрастов имеют темно-зеленую окраску с хорошо заметной дорзальной полосой. Размеры головной капсулы по возрастам: I - 0,250 - 0,300 мм, II - 0,375 - 0,425 мм, III - 0,500 - 0,625 мм, IV - 1,025 - 1,175 мм, V - 1,450 - 1,675 мм. Длина тела взрослой гусеницы (V возраста) 25 мм, ширина 2,5 мм. Тело тонкое, длинное, голое, с приподнятым 8-м сегментом; кожа гладкая. Вторичные щетинки отсутствуют. Щетинки буроватые, заостренные. Щитки несклеротизированные, слабозаметные. Рисунок грудного щита темнее основного рисунка тела, анальный щит не выделяется. Стигмы овальные, беловатые, с тонким темно-бурым ободком. Ноги одного тона с телом. Голова сохраняет общий рисунок тела, бледнее основного тона (Ковалев, Рулева, 1970).



Рисунок 68- Гусеница амброзиевой совки  
(Canadian National Collection, 2008)

Гусеницы совки имеют только три пары брюшных ног, всвязи с чем передвигаются они подобно пяденицам.

Куколка (рисунок 69). Длина куколки самки - 7,2 - 8,2 мм, ширина - 3,1 - 3,5 мм. Куколки в почве находятся в плотном коконе из частичек почвы. Длина кокона - 10 - 11,5 мм, ширина – 6 - 7 мм. Размеры куколочной камеры: 9 - 9,5 мм,- длина, 5 - 5,2 мм - ширина. Окраска куколки зеленая, с буроватыми кольцами на 4 - 6 сегментах.



Рисунок 69- Куколка амброзиевой совки (Краснодарский край, 2010 г.)

### 5.3 Биология и фенология амброзиевой совки

В ходе наших наблюдений выявлено, что вылет бабочек в природе в условиях Краснодарского края наблюдается в конце апреля – начала мая и может продолжаться до конца месяца. К этому времени среднесуточная температура достигает, как правило, + 22 °С. Спаривание происходит на второй день, а яйцекладка - на 3 - 4 день после вылета. Бабочки откладывают яйца через три дня после вылета (рисунок 70).





Рисунок 70 – Самка *T. candefacta* Hübн. в момент откладки яиц

Температура и влажность воздуха в значительной мере определяют быстроту онтогенеза, продолжительность жизни, плодовитость имаго, прожорливость и характер поведения насекомых, питание.

С целью определения специфичности откладки яиц совкой, нами в одном из садков помещалось только растение амброзии, во втором - культурные растения в горшках: пшеница, томат, капуста, огурец, в третьем - культурные растения и амброзия. В каждый садок было помещено по одной паре бабочек совки. Наблюдения проводились ежедневно. В первом садке бабочки большую часть времени проводили на амброзии и откладывали яйца на листья. Во втором садке бабочки не реагировали на культурные растения и яйца откладывали на стенки садка. В третьем садке бабочки были на растениях амброзии, куда и откладывали яйца. Таким образом, нами установлено, что в естественных условиях у совки ярко выраженная специфичность откладки яиц на растение хозяина.

Общая продолжительность развития первой генерации в зависимости от абиотических условий составляет в среднем 50 суток, развитие второй генерации совки составляет 31 день. Продолжительность развития третьего

поколения совки не отличается от развития второго поколения и составляет также 30 - 32 суток (рисунок 71).

Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь		
I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
0	0	0												
	+	+	+	+										
		*	*											
		^	^	^	^									
			0	0	0									
					+	+	+							
					*	*	*							
						^	^	^						
							0	0	0					
									+	+				
									*	*	*			
									^	^	^			
										0	0	0		

Рисунок 71 - Фенограмма амброзиевого листоеда *T. candefacta*

в Краснодарском крае

\*- яйцо, ^ -гусеница, 0 –куколка, + -бабочка

Плодовитость бабочки в среднем 300 яиц, но в поколениях неодинакова и зависит в основном от питания гусениц. В условиях лаборатории наиболее плодовиты бабочки второго и третьего поколения (рисунок 72).

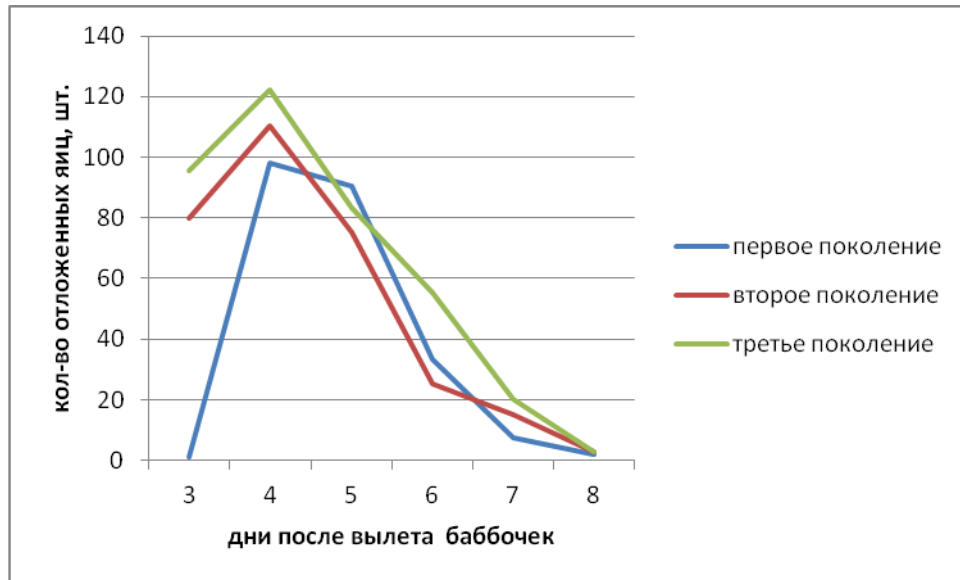


Рисунок 72– Плодовитость бабочек совки в поколениях

Период откладки яиц продолжается обычно 4 - 6 суток, причем 80 - 90% яиц откладываются в течение первых 2 - 3 суток. Средняя продолжительность жизни для самцов составляет 11 - 12 суток, самок - 13 - 15 суток. Эмбриональное развитие совки в лаборатории продолжается 2-3 суток. Отродившиеся гусеницы небольшие, 1,5 - 2 мм в длину, темные, очень активны и сразу же приступают к питанию.

Большое влияние на эмбриологическое развитие оказывает температура. При содержании яиц при температуре 20 °С в лабораторных условиях длительность эмбрионального развития составляет от 6 до 8 суток, а при 30 °С от 3 до 4 суток. Влажность окружающей среды также сказывается на продолжительности эмбрионального развития, хотя и не так явно (таблица 5). В результате наших исследований выявлено, что оптимальными условиями для развития яиц совки являются относительная влажность от 60 до 80 %, и температура 25-30 °С, при которых наблюдаются минимальная продолжительность эмбрионального развития и максимальное количество отродившихся гусениц.

Таблица 5 – Влияние температуры и влажности воздуха  
на продолжительность развития яиц совки

Температура воздуха, °С	Число яиц, шт.	Относительная влажность воздуха, %	Отродилось гусениц		Средняя продолжительность эмбрионального развития, суток.
			особей, шт	%	
20	35	60	12	34	8
	35	80	17	48	6,5
	35	100	20	57	6,5
25	35	60	14	40	6,0
	35	80	16	46	4,5
	35	100	22	63	4,5
30	35	60	10	28	4,5
	35	80	26	75	3,5
	35	100	28	80	3,5

Первая линька гусениц происходит через двое суток после отрождения. Гусеницы второго возраста отличаются от первого только окраской. В этот период они растут очень медленно. Линяют через 2 - 3 суток после первой линьки. Гусеницы первого возраста выедают на листьях мелкие отверстия, второго возраста - ткань листа с одной стороны, выедая мезофилл до эпидермиса.

Гусеницы третьего возраста интенсивно питаются и очень быстро растут. Линька их происходит через 3 - 4 суток после предыдущей, длина тела достигает 9,8 - 10 мм. В этом возрасте гусеницы выедают всю паренхиму листьев, оставляя лишь крупные жилки. Продолжительность четвертого возраста значительно больше и составляет 4 - 5 суток. В этот период гусеницы быстро растут и очень прожорливы. К моменту линьки они достигают 20 мм длины.

Нашими экспериментальными исследованиями установлена потребность гусениц старших возрастов: III возраст - 32 мг; IV возраст - 45 мг; V возраст - 65 мг. В течение всей жизни одна гусеница съедает 200 мг корма. Молодые листья амброзии поедаются гусеницами на 95 - 100%, остаются лишь черешок и часть центральной жилки (рисунок 73). Старые листья поедаются хуже на 40-50%.

Гусеницы пятого возраста почти не отличаются от четвертого. Перед окукливанием они уменьшаются в размерах в 1,5-2 раза и у них появляются темно-коричневые (иногда красные) поперечные кольца. Средняя продолжительность стадии гусеницы составляет 14 суток.



Рисунок 73 – Растение амброзии, поврежденное гусеницами амброзиевой совки (Краснодарский край, 2008 г.)

Проведенные нами исследования развития гусениц в различных условиях температуры и влажности показали, что оптимальными условиями

являются температура воздуха 25 - 30 °С и влажность 80-100 %. Продолжительность стадии гусеницы составляла 13 - 15 суток, число окуклившихся достигало 90 - 100 % (таблица 6).

Таблица 6 – Влияние температуры и влажности воздуха на продолжительность развития гусениц совки

Температура воздуха, °С	Количество гусениц, шт.	Относительная влажность воздуха, %	Окуклилось		Средняя продолжительность эмбрионального развития, суток.
			Особей, шт	%	
20	35	60	14	40	18,5
	35	80	31	88	18,5
	35	100	28	80	18,0
25	35	60	19	54	14,5
	35	80	33	94	14,5
	35	100	34	97	14,5
30	35	60	14	40	12,5
	35	80	33	94	12,5
	35	100	31	88	12,5

Окукливание происходит в верхнем слое почвы, на глубине 1,5 - 2 см., а иногда на поверхности, под комочком земли. Перед окукливанием гусеницы из частичек земли, песка делают земляной фасолевидный кокон, выстланный внутри нитью длиной 12 - 15 и шириной 6 - 8 мм. Куколка зеленая имеет длину 9 - 13 мм. Средняя продолжительность стадии куколки составляет 12 суток. Развитие куколок совки так же, как и гусениц, зависит от температуры воздуха. При температуре 30 °С куколки заканчивают свое развитие за 12 - 13 суток, а при 20° – за 17. Повышение температуры на 5 °С приводит к сокращению стадии куколка в среднем на 2 - 3 дня. Следует отметить, что влажность воздуха не оказывает заметного влияния на развитие куколок. Это связано, вероятно, с защитной ролью капсулы, в которой

находится куколка. Капсула - это приспособление для преодоления неблагоприятных условий, в том числе и пониженной влажности (таблица 7).

Таблица 7 - Влияние влажности на продолжительность развития куколок совки

Температура воздуха, °С	Количество куколок, шт	Относительная влажность воздуха, %	Вылетело бабочек		Средняя продолжительность стадии куколки, суток.
			Особей, шт	%	
20	25	60	9	36	16,5
	25	80	8	32	16,5
	25	100	8	32	16,5
25	25	60	9	36	14,0
	25	80	8	32	14,0
	25	100	9	36	14,0
30	25	60	9	36	12,5
	25	80	6	24	11,5
	25	100	7	28	11,5

Полученные нами данные свидетельствуют, что лишь из 30 – 40 % куколок вылетели бабочки. Остальные куколки находились в стадии факультативной диапаузы. Для подтверждения данной гипотезы нами был проведен опыт по дополнительной реактивации куколок. С этой целью их поместили в холодильную камеру, в которой поддерживали температуру + 5-7 °С в течение 10 дней. После этого температуру довели до 20 °С. На 16 - 18 сутки вылетело 30 % бабочек, остальные куколки при вскрытии оказались погибшими. Таким образом, в лабораторных условиях удалось получить данные по реактивации куколок, свидетельствующие, что из 60-70 % куколок вылетели бабочки.

Состояние факультативной диапаузы известно для многих видов насекомых, в том числе и совок (Данилевский, 1957, 1961; Кожанчиков, 1959). Причины, вызывающие диапаузу лишь части особей одной и той же популяции, пока не выяснены. Считается, что это приспособление вида на

случай гибели нормально развивающихся особей от неблагоприятных условий в дальнейшем (Яхонтов, 1969).



## Глава 6 БИОЛОГИЧЕСКИЕ И АУТЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА НА ЮГЕ РОССИИ И РОССИЙСКОМ ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

Первый выпуск амброзиевого листоеда в Краснодарском крае прошел в 1985 году (по договору с Зоологическим институтом Российской академии наук, под руководством В. А. Ярошенко) в районе городов Горячий Ключ и Армавир. Кроме того, отмечена миграция листоеда на территорию Краснодарского края из сопредельного Ставропольского края (п.Приозерный).

Второй завоз амброзиевого листоеда в Краснодарский край был осуществлен в 1986 году А. С. Замотайловым в окрестностях Лазаревского района (г.Сочи) и на территории лесопарка Красный Кут (окр. г. Краснодара). Всего было выпущено более 500 особей листоеда, привезенного из экспериментальной лаборатории ЗИН Ставропольского края. В августе 1986 года (около 100 особей) и в июне 1987 года (1500 особей) были выпущены жуки на территории ботанического сада Кубанского государственного университета (г.Краснодар) (Шаповалов и др., 2013).

Рекогносцировочные экспериментальные выпуски амброзиевого листоеда в Приморье были проведены в 1982-1983 гг. В.Н.Кузнецовым (БПИ ДВО РАН), С.С.Ижевским (ВНИИКР) и оказались успешными. Перезимовка особей в новых условиях послужила основой для дальнейшей работы с этим фитофагом. Первый выпуск крупных партий амброзиевого листоеда был осуществлен 4-5 августа 1985 г. на нескольких сильно заросших амброзией участках Черниговского (с. Дмитриевка) и Спасского (с. Дубовское) районов. Всего было завезено 280 тыс. особей. В 1986 г. дополнительно завезено 154 тыс. живых жуков листоеда (Есипенко, 1991, 1998).

### 6.1 Систематическое положение *Zygogramma suturalis* (F.) в семействе Chrysomelidae, филогения, эволюция вида

Виды рода *Zygogramma* Chevrolat, 1837 (= *Zygospila* Achard, 1923) относятся к подсемейству Chrysomelinae, семейству Chrysomelidae. Подсемейство Chrysomelinae является большим космополитическим таксоном и насчитывает почти 2000 видов (Farrell, 1998), из 133 родов (Daccordi 1994). Это как правило круглые и очень выпуклые жуки, живут в основном в умеренных областях Австралии и Южной Америки, но хорошо представлены также в голарктической области (Daccordi, 1982). Трофически они связаны, как правило, с растениями одного семейства или с растениями одного рода (Jolivet, Hawkeswood, 1995).

До последнего времени род *Zygogramma* помещался в самостоятельную трибу Zygoqramini на основании такого признака, как сросшиеся коготки, но сейчас его включают в трибу Doryphorini (Ковалев, Медведев, 1983) по наличию у рода *Zygogramma* сросшихся швов переднегруди. К этой же трибе относится и опасный вредитель картофеля *Leptinotarsa decemlineata* Say - колорадский жук. Род *Zygogramma* насчитывает 48 видов, из них 35 распространены в Мексике (Ковалев, Медведев, 1983). Единого мнения об объеме рода *Zygogramma* нет, и по другим данным, он включает лишь 14 видов, которые распространены в штатах Индиана, Канзас, Колорадо, Монтана, Луизиана, Техас, Нью-Мексико, Аризона (Arnett, 1962). Жук *Z. suturalis* (F) является естественным фитофагом *A. artemisiifolia* в Канаде и Соединенных Штатах (рисунок 74), однако существенного уничтожения сорняка не отмечается, вероятно, это связано с местными хищниками и паразитами (Teshler et al., 2002).

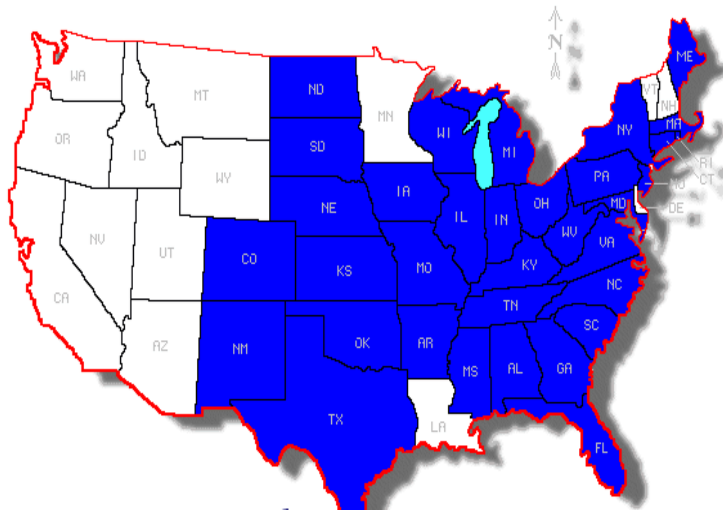


Рисунок 74 - Естественный ареал *Z. suturalis* в США (Восточные Соединенные Штаты, Великие равнины, Колорадо, Нью-Мексико и канадские области Онтарио и Квебека. (Riley et al., 2003)

Тауэром (1906) при выполнении филогенетической реконструкции рода *Leptinotarsa*, на основании рисунка надкрылий, род *Leptinotarsa* выводится из рода *Zygogramma* от видов группы *Z. dulcis* Stal. и *Z. novemvirgata* Stal. Рисунок надкрылий этих видов дает основание считать его архетипом рисунка *Leptinotarsa*. В то же время строение челюстных щупиков у этих родов значительно отличается; у рода *Zygogramma* коготки у основания сросшиеся, а у *Leptinotarsa* - нет. Так образом, мнение Тауэра не является бесспорным. Правильнее рассматривать оба рода как сестринские, развивающиеся независимо от общих предков (Ушатинская, 1981).

Триба Doryphorini наиболее молодая в подсемействе Chrysomelinae, что является одной из причин широкого раселения ее представителей *L. decemlineata* Say, *Z. suturalis* (F.) (рисунок 75).



Рисунок 75 - Амброзиевый листоед (Краснодарский край, 2010 г.)

В северных районах США (Небраска, Дакота, Мичиган) встречается подвид *Z. suturalis casta* Rog., который отличается от номинативного раздвоенной дискальной полосой. В штате Арканзас оба подвида часто встречаются вместе, что позволяет предположить, что такая изменчивость является клинальной, с продвижением на север разные цветковые формы встречаются раздельно (Ковалев, Медведев, 1983). Завезенная в Россию популяция из Канады (Онтарио) принадлежит к темноокрашенной форме. Кроме *Z. suturalis* (F.), в Северной и Южной Америке выявлены еще 2 вида этого рода (*Z. disrupta* Rogers и *Z. tortuosa* Rog.), развивающихся на амброзии (*Ambrosia spp.*). Перспективно использовать эти виды в комплексе с *Z. suturalis* (F.) для биологического подавления амброзии полыннолистной на территории России, в том числе и на Дальнем Востоке.

Для *Z. suturalis* (F.) предложено русское название - "полосатый амброзиевый листоед" (Ковалев, Медведев, 1983). Однако в отечественной

литературе закрепилось название "амброзиевый листоед", которое в действительности относится к названию рода *Zygogramma*. Это связано с тем, что в России и странах СНГ акклиматизировался единственный вид этого рода.

Жуки, завезенные из Северной Америки, первые годы не летали, но в 1983 появились «летуны», у которых наблюдался «кувыркающий» полет. В 1984 г. в воздух одновременно поднимались уже тысячи насекомых, и это было связано с миграционной активностью в конце июля - августе. Морфологический анализ крыловой пластинки не выявил существенных различий в строении крыльев летающих и нелетающих особей (Ковалев, 1989). Данное явление наблюдалось нами и на территории Приморского края, но полеты были отмечены единичные, и, скорее всего, они носили характер планирования. В тихую, солнечную погоду листоед забирался на верхнюю точку амброзии, поднимал надкрылья и, расправив крылья, начинал активно ими двигать, легкий порыв ветра относил жука она 5 - 10 метров от места взлета (рисунок 76).



Рисунок 76 - Летающие особи амброзиевого листоеда (Ковалев, 1989)

## 6.2 Морфология имаго амброзиевого листоеда

Описание морфологических особенностей *Z. suturalis* (F.) составлено по работам О.В. Ковалева (1971а, 1979); О.В. Ковалева, В.Н. Черкашина (1981); О.В. Ковалева, Л.Н. Медведева (1983); О.В. Ковалева, С.Б. Белокобыльского (1989); Г. Пайпер (Piper, 1975, 1978) с нашими дополнениями и изменениями.

Имаго. Тело широкоовальное, коренастое, буро-коричневое, со слабым бронзовым или зеленоватым оттенком. Рисунок надкрыльев *Z. suturalis* представлен 2 темными продольными полосами (шовной и краевой) (рисунок 77). Обе полосы образуют характерные базальные прямоугольные выступы. Ширина темных полос может значительно уменьшаться или, наоборот, значительно увеличиваться до почти сплошных бурых надкрылий. Самец отличается от самки, кроме размеров, более широкими передними лапками и строением последнего стернита брюшка, который у самки с округлым задним краем, в густых равномерных точках. У самца последний стернит с прямо срезанным задним краем, несущим небольшую срединную лопасть (посередине она почти без точек), с неглубоким вдавлением.

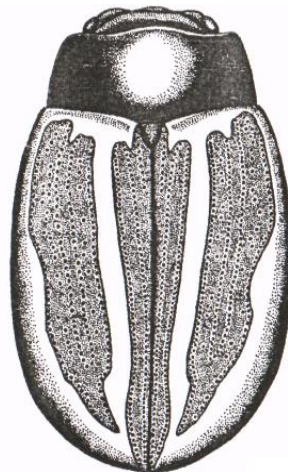


Рисунок 77 - Верхняя поверхность тела *Z. suturalis* (Ковалев и др., 1986 г.)

Голова прогнатическая. Наличник отделен ото лба бороздкой. Глаза сложные, хорошо развиты, удлинено-овальной формы. Усики короче тела, нитевидные, состоящие из 11 члеников. Верхняя губа с вогнутым передним краем. Мандибулы короткие, массивные, с двузубчатой вершиной. Максиллы небольшие, челюстные щупики 4-члениковые, с коротким первым члеником, нижняя губа небольшая, с 3-члениковым щупиком.

Переднеспинка спереди сужена, боковая кайма развита. Передние и задние углы различимы. Диск равномерно выпуклый. Щиток небольшой, полукруглый. Надкрылья свободные, при основании шире переднеспинки. Исходный тип рисунка надкрыльев представлен 4 продольными темными полосками на светлом фоне, слитыми на каждом надкрылье в шовную и дискальную полосу. Крылья относятся к кантариноидному типу. Четко выделяются идущие от базиса кубитальная и анальная жилки. Первая под острым углом соединяется с остатком медиальной, как бы образуя незамкнутую ячейку. Слившись в одну, субкостальная, костальная и радиальная жилки идут по переднему краю крыла. У их вершины лежит обычно четырехугольная замкнутая радиальная ячейка. Структура жилкования крыла сильно изменчива. Наибольшее количество вариантов отмечено для анально-кубитальной зоны (О.В. Ковалев, 1989б).

Переднегрудь короче переднеспинки. Отросток простернума между передними тазиками довольно широкий, но часто вторично редуцируется. Передние тазиковые впадины открытые. Эпистерны переднегрудки слиты с эпимерами, так что шов между ними неразличим. От простернума они отделяются швом. Тазиковые впадины округлые.

Среднегрудь короткая, мезостернум широкий. Заднегрудь большая, эпистерны и эпимеры отделены швами, эпистерны узкие и длинные, сужаются кзади: эпимеры маленькие треугольные. Брюшко с 5 видимыми стернитами, из них 1 и 5 наиболее крупные. Число тергитов - 6, последний

тергит сильно склеротизирован, покрыт надкрыльями. Ноги короткие, лапки ложно 4-члениковые. 3-й членик расширен и образует широкую почковидную подушечку. Последний членик длинный, тонкий, прикреплен к четвертому, который крайне редуцирован и представлен пальцем. Коготки простые.

Половой аппарат самца состоит из цилиндрического более или менее заостренного кпереди и заметно изогнутого пениса и разнообразного по форме и строению тегмена. Вершина пениса широкая, тупая, по бокам с четкими полукруглыми вырезами, благодаря которым образуются заостренные боковые лопасти. Тегмен состоит из фаллобазы, которая расположена в базальной трети эдеагуса и представляет собой незамкнутое с дорсальной стороны и неправильной формы полукольцо.

Длина тела самца - 4,5 - 5,0 мм, самки - 5,2- 6,6 мм. Размеры зависят от климатических факторов (см.раздел Фенотипическая изменчивость популяций листоеда).

### 6.3 Морфология личинки амброзиевого листоеда

Яйцо. Продолговато-овальной формы, бледно-желтого цвета, хорион с тонкой ячеистой скульптурой. Длина - 1,2 мм ширина 0,5 мм.

Личинка листоеда I возраста светло-оранжевая, склериты тела светло-коричневые, щетинки длинные, светлые, зазубренные. Темя с 15 - 16 щетинками с каждой стороны, лобные швы очень слабые, плохо заметные, лоб с 10 щетинками, щетинки переднего края лба, наличника и верхней губы остроконечные, незазубренные (рисунок 78). Склерит переднеспинки слабо склеротизирован, все щетинки расположены по его краям. Средне- и заднеспинка и брюшные тергиты с 2 рядами выпуклых отчетливых склеритов, каждая из которых с 1-2 длинными щетинками, эпиплевральные



склериты с 3 - 4 щетинками. Склериты низа, кроме гипоплевральных, плохо заметные, каждый с 1 щетинкой. На 8 - 9 тергитах склериты сливаются в непарную пластинку. Верхняя сторона тела с многочисленными хорошо заметными темными склеритами, несущими густые очень длинные щетинки, которые вдвое длиннее склерита. Голова по отношению к телу очень крупная. Длина тела 1,9 ширина головной капсулы - 0,5 мм.

II возраст. Окраска желтовато-оранжевая. Верхняя сторона тела также с густыми многочисленными щетинками, но уже менее темными, сероватыми. Щетинки хорошо заметные, но более короткие, по длине примерно равны склериту (рисунок 78). Размеры головы относительно ширины тела значительно меньше, чем у личинки I возраста. Длина тела 2,3 мм, ширина головной капсулы 0,8 мм.

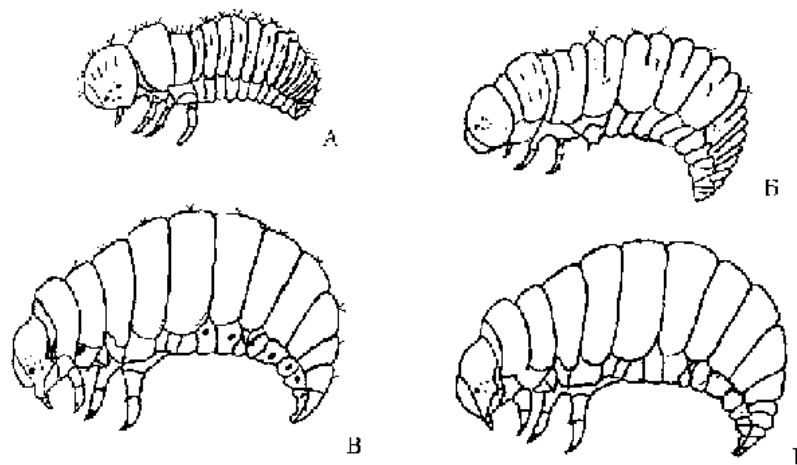


Рисунок 78 - Внешний вид личинок *Z suturalis* (F.) по возрастам.

А - I возраст, Б - II возраст, В - III возраст, Г - IV возраст (5:1)

III возраст. Светло-желтая с темными ротовыми частями. Верхняя сторона тела без склеритов с коротким шипиком (рисунок 78,79). Ширина головной капсулы составляет 1,0 - 1,1 мм, длина тела 4,3 - 4,4 мм.

IV возраст. Личинка по окраске сходна с личинками предыдущего возраста и имеет темноокрашенные ротовые части, усики и коготки (рисунок 78). Голова слабо склеротизирована, лобные швы практически неразличимы, темя с 20 - 24 притупленными щетинками с каждой стороны, эпикральный шов четкий. Лоб широкий, гладкий, с 10 длинными щетинками.



Рисунок 79 – Питающиеся личинки третьего возраста амброзиевого листоеда (Краснодарский край 2010 г.)

Наличник короткий, склеротизирован в основании, с 6 длинными щетинками и 2 порами. Верхняя губа с базальными выступами, ее передний край с неглубокой, широкой выемкой, на диске с 4 длинными щетинками и 2 порами, на переднем крае с 4 маргинальными щетинками с каждой стороны и с 6 щетинками на дне выемки. Мандибулы треугольные, с 5 зубцами, сбоку с 2 щетинками и 2 порами. Переднеспинка слабо склеротизирована, по

переднему и заднему краям со склеротизированными участками в виде пятен, несущими короткие щетинки; эпиплевральный склерит отсутствует. Средне- и заднеспинка без дорсальных склеритов, с 2 рядами мелких щетинок, крыловые склериты слабо склеротизированы.

#### 6.4 Размножение и индивидуальное развитие амброзиевого листоеда

##### 6.4.1 Особенности экологии и биологии амброзиевого листоеда

##### в условиях Приморского края

4-5 августа 1985 г. в Приморский край нами была завезена крупная партия листоеда и выпущено 260 тыс. особей на несколько сильно заросших амброзией участков Черниговского (с.Дмитриевка) и Спасского (с.Дубовское) районов Приморского края. В 1986 г. дополнительно было завезено еще 154 тыс. живых жуков листоеда.

Первое время после выпуска жуки концентрировались на наиболее высоких растениях (высотой 50-100 см). Плотность жуков спустя 10 суток составляла в среднем 6 - 7 жуков на одно растение. Спаривание наблюдалось уже через два дня после выпуска. Спаривающиеся особи находились преимущественно на высоких растениях амброзии; в случае отсутствия таковых жуки забирались на другие растения, которые возвышались над общим травянистым покровом.

Первая яйцекладка отмечена через 7 суток после выпуска, массовая - на 14-е сутки. На 1 м<sup>2</sup> насчитывалось до 115 яиц фитофага. В дальнейшем темпы яйцекладки снижались (по нашим наблюдениям, за одни сутки одна самка способна отложить до 15 яиц). Яйцекладка проводилась в основном на поверхность молодых листьев амброзии. К концу августа на 1 м<sup>2</sup> насчитывалось до 30 яиц. В первой декаде сентября яйцекладка прекратилась. Эмбриональное развитие происходило в среднем за 7 суток. В

начале августа плотность личинок составляла 14 - 30 экз./м<sup>2</sup>. Личинки активно питались листьями амброзии, в основном молодыми листочками, предпочтение отдавали верхушечной части растения - соцветию, тем самым снижая семенную продуктивность сорняка. По данным В. Я. Марьюшкиной (1986), если листья амброзии в период цветения объедены на 50 %, то семенная продуктивность снижается на 67 %.

Личинки развивались в среднем в течение 24 суток. Перед окукливанием они опускаются и внедряются в почву на глубину 1,5 - 2,0 см, делают колыбельку диаметром 0,5 - 0,7 см и окукливаются. Первые куколки были обнаружены 31 августа. Массовое окукливание отмечено во второй декаде сентября. Куколки развиваются 10 - 14 суток. Выход молодых жуков наблюдался в конце сентября. Во второй декаде сентябре 1985 г. в связи с резким понижением температуры и подмораживанием листьев амброзии наблюдалась массовая гибель недопитавшихся личинок и молодых жуков, вышедших из почвы. Лишь небольшая часть жуков смогла уйти на зимовку. В 1986 г. численность перезимовавших жуков была крайне низкая (0,5 экз./м<sup>2</sup>). Нами была проведена работа по повторному завозу фитофага из Ставропольского края. Выпуск был проведен в первой декаде августа, жуки новой партии приступили к активному питанию и спариванию. Плотность листоеда через 7 суток после выпуска составила 8-9 экз./м<sup>2</sup>. Наивысшая плотность яиц, отложенных на растениях амброзии, зарегистрирована при первых учетах численности фитофага и составляла 115 яиц/м<sup>2</sup>. В дальнейшем темпы откладки яиц снижались. Последняя яйцекладка отмечена 15 сентября, то есть на неделю позже, чем в 1985 г. Это связано с благоприятной погодой в первых числах сентября 1986 г.

В августе нами впервые были обнаружены хищники, питающиеся личинками интродуцированного фитофага. В основном это были личинки златоглазок *Chrysopa* spp. и клопов родов *Nabis* и *Coranus*. В 1985 г. питание

этих насекомых личинками амброзиевого листоеда ранее нами не наблюдалось (рисунок 80).



Рисунок 80– Яйцекладка *Chrysopa* spp (Приморский край, 1985 г.)

Благоприятные условия сентября 1986 г. обеспечили успешное развитие личинок, которые перешли к массовому окукливанию на 15 суток раньше, чем в 1985 г. Массовый выход молодых жуков из почвы отмечался 16 сентября, а уход их на зимовку - в конце сентября.

Зима 1986-1987 г. характеризовалась сильными морозами и отсутствием до января снегового покрова (по данным метеостанции г. Спасск-Дальний), температура в декабре составляла минус 17,3 °С, а минимальная снижалась до минус (25 - 30) °С, толщина снегового покрова –

1 - 4 см. Неблагоприятные условия зимы привели к массовой гибели жуков. Весной 1987 г. обнаруживались лишь единичные особи листоеда.

Выход жуков из мест зимовки наблюдался в третьей декаде мая (рисунок 81). Численность листоеда на 25 мая была 1 экз./м<sup>2</sup>. Спаривание проходило на растительных остатках и всходах амброзии (рисунок 82). Яйцекладка началась после 10 - 14 - суточного периода активного питания.

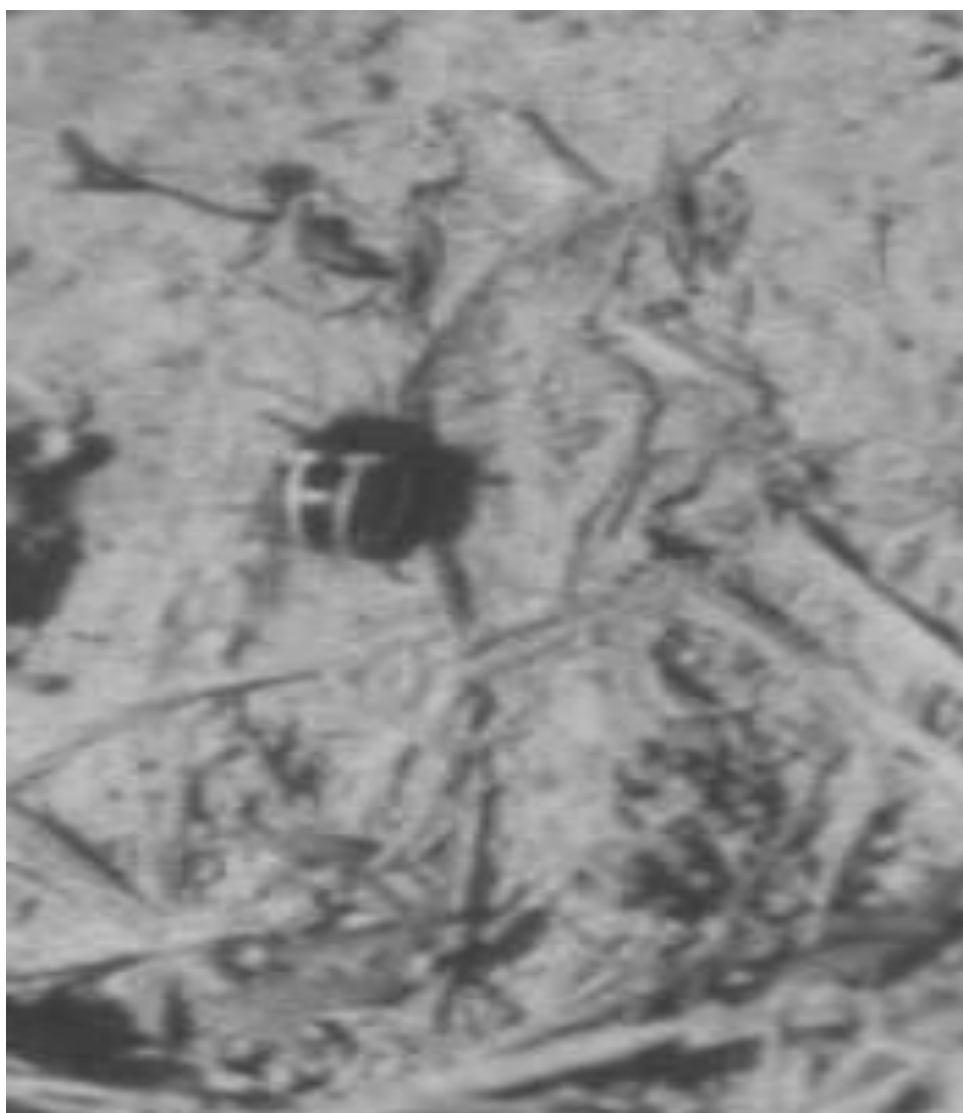


Рисунок 81- Выход жука из мест зимовки (Приморский край, Спасский район, с.Дубовское, 1986 г.)

Яйца откладывались жуками не только на амброзию, но и на некормовые для него растения (клевер, пырей, полынь), которые возвышались над амброзией. Чем объясняется стремлением самок откладывать яйца на наиболее высокие растения, нами не выяснено.



Рисунок 82– Спаривание листоеда на всходах амброзии (Приморский край Спасский район, с. Дубовское, 1987 г.)

Пик численности яиц наблюдался 17 июня, в это время насчитывалось до 5 яиц /м<sup>2</sup> (рисунок 83). В дальнейшем темпы откладки яиц снижались. Пятого июля плотность яиц составляла 3 экз. на 1 м<sup>2</sup>.

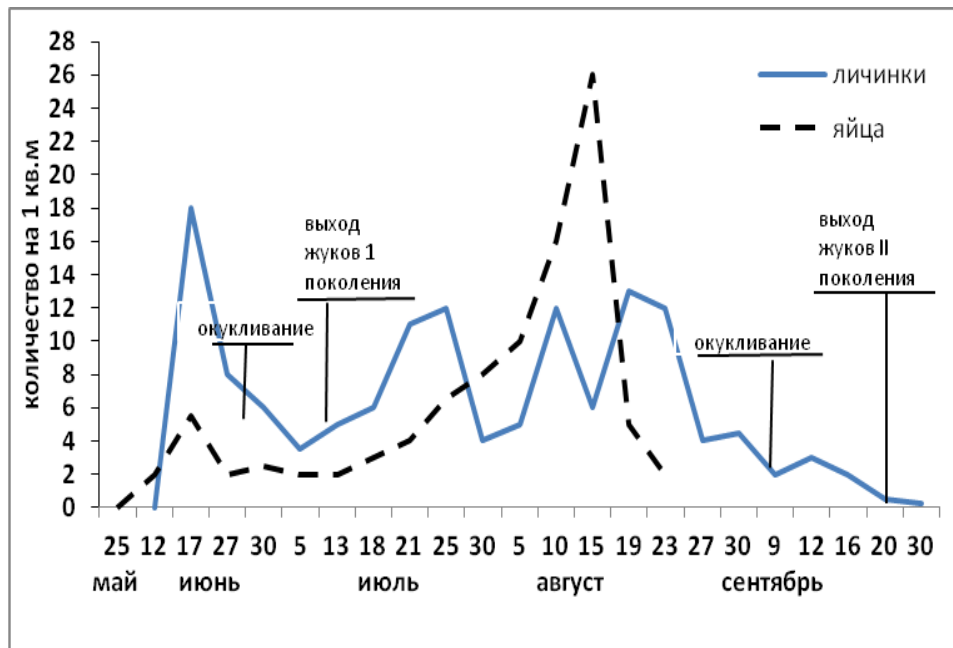


Рисунок 83 - Динамика откладки яиц и появления личинок в 1987 г.

(Приморский край 1986-1988 гг.)

Первые личинки фитофага отрождались 13 июля. Максимум численности личинок наблюдался в июле и составил 19 экз./м<sup>2</sup>. Личинки находились главным образом на высоких растениях амброзии. Растения амброзии, у которых точка роста или листовая поверхность была повреждена жуками и личинками фитофага на 30-40%, отставали по высоте от неповрежденных растений.

Спад численности яиц и личинок, наблюдаемый 17 июня, объясняется тем, что весенняя яйцекладка произошла в основном на некормовых растениях, и личинки первого возраста были вынуждены мигрировать на амброзию, многие из них погибли. Это было связано с тем, что в новых природно-климатических условиях шел процесс фенологической адаптации листоеда к вегетационному циклу развития амброзии полыннолистной. Синхронизация жизненного цикла фитофага с сезонным развитием амброзии на юге России позволяла ему максимально точно реализовать свой



биотический потенциал. В новых условиях мы наблюдали десинхронизацию жизненных циклов *Z. suturalis* (F.) и *A. artemisiifolia* L. Листоеду потребовалось более 10 лет для реализации своего биотического потенциала в условиях Российского Дальнего Востока.

Жуки первого поколения появились 13 июля. Одновременно увеличилась и численность отложенных яиц. Амброзия к этому времени вышла в первый ярус ценоза, и яйца откладывались на нее. Плотность яиц увеличивалась с середины июля до середины августа (с 4 до 26 экз./м<sup>2</sup>). В период отрождения личинок плотность яиц резко снижалась. К концу августа яйцекладка завершилась. Численность личинок в конце июля составляла в среднем 6 экз/м<sup>2</sup>. В конце июля наблюдалось резкое уменьшение численности личинок (с 12 до 3 экз. /м<sup>2</sup>). Снижение численности обусловлено большим количеством осадков, выпавших в этот период. Сильные дожди смывали личинок, и они погибали. Подобная картина наблюдалась и во второй половине августа.

В августе 1987 г. отмечено различие в пиках численности яиц и личинок (соответственно 27 и 12 экз/м<sup>2</sup>). Это связано, как и в 1986 году, с высокой плотностью личинок златоглазки и клопов родов *Nabis* и *Coranus*, питающихся яйцами и личинками листоеда.

Личинки первого и второго возрастов встречались в конце августа. В связи с ливневыми дождями и деятельностью естественных врагов листоеда их число уменьшалось с 12 до 4 экз./м<sup>2</sup>. К сентябрю количество личинок стабилизировалось до 3-4 экз/м<sup>2</sup>. В первых числах сентября наблюдались личинки третьего и четвертого возрастов. В первой декаде сентября началось окукливание.

Выход жуков второго поколения наблюдался с 20 сентября и продолжался до конца месяца.

К 12 сентября амброзия полностью отцвела, и 50 % листьев пожелтели и побурели. Молодые жуки листоеда концентрировались на тех растениях, где еще сохранились зеленые листья. Со второй декады сентября жуки первого поколения начали уходить на зимовку. В это время встречались молодые, недавно отродившиеся жуки, они активно питались сохранившимися зелеными листьями амброзии. На 1 м<sup>2</sup> насчитывалось 20 жуков листоеда.

В 1988 г. первые учеты численности амброзиевого листоеда начаты 15 мая и завершены 30 сентября. Выход жуков из мест зимовок наблюдался во второй декаде мая. Численность листоеда на 25 мая была незначительной и составляла в среднем 0,7 жуков/м<sup>2</sup>. Причина низкой численности - естественное расселение листоеда по территории, занятой амброзией. Презимовавшие жуки встречались на всходах амброзии и активно питались на первых настоящих листьях сорняка. Из-за низкой численности имаго листоеда они существенного вреда всходам амброзии не нанесли.

После непродолжительного периода питания началась яйцекладка презимовавшими самками листоеда, которая продолжалась до конца июня. Пик откладки яиц (6 экз./м<sup>2</sup>) наблюдался 12 июня, то есть на неделю раньше, чем в 1987 г. (рисунок 84). Это связано с более ранним выходом листоеда из мест зимовки. Далее плотность яиц уменьшалась и к 5 июля составила 2 экз./м<sup>2</sup>.

Первые личинки фитофага отмечены в начале июня. Максимальная плотность личинок наблюдалась 14 июня (11 экз./м<sup>2</sup>). Весенняя яйцекладка в основном проходила на некормовых растениях, и личинки были вынуждены затем мигрировать на амброзию, вследствие чего произошел резкий спад численности яиц и личинок. Куколки развивались 12 суток. Жуки первого поколения появились 18 июля. Численность отложенных яиц достигла

максимума 30 июля (14 экз./м<sup>2</sup>). Резкое увеличение плотности яиц объясняется началом откладки яиц жуками первого поколения.

Активное уничтожение личинок фитофага хищными насекомыми привело к снижению фактической численности личинок листоеда и в 1988 г. В дальнейшем темпы откладки яиц снижались, и к началу сентября яйцекладка завершилась.



Рисунок 84 - Самка *Z. suturalis* в момент яйцекладки (Приморский край, Спасский район, 1990 г.).

В середине августа численность личинок оставалась на уровне 7 экз./м<sup>2</sup>. Личинки первого и второго возрастов встречались до конца августа, в сентябре наблюдались личинки III и IV возрастов. Окукливание началось в конце августа. Жуки второго поколения отрождались с середины сентября до

конца месяца. Со второй декады сентября жуки первого поколения начали уходить на зимовку. На растениях амброзии насчитывалось до 12 жуков/м<sup>2</sup>. Зима 1989 г. была мягкой и снежной. Выход из мест зимовок, как и в 1987 и 1988 гг., наблюдался 20 - 25 мая. Плотность листоеда на м<sup>2</sup> составляла 10 экз. Первые две недели фитофаг активно питался всходами амброзии. За 10 суток один жук полностью съедал 6 всходов. Низкая плотность кормового растения вынудила жуков мигрировать на краевую часть поля. В процессе продвижения самки откладывали единичные яйца, плотность которых составляла 15 яиц/м<sup>2</sup>.

К 15 июня на краевых участках поля плотность яиц составляла 30 - 40 экз./м<sup>2</sup>. В дальнейшем плотность яиц уменьшалась. Первые личинки фитофага обнаружены в начале июня. Максимальный пик плотности наблюдался 20 июня (30 экз./м<sup>2</sup>). Личинки отдавали предпочтение верхушечной части растения. Нередко можно было наблюдать личинок первого возраста в соцветиях амброзии.

Личинки четвертого возраста уходили на окукливание 8 - 10 июля. Выход жуков отмечался 20 июля, их плотность составляла 12 экз./м<sup>2</sup>. Количество личинок снизилось и составило 25 особей/м<sup>2</sup>. Уменьшение объясняется хищной деятельностью личинок златоглазки. Обильные проливные дожди в августе смыли с листовой поверхности основную массу яиц и личинок. Часть куколок погибла от переувлажнения почвы. В результате резкого похолодания жуки ушли на зимовку на 15 - 20 суток раньше. Неблагоприятные погодные условия отрицательно сказались на жуках листоеда, так как на зимовку они ушли в переувлажненную почву. Общая площадь, занятая листоедом, к осени 1989 г. составила 4,5 га при средней плотности 5 экз./ м<sup>2</sup>.

Весной 1990 г. выход жуков, как и в прошлые годы, отмечался 25 мая. Плотность листоеда составила 3 экз./м<sup>2</sup> по всей площади его расселения.

Максимальный пик яиц составил 42 яйца/м<sup>2</sup>. Первые личинки отмечены 3 июня, к 16 июня плотность личинок составила 50 экз./м<sup>2</sup> (Кузнецов, Есипенко, 1991).

Отрождение молодых жуков пришлось на 20 июля. Плотность их к этому числу составляла 20 - 30 экз./м<sup>2</sup>. Молодые жуки после выхода держались на этих участках 3 - 4 суток, активно питаются. В теплые тихие дни жуки делали полеты по направлению ветра на 10-15 м. Через 10 суток жуки обнаруживались на расстоянии 700-800 м от центра их отрождения.

К середине августа численность личинок составляла 150 - 200 экз./м<sup>2</sup>. В результате деятельности энтомофагов через 5 суток численность личинок снизилась до 50 - 70 экз./м<sup>2</sup>. Окукливание началось в конце августа. Молодые жуки появлялись с 15 по 25 сентября. Теплая осень позволила жукам подготовиться к зимовке. На 1 м<sup>2</sup> насчитывалось 30 жуков. За этот период амброзиевый листоед распространился на территории 8 га.

Продолжительность развития личинок составляет 22 - 28 суток. Завершив питание, личинки уходят в почву на глубину 1 - 3 см, там устраивают колыбельку диаметром 7 - 8 мм, где она линяет, превращаясь в куколку. Продолжительность развития куколки зависит от температуры воздуха, почвы и длится 8 - 11 дней.

Длительность развития листоеда от яйца до имаго в Приморском крае составило 42 дня, при сумме эффективных температур 492,9 °С (Кузнецов, Есипенко, 1991), тогда как в условиях Ставропольского края сумма эффективных температур, необходимая для полного развития жука, составляет 410-450. При этом продолжительность всего цикла развития составляет 45 дней (Черкашин, 1985).

После интродукции листоеда в Приморский край и его адаптации сформировалась местная популяция фитофага со свойственной ей географической внутривидовой изменчивостью, которая к 1999 г.

распространилась на площади в 20 га, единичные особи находились в удалении от точки выпуска на 15 км. В настоящий момент листоед распространился в Дальнереченском, Ачуевском, Анученском и Уссурийском районах. За десять лет, начиная с 2000 года, он заселил центральную часть Приморского края, где природно-климатические условия в осенне-зимний период очень суровые. Средняя плотность популяции составляла 5 - 6 экз./м<sup>2</sup>, в некоторых местах плотность достигала 15 - 20 экз./м<sup>2</sup>. Полученные среднегодовые данные по численности популяции амброзиевого листоеда в Приморье позволили нам построить таблицу выживания (таблица 7), в которой отражены закономерности процесса рождаемости, смертности и роста численности популяции.

Таблица 7 - Таблица выживания амброзиевого листоеда в Приморском крае

Возрастная стадия	X	a <sub>x</sub>	l <sub>x</sub>	d <sub>x</sub>	q <sub>x</sub>	lga <sub>x</sub>	lgl <sub>x</sub>	K <sub>x</sub>	m <sub>x</sub>	l <sub>x</sub> m <sub>x</sub>	Xl <sub>x</sub> m <sub>x</sub>
Яйцо	0.5	6370	1.0	0.51	0.51	3.80	0	0.31	-	-	-
Личинка I	5-13	3110	0.49	0.34	0.69	3.49	-0.3	0.49	6.12	3.00	39
Личинка II	13-18	980	0.15	0.02	0.13	3.00	-0.8	0.06	7.86	1.18	21.24
Личинка III	18-23	850	0.13	0.05	0.38	2.94	-0.9	0.25	5.48	0.71	16.33
Личинка IV	23-29	500	0.08	0.04	0.50	2.69	-1.1	0.30	4.69	0.38	11.02
Имаго	29-43	250	0.04			2.39	-1.4	-	3.38	0.14	6.02
Яйцо	43-50	31250	1.00	0.65	0.65	4.49	0	-2.10	-	-	-
Личинка I	50-55	10920	0.35	0.18	0.52	4.03	-0.5	0.30	5.45	1.90	1045
Личинка II	55-60	5460	0.17	0.11	0.65	3.73	-0.8	0.47	7.11	1.20	72
Личинка III	60-65	1820	0.06	0.03	0.50	3.26	-1.2	0.31	8.15	0.49	31.85
Личинка IV	65-72	895	0.03	0.01	0.33	2.95	-1.5	0.18	3.14	0.09	6.48
Имаго	72-80	600	0.02			2.77	-1.7	-	-	-	-
								Ro=9.09	Tc=33.9		

Примечание – x - возраст листоеда, a<sub>x</sub> - число особей в начале каждой стадии, l<sub>x</sub> - часть когорты, доживающей до начала каждой стадии, d<sub>x</sub> - часть когорты, погибающей на каждой из стадий, q<sub>x</sub> - коэффициент смертности, K<sub>x</sub> - интенсивность гибели в перерасчете на одни сутки.

При построении таблицы использовались работы О. Рихарда и Н. Валовва (Richards, Waloff, 1954); Г. Варлей и Г. Градвелла (Varley, Gradwell, 1970), Д. Харкоурта (Harcourt, 1971) и М. Бигона и др. (1989).

Введенная в таблицу графа "возрастной интервал" показывает нам динамику отрождения и гибели особей в пределах одной стадии развития. Показатель возраста особей в буквальном смысле неточный и варьирует из года в год в зависимости от погодных условий сезона. Эти среднестатистические данные показывают примерную картину развития листоеда. В первом поколении наивысший коэффициент смертности приходится на личинок I возраста:  $g_x - 0,69$  ед.

На стадии "яйцо" смертность составила ( $g_x$ ) 0,51 ед. Во втором поколении картина меняется. Наибольший коэффициент смертности приходится на стадии "яйцо" и "личинка II", и  $g_x$  составляет 0,65 ед.

Если рассматривать два поколения вместе, то мы видим, что коэффициент смертности во втором поколении более высок, чем в первом. Это объясняется появлением личинок златоглазок *Chrysopa* spp. и личинок хищных клопов *Nabis* spp. и *Coranys* spp. Личинки старшего возраста погибали в основном от неблагоприятных климатических условий в летне-осенний период.

Показатель  $m_x$  демонстрирует изменение индивидуальной плодовитости в пересчете на одну дожившую особь. Вначале он постоянно увеличивается, а затем снижается. Полученные нами данные показывают, что количество яиц, отложенных одной самкой, больше в период развития второго поколения. Это связано как с увеличением кормовой базы, так и с началом откладки яиц молодыми самками.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что среднее число потомков, оставляемых одной самкой амброзиевого листоеда, составляет  $R_0 = 9,09$ ; время генерации  $T_c = 33,9$  суток (этот коэффициент не учитывает возможность некоторых потомков достигать зрелости и размножаться до завершения репродуктивной фазы родителя); удельная скорость естественного роста составляет  $r = 0,169$ .

Последний коэффициент показывает скорость увеличения численности за единицу времени в пересчете на одну особь и будет оставаться постоянным только в том случае, если возрастная динамика выживания и плодовитость будут в дальнейшем неизменными.

Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь				
I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III		
1987 г. + I генерация			◆	◆												
			•	●	•											
			⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙								
					○	○	○	○								
II генерация								⊗	⊗	⊗						
								•	●	●	•	•				
									⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙		
													○	○		
1988 г. + + I генерация			◆	◆												
			•	●	•	•										
			⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙								
						○	○	○	○							
II генерация								•	●	●	•	•				
											⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	
													○	○	○	
															⊗	⊗

Рисунок 85 – Фенокалендарь амброзиевого листоеда *Z. suturalis* в Приморском крае + - появление перезимовавших жуков, ● – яйцекладка, ◆ – массовый выход перезимовавших жуков ○ – появление куколок, ⊙ – массовое появление личинок, ⊗ – имаго.



Нами установлено, что в естественных условиях у амброзиевого листоеда эмбриональное развитие завершается за 5 суток, личинки I возраста развиваются за 8 сут, II за - 8, III за - 5, IV за - 6 дней. Весь период развития личинок проходит в течение 24 суток. Стадия окукливания длится от 10 до 14 суток. Период развития листоеда от яйца до имаго в природе составляет 42-46 суток. Фитофаг в условиях Приморского края развивается в двух поколениях. Появление жуков первой генерации отмечено во II декаде июля. Так, в 1987 г. жуки отродились 13 июля, в 1988 г. - 18 июля, в 1989 г. - 20 июля, в 1990 г. - 20 июля. Появление жуков второй генерации наблюдается в сентябре: 1987 г. - 20 сентября, 1988 – 16 сентября, 1989 г. – 10 сентября, в 1990 г. - 25 сентября. На зимовку жуки уходят в конце сентября. Сезонная динамика развития амброзиевого листоеда представлена в виде фенокалендаря (рисунок 85).

На численность жуков и личинок амброзиевого листоеда в Приморье отрицательное влияние оказывают суровые зимние условия. Так, холодные зимы 1986-1987 и 1988-1989 гг. снизили численность перезимовавших жуков соответственно на 1 и 3 жуков на/ м<sup>2</sup>.

Летние ливневые дожди, характерные для Приморья, также отрицательно влияют на численность личинок. Так, обильные осадки в июле-августе 1987 и 1989 гг. привели к резкому уменьшению численности личинок фитофага соответственно с 12 до 3 и с 60 до 25 экз./1 м<sup>2</sup>, то есть на 25-45%.

#### 6.4.2 Особенности экологии и биологии амброзиевого листоеда в условиях Юга России

Первые годы после выпуска амброзиевого листоеда в 1978 г. в Ставропольском крае наблюдался «экологический взрыв», отмечалось более чем 30-и кратное ежегодное увеличение численности и достижение

сверхвысоких плотностей популяции - до 100 млн. особей на площади 1 км<sup>2</sup>. В результате возникла «уединенная популяционная волна» - движущаяся зона сверхвысокой плотности жуков, уничтожающая амброзию (Ковалев, Вечернин, 1986; Резник и др., 1986; Ковалев, 1989а). В течение десяти лет листоед прошел стадию натурализации и интегрировался в агроценозы, в результате чего его численность стабилизировалась; популяция пришла в относительно равновесное состояние (Резник и др., 1990; Reznik et al., 1994). С.Я. Резником (2004) в 1988-1998 гг. были исследованы все поля в радиусе 10-12 км от места первоначального выпуска амброзиевого листоеда (Шпаковский и Изобильненский районы Ставропольского края) общей площадью 250 км<sup>2</sup>. Средняя плотность листоеда составила 0,2 экз./м<sup>2</sup> при фитомассе амброзии 100 г/м<sup>2</sup>, однако на некоторых полях плотность листоеда составляла 5 и более жуков на м<sup>2</sup> на участках с сильным засорением амброзией. Автором статистически доказана взаимосвязь сорняка и жука, которая показала высокую достоверность:  $\chi^2=215$  в 1988 г. и  $\chi^2=281$  в 1989 г. (оба  $p<0,0001$ ).

В 2001 году выход амброзиевого листоеда из мест зимовки в Краснодарском крае, был отмечен в третьей декаде апреля. Численность его была крайне низкая, только после выхода жуков первого поколения в конце июля его можно было наблюдать на высоких куртинах амброзии. В этот период на м<sup>2</sup> насчитывали до 20 яиц 10 - 15 личинок и 3 - 5 жуков. К середине августа количество кладок резко сократилось, и на м<sup>2</sup> обнаруживали 3 - 4 яиц и 5-8 личинок 1 - 3 возраста. Личинок старшего возраста не находили (рисунок 86).

апрель			Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь		
I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
2001 год																	
		◆	◆	◆	◆	◆	◆	◆	◆	◆	◆	◆	◆				
I генерация				●	●	●	●	●	●								
					⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙							
							∞	∞∞	∞	∞	∞	∞					
								◆	◆	◆	◆	◆	◆				
II генерация										●	●	●	●	●			
											⊙	⊙	⊙	⊙	⊙		
												∞	∞∞	∞∞	∞∞	∞	
													◆	◆	◆	◆	◆
2002 год																	
	•			◆	◆	◆	◆	◆	◆	◆	◆	◆	◆				
I генерация					●	●	●	●	●	●							
						⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙	⊙					
								∞	∞	∞	∞∞	∞∞	∞				
									◆	◆	◆	◆	◆	◆			
II генерация										●	●	●	●	●			
											⊙	⊙	⊙	⊙	⊙		
												∞	∞∞	∞∞	∞∞		
													◆	◆	◆	◆	◆

Рисунок 86- Фенокалендарь амброзиевого листоеда *Z. suturalis* в Краснодарском крае

◆ имаго, ● – яйцо, ⊙ - личинка, ∞ - куколка.

При воспитании жуков в садках (25 садков) количество отложенных яиц варьировало от 3 до 141 шт. В среднем на одну самку приходилось по  $44 \pm 13$  яйца. Яйца откладывались хаотично. Иногда перерыв в откладке достигал до 6 дней, но чаще 1 - 2 реже 3 дня. Количество отложенных яиц за сутки колебалось от 1 до 36, но в основном 8 - 15 шт. В конце августа начале сентября все жуки в садках погибли, кроме одной пары. Причина гибели не выявлена. В природе в это время жук также не наблюдался.

Наблюдения за амброзиевым листоедом в 2002 году проводились в Краснодарском, Славянском и Тихорецком муниципальных образованиях (МО). Средняя численность жука составляла на  $m^2$  от 3 до 7 экз. В этих районах собирались яйца и взрослые насекомые. Всего было собрано 86 жуков (10, 70 и 6 соответственно). Яйца помещались в чашки Петри в инсектарий, где наблюдались. Ежедневно фиксировались стадии развития яйца. Собранные жуки попарно рассаживались в садки. Всего было отложено 220 яиц (краснодарскими парами - 83, славянскими - 128, тихорецкими - 9). В среднем в сутки каждая пара жуков из Краснодарского МО, делала кладки из 3 - 4 яиц. Одна пара не сделала ни одной яйцекладки. Максимальное количество яиц в сутки составило - 21, минимальное - 2 яйца. Пары из Тихорецкого МО в среднем в сутки делали яйцекладки из 0,5 яиц. Максимальное количество яиц в сутки - 6, минимальное - 1 яйцо, за исключением одной пары, которая не дала ни одной яйцекладки.

Пары из Славянского района в сутки в среднем яйцекладка составляла 0,9 яиц. Максимальное количество яиц в сутки было 21, минимальное - 2 яйца.

В ходе наших наблюдений в садках из яиц отродилось: от пар из Краснодарского МО - 42 личинки из 83 яиц, что составляет 50 % выхода; от пар из Тихорецкого МО - 7 личинок из 9 яиц, что составляет 77,7 % выхода;

от пар из Славянское МО - 99 личинок из 128 яиц, что составляет 77,3 % выхода.

Яйца, собранные в природе дали следующие результаты: Краснодарское МО - из 70 штук отродилось 35 личинок, Славянский МО - из 35 штук 34 личинки, что составляет 97,1 % выхода; и Тихорецкого МО - из 12 штук 6 личинок, что составляет 50 % выхода.

При наблюдении за собранными яйцами в природе и в инсектарии установлено, что некоторые яйца начинают усыхать на следующие сутки, причина не выяснена.

Отродившиеся личинки воспитывались в садках до стадии куколок, из 142 личинок дожило 6, что составляет 8,5 % от общего количества яиц.

В результате проведенной работы установлено, что высокая смертность приходится на стадии яйцо и личинка 1 и 2 возраста. Видимых причин гибели не выявлено.

В Краснодарском крае амброзиевый листоед широко распространился по всей территории, отмечен он также в Ростовской области и на Украине. Проводимые маршрутные исследования по краю с 2000 по 2012 гг. показали, что листоед неравномерно распределен по территории. Численность его низкая в Ростовской области. Проведенные нами обследования выявили, что максимальная численность в некоторых районах прилегающих к Краснодарскому краю составила не более 2 - 3 жуков на м<sup>2</sup>. На многих массивах амброзии амброзиевый листоед вообще не был обнаружен. Экспедиция в Ставропольский край в с. Шпаковское, где был проведен первый выпуск листоеда и наблюдалась уединенная популяционная волна, его численность была крайне низкая. В некоторых местах его численность достигала 4 - 5 жуков на м<sup>2</sup>. Неожиданно листоед был обнаружен в Адыгее и в районах, прилегающих к Краснодарскому водохранилищу, плотность жуков достигала до 30 - 40 экз./ м<sup>2</sup>. Аналогичные данные, ранее были

получены О. А. Половинкиной (2001). Используя данные Т.Е. Иванченко и В.Д.Панова (1984) (таблица 8) мы провели анализ средних значений количества жуков на м<sup>2</sup> в зависимости от учетных площадок над уровнем моря (рисунок 87).

Таблица 8 - Изменение количества осадков с высотой на Северо-Западном Кавказе (по Иванченко, Панову, 1984)

Высота над ур. м., м	Количество осадков, мм
0	630
100	670
200	710
300	750
400	800
500	850
600	900
700	950
800	1010
900	1080

Построенный график показывает зависимость количества жуков от влагообеспеченности района его обитания. Уход амброзиевого листоеда из центральной зоны Краснодарского края, вероятно, связан с иссушением климата. Коэффициент корреляции составил  $r=0,9323$ . Это высокий коэффициент, доказывающий наши предположения.

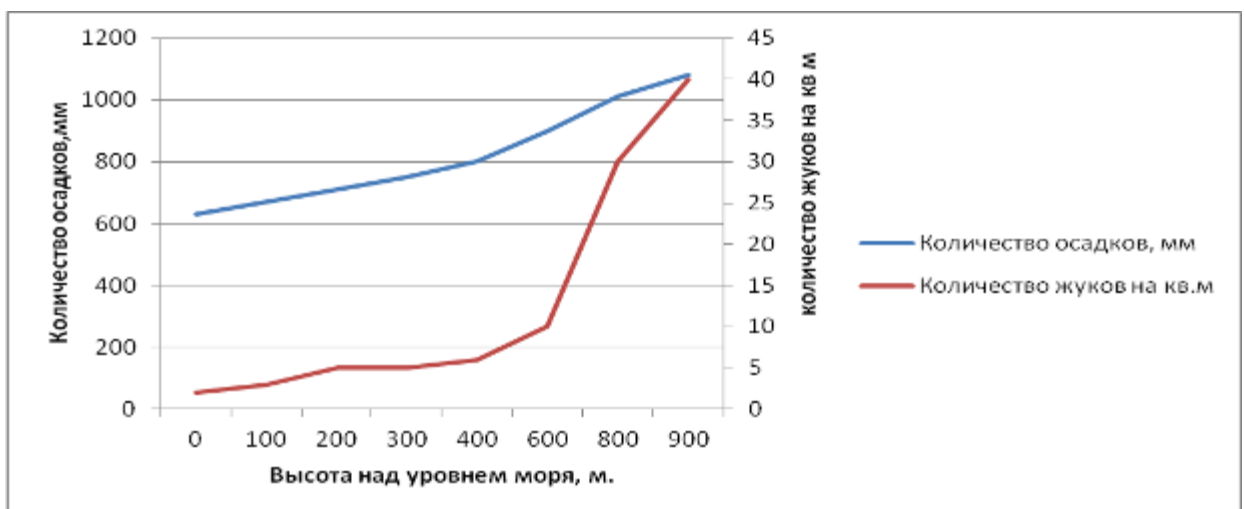


Рисунок 87 - Зависимость количества амброзиевого листоеда от количества осадков.

Таким образом нами выявлено, что численность жука в центральной зоне низкая, по сравнению с влажными предгорными районами. Листоед мигрирует из центральной зоны и перемещается в более влажные предгорные районы.

В Краснодарском крае листоед обнаружен нами на высоте 1200 - 1600 метров, Хребет Азиш-Тау (Лагонаки), в Приморском крае жук был обнаружен на высоте 1560 м - г. Лысая, одна из вершин Сихотэ-Алиня. Таким образом, амброзиевый листоед может подниматься за амброзией на высоту более 1500 метров над ур. м.

Таким образом, установлено, что жук распространился по всей территории Краснодарского и Ставропольского краев, и Ростовской области. В настоящий момент основная популяция фитофага наблюдается в предгорной зоне. Вероятно, это связано с иссушением климата, и его миграцией в более влажные предгорные районы, наиболее благоприятные для него.

### 6.5 Этология амброзиевого листоеда

Наука этология несет информацию о поведении животных и складывается из двух основных компонентов: инстинкта и обучения. Ряд биологов, начиная с Ч. Дарвина, выделяют и третий фактор – элементарную рассудочную деятельность. Она связана с поведением животного в новых, внезапно возникших условиях, реакция на которые не предусмотрена ни инстинктом, ни результатами предшествующего обучения.

Адаптивные поведенческие формы амброзиевого листоеда в первые годы после интродукции были направлены на обеспечение кормовой базы,

репродуктивных возможностей, на умение спастись от хищников и возможность принятия решения при сиюминутных проблемах. Адаптивное поведение амброзиевого листоеда позволило ему на протяжении 4 лет создать, за счет индивидуальных адаптаций в пределах нормы реакции организма (Чесноков, 1989) механизм, который обеспечил ему акклиматизацию в Приморском крае.

### 6.5.1 Миграция жуков

Передвижение по субстрату является основным способом расселения имаго амброзиевого листоеда. Фиксируя границы яйцекладок, мы определяли расстояние, пройденное жуками. Было установлено, что за одни сутки жуки перемещались на расстояние 4 - 5 м по полю со стерней, что составляет 70 см/ч, по вспаханному полю - 115 см/ч, по густому лугу - 30 см/ч. Начало движения отмечено в 9 - 10 часов, после активного питания. В 15 - 16 часов жуков можно было наблюдать питающимися на растениях.

Молодые жуки первого поколения после отрождения активно питались 3 - 4 суток. В теплые тихие дни некоторые жуки делают перелеты по направлению ветра на 10 - 15 м. В результате этого через 10 суток жуки обнаруживаются на расстоянии 700 - 800 м от исходной точки их распространения. Нами установлено, что некоторые жуки способны за 15 - 20 сут мигрировать на расстояние от 1,5 до 2,0 км. В основном такие миграции совершают оплодотворенные самки. У жуков второго поколения миграционные способности более ограничены, в основном они остаются на участках развития личинок, что связано с понижением суточной температуры.

Следует отметить, что на родине амброзиевый листоед не способен к перелетам. Впервые перелеты жуков на Северо-Западном Кавказе отмечены



в пятом поколении акклиматизировавшейся популяции, массовый полет в шестом поколении. До 1983 года, первые «летуны» совершали «кувыркающий полет», в 1984 г. в воздух одновременно поднимались уже тысячи насекомых. Полет был связан с миграционной активностью, и отмечен только в конце июля - августе в безоблачную, умеренно жаркую погоду (Ковалевым 1989).

В первые годы после интродукции в Приморье амброзиевого листоеда летающие особи также не отмечались. Это явление обнаружено в 1987 г. Принято считать, что появление летающих особей вызвано с повышенной плотностью листоеда на стадии личинки (Ковалев, 1986).

Исходя из изложенных фактов, можно было бы предположить, что способность к самостоятельному расселению у амброзиевого листоеда чрезвычайно мала. Скорость передвижения по большинству естественных субстратов не превышает нескольких метров в сутки, а полет крайне редок. Однако анализ роста территории, заселенной фитофагом на опытном участке, показал, что основным способом самостоятельного расселения является полет. К 1988 г. листоед заселил территорию площадью 4,5 га, по форме представляющую овал. Длинная ось овала совпадает с направлением господствующих ветров, что подтверждает важную роль полетов при расселении. В 2000 году площадь, заселенная листоедом, не превышала 20 га. Как указывалось, ранее, за 10 лет листоед распространился на всей центральной части Приморского края, преодолев Синий хребет горной системы Сихотэ-Алиня. Можно предположительно сделать вывод об активизации летной способности фитофага.

Если направление полета определяется жуками пассивно, в первую очередь ветром, то при движении по поверхности субстрата жук активно ведет поиск кормового растения. Так, в начале лета листоед мигрирует в поисках неповрежденной амброзии. Направление движения сохраняется и

после недолгих остановок, заползаний на неровности почвы. В густом травостое движение жука хаотично.

Как уже описывалось, в 1985 г., на седьмом году акклиматизации шестого и седьмого поколений листоеда в Ставропольском крае был обнаружен и описан ранее неизвестный процесс формирования устойчивой популяционной волны насекомых (УПВ), движущейся без изменения формы с постоянной скоростью (Ковалев, 1986). Это явление могло существовать лишь благодаря одновременному присутствию нескольких факторов: наличие процессов поиска насекомыми пищи (растений амброзии), существование периодов развития личинок или созревания имаго, нелинейная зависимость динамического баланса между рождаемостью и смертностью от плотности насекомых. Больше УПВ не возникала. Соответственно возникает вопрос, с чем это связано. Известно, что здоровая популяция должна пульсировать (Максимов, 1989). Режим (четырёхлетний или десятилетний циклы), в котором осуществляется пульсация, определяется процессами, происходящими в экосистеме. В норме «пульс» должен быть ритмичным. Скорость и время возрастания численности должны соответствовать скорости и времени ее сжатия. Это подчиняется действию фундаментального принципа сохранения структуры популяции.

Ресурсная избыточность у листоеда должна стимулировать его рост численности, обеспечивая энергией, которая должна быть истрачена на процесс воспроизводства. Конкуренция в данном случае исключается. Повышение концентрации особей должно приводить к появлению УПВ, которая должна существовать до ощущения дефицита пищи. Однако в природе это явление не наблюдается.

В природе встречаются 3 типа пространственного распределения организмов: случайный, регулярный и агрегированный (Смуров, 1975). Последний тип распределения характерен для интродукции нового вида в

свободную экологическую нишу и для видов с ярко выраженной способностью давать вспышку численности (экологические взрывы).

Данные за 2003, 2004 и 2005 годы, полученные в Славянском районе, позволили выявить следующую картину (рисунок 88). В апреле-мае плотность популяции амброзиевого листоеда низкая. Перезимовавшие особи размещаются на территории случайным образом. Это связано с осенне-весенней сельскохозяйственной деятельностью человека, которая сокращает численность популяции листоеда. В июне - июле появляется тенденция листоеда к скучиванию, и тип поселения приобретает черты агрегированности, несмотря на возрастающую долю гибели перезимовавших самок. Это компенсируется молодыми самками. Данное явление наблюдается на высокорослых куртинах амброзии. В августе наблюдается увеличение агрегированности за счет расширения мест откладки яиц. Осенью происходит распад парцелл в связи с прекращением размножения, расселением молодых жуков (Есипенко, 2005). В конце зимы и в начале весны популяция возвращается к своему исходному состоянию.

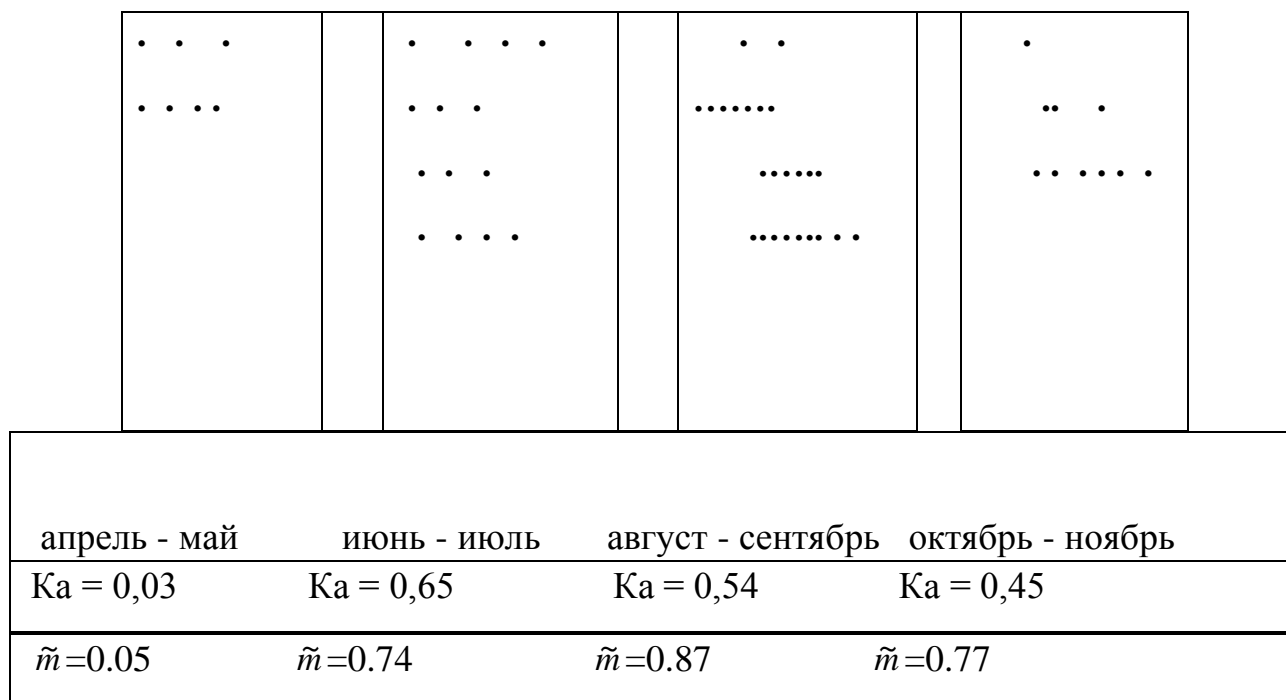


Рисунок 88 – Динамика плотности популяции амброзиевого

листоеда.  $K_a$  - коэффициент агрегированности,  
 $\tilde{m}$  – средняя плотность организмов в скоплениях

Полученные данные по миграции жуков показывают ненормальность популяции, которая проявляется в отсутствии четкого выраженного ритма наращивания плотности популяции амброзиевого листоеда. Это, вероятно, связано с изменениями, происходящими на клеточном или организменном уровнях. Поэтому появление в настоящее время УПВ маловероятно, хотя испытываемый пресс со стороны хозяйственной деятельности человека должен стимулировать появление наиболее жизнеспособных и плодовитых особей.

#### 6.5.2 Питание и пищевая избирательность амброзиевого листоеда

Весной, после выхода жуков из почвы, они сразу приступают к активному питанию и спариванию (рисунок 89). Перезимовавший листоед в основном встречается на всходах амброзии, где активно поедает точку роста и первые настоящие листья сорняка. При уничтожении листьев амброзия засыхает. Именно в этот период происходит эффективное заселение перезимовавшими жуками проростков и всходов амброзии. В это время им свойственна значительная подвижность, но из-за низкой численности в годы учетов листоед существенного вреда всходам амброзии не наносил.



Рисунок 89 - Спаривание амброзиевого листоеда  
(Краснодарский край, 2010 г.)

Особенность поведения листоеда заключается в случайном характере поиска корма. Жук обнаруживает амброзию лишь с расстояния только нескольких сантиметров. Хаотичный поиск эффективен только при высокой плотности амброзии. Слабая способность к расселению и поиску корма характерна для амброзиевого листоеда и может стать губительной при отсутствии равномерно распределенной амброзии. Сохранению жуков способствует то, что в природе участки с одиночными растениями *A. artemisiifolia* L. встречаются крайне редко.

Решающим этапом при выборе корма жуками является пробное кусание. Если растение не кормовое, то жук некоторое время обследует его усиками, иногда повторяя пробное кусание, но питаться никогда не начинает.

Это свидетельствует о высокой степени пищевой специализации амброзиевого листоеда (Ковалев, 1979, 1981; Резник, 1989).

Питание жуков нами отмечено с 10 до 12 ч и с 15 до 18 ч в хорошую погоду. Жуки питаются менее активно, чем личинки, и предпочтение отдают растениям амброзии темно-зеленого цвета. Питаются имаго в основном в средней части растения. В ряде работ (McNeil, Soutwood, 1978; Ohmart, et al., 1987; Athey, Cannor, 1989) указывается на лимитирующий фактор поедания - низкое содержание азота в листьях. В работе К. Охмарта с соавторами (Ohmart et al., 1987) приводится пример, когда при искусственном скормливании личинкам *Paropsis atomaria* Olivier (Coleoptera, Chrysomelidae) листьями *Eucalyptus blakelyi* с содержанием азота меньше 1 % личинки погибали в течение I возраста. Проведенные нами исследования показали, что содержание азота в растениях *A. artemisiifolia* L. со светло-зелеными листьями составило - 1,4 %, с темно-зелеными листьями, которые предпочитали жуки- 3,22 %. Исходя из проведенных нами анализов, можно объяснить предпочтение жуками *Z.suturalis* (F.) листьев темно-зеленого цвета.

С заходом солнца жуки прячутся под листья растения, а личинки забираются под листья. В ранние часы, в случае обильной росы, жуки сидят на нижней стороне листьев. Солнечные лучи активизируют жуков, они выползают из-под листьев и забираются на верхнюю часть растения, располагаясь при этом головой к солнцу. По мере испарения росы жук опускается на первые листочки и начинает питаться. Время активного утреннего питания составляет 10 - 15 мин, затем жук переходит в среднюю часть растения или вновь поднимается на верхушку растения в поисках полового партнера.

### 6.5.2.1 Трофическое поведение и питание личинок амброзиевого листоеда

Подавляющее большинство личинок первого возраста малоподвижны и предпочитают заселять молодые листочки близ точек роста побегов амброзии. Даже в дождь они не уходят с листовой поверхности. Личинки II и III возрастов в случае опасности или неблагоприятных погодных условий пытаются укрыться под листовой поверхностью. Личинки IV возраста при приближении опасности поджимают лапки и падают. После падения, спустя некоторое время, личинки вновь забираются на первое стоящее рядом кормовое растение амброзии и, добравшись до верхушечных листьев, начинают активно питаться. При этом передними ногами личинка охватывает верхушечную часть листа с обеих сторон и начинает поедать его по краю. Питание личинок молодыми листьями объясняется мягкостью эпидермы и кутикулы и повышенной концентрацией азота (McNeil, Soutwood, 1978). Нижние листья личинками не поедаются.

Для *Z. suturalis* (F.) решающее значение имеет качество пищи. При принудительном вскармливании личинок *Z. suturalis* (F.) верхними, средними и нижними листьями *A. artemisiifolia* смертность составила соответственно 10; 70,8 и 97,6 % (Wan Fang-Hao, Wand Ren, 1993).

При низкой плотности личинок повреждение листовой поверхности составляет 10-15 %, затем личинка уходит на другую листовую пластинку. Только при высокой плотности личинок (2 - 3 экз. на один лист) они объедают его полностью.

Наши наблюдения в природе показали, что личинки реагируют на лист амброзии только с расстояния 2 - 10 мм. Причем, как и для жуков, привлекающим действием обладают и листья растений, непригодные к питанию. Решающим этапом выбора корма является пробное кусание. Общая

схема поведения при поиске корма у личинки так же проста, как и у жука, и состоит в переходе с одного растения на другое по соприкасающимся побегам, а если это невозможно, то по земле. Дальние миграции у личинок отсутствуют, а поиск нового кормового растения по соседству со старым не является трудной задачей, если учесть склонность амброзии образовывать плотные куртины.

В менее выгодных условиях оказываются иногда только что отродившиеся личинки первого возраста. Дело в том, что значительная доля яиц (в весенний период) откладывается самками не на амброзию, а на листья других растений (клевер, полынь, осот, пырей), сухие стебли и т.д., так что личинкам приходится самим отыскивать себе пищу. Лабораторные опыты показали, что отродившиеся личинки могут прожить без пищи до двух суток. При отсутствии корма у личинок наблюдался каннибализм. Эксперименты в полевых условиях выявили, что при средней плотности амброзии (15 - 20 растений на м<sup>2</sup>) большинство личинок при благоприятной погоде успевает за это время добраться до кормового растения.

### 6.5.3 Сезонная динамика яйцекладки у амброзиевого листоеда

Большинство самок зимуют оплодотворенными. Яйцекладка продолжается практически все время - от выхода из почвы перезимовавших жуков до формирования зимней диапаузы или до гибели жуков. Тем не менее можно выделить два четких пика яйцекладки яиц - в июле и в августе. Яйца откладываются в основном днем. Размер отдельной кладки листоеда невелик и составляет 3 - 4 яйца.

Наиболее интересным элементом поведения яйцекладущей самки является выбор места для откладки яиц. Здесь можно выделить три



последовательных этапа: выбор территории, пригодной для откладки яиц, выбор растения-субстрата, выбор места на растении (Резник, 1989).

Главным фактором для выбора территории является наличие кормового растения - амброзии. Массовая яйцекладка яиц обычно происходит на площадке с максимальной фитомассой сорняка. На учетных площадках, где не повреждена листовая поверхность *A. artemisiifolia* L., количество отложенных яиц достигало  $9 \pm 2$  шт., при повреждении 25-30 % -  $5 \pm 1$ , при повреждении 50 - 60 % - яйца не обнаруживались. Если амброзия поражена более, чем на 25 - 30 %, яйцекладущие самки мигрируют на новые участки. Это наблюдается в июне-июле и до I декады августа. Поведение яйцекладущей самки в период откладки яиц связано с наличием кормового растения с проективным покрытием и фитомассой *A. artemisiifolia* L. Основная яйцекладка яиц отмечена на площадке с максимальной фитомассой.

Яйца, откладываемые не только на амброзию, но и на другие высокие растения, прикрепляются самками к растениям первого верхнего яруса фитоценоза. Это особенно отмечается в весенний период, когда амброзия находится еще во втором ярусе.

Выбор места в пределах данного растения является последним этапом избирательности при яйцекладке на амброзии. Подавляющее большинство яиц откладывается на листья, иногда кладки обнаруживаются на стеблях и на соцветиях амброзии. На листьях яйца могут откладываться как на нижнюю, так и на верхнюю поверхность. Яйцекладка яиц отмечается в основном в верхней части растения, в Краснодарском крае, по данным С. Я. Резника (1989б), самки откладывают яйца равномерно на листья амброзии. Наблюдая в лабораторных условиях за откладкой яиц 25 парами жуков, мы выявили, что максимальное количество яиц достигало 33 штук/сут на одну самку.

Всего за время нахождения в садках самками было отложено 2190 яиц, на одну пару приходилось в среднем  $135 \pm 15$  штук. По данным С.Я. Резника (1989а), в лабораторных условиях в Ставропольском крае яйцекладка одной самки за май-август в 1984 г. составила  $1066 \pm 144$  яиц. Аналогичная работа проведена в КНР. В садке от одной пары жуков получено максимально 386,7 яиц (Wan Fang-Hao, Wand Ren, 1991). На родине *Z. suturalis* (F) общая плодовитость самки - 165 (145 - 563) яиц (Piper, 1975).

Нами была выявлена прямая зависимость откладки яиц самками листоеда от ночной температуры. При ее понижении сокращается количество отложенных яиц, и наоборот (рисунок 90). Такая физиологическая гибкость помогает листоеду переносить неблагоприятные погодные условия Приморского края.

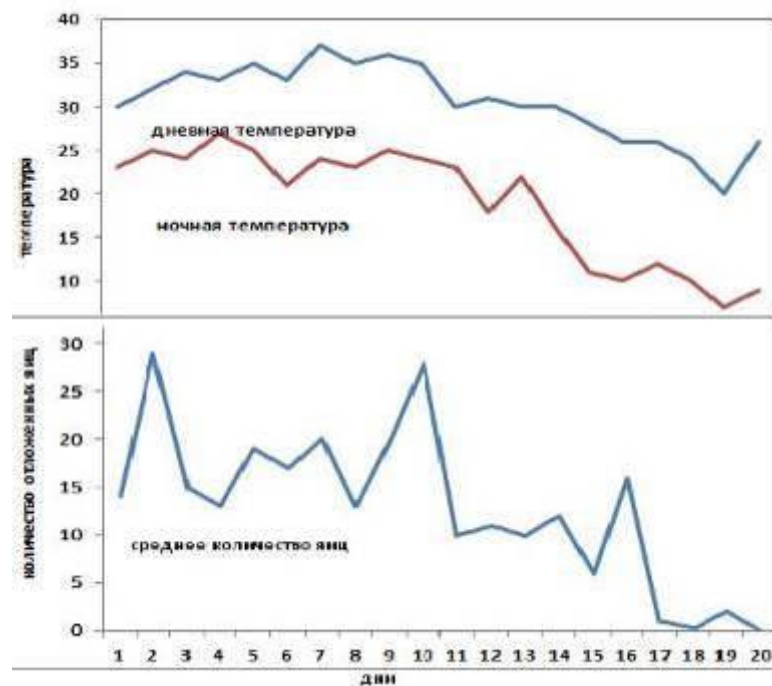


Рисунок 90 - Зависимость яйцекладки амброзиевого листоеда от суточных температур (Краснодарский край, 2005 г.)

Сумма эффективных температур в Приморье, необходимая для развития фитофага от яйца до имаго, составляет 493 °С, при продолжительности развития жука 42 суток. Для стадии яйца - 5 суток при сумме эффективных температур 65 °С; для личинки I возраста 8 сут – 73,3 °С; личинки II возраста 5 суток – 73,8 °С; личинки III возраста 5 суток – 58,3 °С; личинки IV возраста 5 суток – 60,3 °С; куколки 15 суток – 188,6 °С.

Развитие фитофага в Краснодарском крае при среднесуточной температуре 18,5 °С составляет 410 - 450 °С. При этом продолжительность всего цикла развития составляет 45 сут. Личинки развиваются за 22, куколки за 13 суток.

При сравнении полученных данных по Приморскому и Краснодарскому краям выявлено, что развитие 1 генерации амброзиевого листоеда в условиях Приморья, проходит быстрее. Вероятно, это связано с повышенной относительной влажностью воздуха, которая нередко в летний период достигает здесь 90 %, и с высокой среднесуточной температурой - 26° С.

#### 6.6 Особенности сезонного развития амброзиевого листоеда

С целью изучения сезонного развития амброзиевого листоеда ежегодно в течение сезона на учетной площади собирали по 80 - 100 жуков в разные календарные сроки. В инсектарии проводили вскрытие *Z. suturalis* по методике Е. Б. Виноградовой (1988) с целью изучения формирования жировых запасов и определения физиологического состояния жуков.

При вскрытии жуков летом 1986-1987 гг. выявлено до 10 % самок, находившихся в состоянии летней диапаузы. Диапаузирующие самки имели складчатую структуру ножки овариолы, с присутствием желтых тел в ее основании и множеством обрывков трахей на поверхности вителлярй. В ходе дальнейших исследований выявлено, что летняя диапауза у жуков не превышала 1%.

В условиях Ставропольского края 15-30 % самок *Z. suturalis* (F.) первой генерации находятся в летней диапаузе, гарантируя успешное формирование зимнего запаса (Виноградова, Богданова, 1989).

Формирование диапаузы представляет собой наследственно закрепленное свойство, переносимое на потомство, но в тоже время, очень подвижное, способное уже в течение нескольких генераций измениться в соответствии с новыми условиями (Новак, 1972). Различается несколько типов импульсов, вызывающих диапаузу; наиболее распространен фотопериодизм, т.е. влияние длины дня (Данилевский, 1961), недостаток влажности и высокая температура воздуха (Новак, 1972). Летняя диапауза является более древним типом диапаузы и встречается у тропических насекомых. Диапауза зимнего типа развивалась в связи с проникновением насекомых в умеренные и холодные зоны (Гиляров, 1949; Эмме, 1953). Небольшая доля жуков *Z. suturalis* (F.) находящихся в летней диапаузе в Приморском крае, возможно, объясняется фотопериодизмом, так как амброзиевый листоед относится, как и *Leptinotarsa decemlineata* Say., к длиннодневному виду. Можно также предположить, что повышенная влажность (см. главу 2) оказывает влияние на формирование летней диапаузы. В Ставропольском крае около половины самок с начала имагинальной жизни, т. е. с июня-июля, в период исследований находились в состоянии диапаузы. Там же первая генерация имела летнюю диапаузу, которая проявлялась в задержке полового созревания на месяц и более, в результате чего жуки начинали яйцекладку только в августе, при температуре воздуха в 1984 г. в III декаде июня  $27^{\circ}$  C, в августе  $22,1^{\circ}$  C (Виноградова, Богданова, 1989).

В Приморском крае в этот период наступает время тайфунов. Максимум осадков приходится на июль - сентябрь: количество выпавших

осадков колеблется от 100 до 150 мм, влажность воздуха достигает соответственно 85 - 91 %.

Проведенная Е.Б. Виноградовой (1988) работа по реактивации диапаузирующих жуков в искусственных фототермических условиях показала, что повышение температуры содержания жуков от 20<sup>0</sup> до 25<sup>0</sup> С, при длине дня 20 час., существенно снизило долю диапаузирующих жуков. Следовательно, наиболее благоприятным условием для активного развития *Z. suturalis* (F.) является температура – 25 °С, на фоне длинного дня. У колорадского жука, к примеру, летняя диапауза возникает только в течение жаркого и сухого летнего периода (Ушатинская, 1981). В засушливые годы часть жуков *L. decemlineata*, начинают зарываться в землю иногда еще весной, в мае-июне, вскоре после пробуждения. В таком состоянии жуки могут выживать на протяжении месяцев, но на любом этапе летнего покоя, через несколько дней после увлажнения почвы, они выходят на поверхность и возобновляют размножение (Ушатинская, 1957). Эта характерная особенность колорадского жука, видимо, в какой-то мере присутствует и в поведении *Z. suturalis* (F.). Род *Zygogramma* очень близок филогенетически к роду *Leptinotarsa*, вследствие чего биоэкологические аспекты обоих родов сходны или аналогичны по главнейшим параметрам (Ковалев, Медведев, 1983).

Большое количество диапаузирующих особей в Ставропольском крае по сравнению с Приморьем может быть связано и с возрастом самок. В индивидуальной жизни обмен веществ с возрастом организма замедляется. Понижение обмена отражается на потомстве. Впервые это явление показал в эксперименте Ф. Симмонс (Simmons, 1948); доля потомков, переходящих в диапаузу у паразитического перепончатокрылого *Spalangia*, увеличивается с возрастом матери. Позднее В.Фабером (Faber, 1949), получены аналогичные данные на колорадском жуке *L. decemlineata* Say, количество

диапаузирующих жуков последовательно возрастало по мере старения самок. К июлю перезимовавшие самки, как правило, гибнут. Нарращивание популяции идет за счет молодых отродившихся самок.

Наши результаты показали, что переход к осенне-зимней диапаузе у жуков I генерации наступает в последней декаде августа и заканчивается к 12 - 15 сентября. Жуки II генерации через 2 - 3 суток после выхода из почвы переходят в осенне-зимнюю диапаузу. Процесс формирования осенне-зимней диапаузы наступает в связи с сокращением естественной длины дня (к 15 августа до - 14 ч, к 15 сентября - до 12 ч) и понижением температуры (12-15 сентября ночная температура снижается до 5 °С) (Есипенко, 1991).

Вскрытые нами жуки *Z. suturalis* (F.) с целью изучения формирования жировых запасов, в августе-сентябре с 1986 по 1990 гг. в Приморском крае, показали, что 26 % жуков были с жировым отложением 65 - 70%, 62% - 45 - 60%, 12% - 15 - 20%. Аналогичные результаты были получены и по Краснодарскому краю. Следовательно, можно сделать вывод о хорошей подготовке листоеда к зимовке в различных регионах. При вскрытии только что отродившихся жуков у них обнаружено сохранение 15-20 % жирового тела. Молодые жуки II поколения, отродившиеся после 12 сентября, вероятно, гибнут, так как в этот период происходит не только увядание кормового растения, но и резкое понижение суточной температуры.

Зимует листоед в почве, где произрастает амброзия. В основном это бросовые земли или участки, граничащие с сельскохозяйственными полями с нескошенными травостоями. Глубина зимовки, зависит от типа почвы. Как правило, она происходит на глубине 4 - 5 см, хотя может наблюдаться глубже, до 10 см (рисунок 91).



Рисунок 91- Амброзиевый листоед в период зимовки  
(Краснодарский край, 2009)

Таким образом, нами установлено, что в условиях Приморского края очень незначительна доля самок, диапаузирующих летом, в то время как на Юге России более 10 %. Это связано с влажностью воздуха и длиной дня. Результаты вскрытия жуков дали возможность проследить формирование жировых запасов, необходимых для благополучной зимовки имаго амброзиевого листоеда. Выявлено, что основная масса жуков обычно подготовлена к зимовке (степень накопления жира от 45 до 70%), что свидетельствует о стабилизации популяции интродуцированного вида.

Адаптивные поведенческие формы амброзиевого листоеда в первые годы после интродукции были направлены на обеспечение кормовой базы, репродуктивных возможностей, на умение спастись от хищников и

возможность принятия решения при сиюминутных проблемах. Адаптивное поведение амброзиевого листоеда позволило ему на протяжении 4 лет создать, за счет индивидуальных адаптаций в пределах нормы реакции организма (Чесноков, 1989) механизм, который обеспечил ему акклиматизацию в Приморском крае.

### 6.7 Фенотипическая изменчивость амброзиевого листоеда

В Северной Америке *Z. suturalis* (F.) представлен двумя цветными формами, которые рассматриваются как подвиды (Медведев, 1986). Номинативный подвид встречается в атлантических штатах, в Юго-Восточной Канаде и в Колорадо (рисунок 92), а *subsp. casta* Rog., отличающийся только по окраске, характерен для севера США (Небраска, Дакота, Мичиган). Обе эти формы встречаются совместно в южных штатах (Арканзас, Алабама), где в значительной степени перекрещиваются. (Wilcox, 1972). В СССР была завезена типичная форма подвида *Z. suturalis suturalis* из Юго-Восточной Канады и США (Флорида). Л. Н. Медведевым (1989) в результате изучения изменчивости интродуцированной популяции был установлен ряд цветовых вариаций, которые он объединил в две группы: с ослаблением и с усилением рисунка. Выявленные aberrации обозначил латинскими названиями (рисунок 92). Проведенный анализ частоты встречаемости различных цветовых вариантов показал, что доля aberrатных форм составляет 20 %, колеблясь в отдельных выборках от 13 до 23 %. Из 12 выявленных aberrаций доминирует *ab. eritaeniata* (около 10 %), обычны *ab. fulvovariegata* (3.8 %) и *ab. fuscopunctata* (3.5 %), остальные формы относятся к редким и очень редким формам. Проведенный анализ 200 особей из Канады и США выявил наличие промежуточных aberrаций между типичной формой и *subsp. casta*.



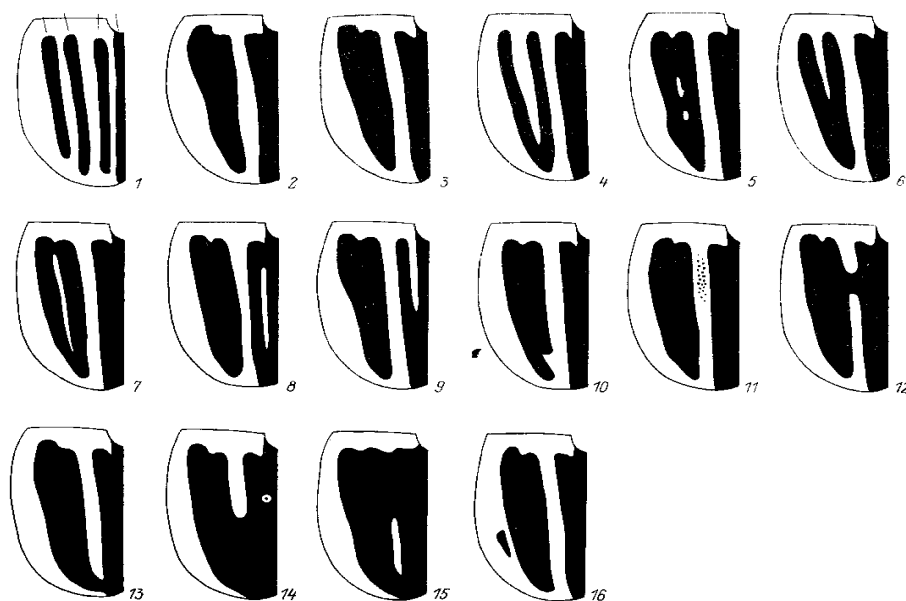


Рисунок 92 - Цветовые вариации надкрылий *Z. suturalis* (Медведев, 1989)

1 – гипотетическая исходная форма (а – внутренняя шовная полоса, б – наружная шовная полоса, в – внутренняя дискальная полоса, г – наружная дискальная полоса), 2, 3 – номинативная форма, 4 – *subsp. casta* (США), 5 – *ab. fulvovariegata* (дискальная полоса включает замкнутые светлые пятна или продольные штрихи), 6 – *ab. subcasta* (дискальная полоса узко расширена в передней половине на 1/2 - 1/3 своей длины), 7 – *ab. infralineata* (дискальная полоса включает продольную светлую линию, разделяющую ее по всей длине, но не достигающую до переднего и заднего края), 8 – *ab. subdivisa* (шовная полоса узко расщеплена в средней части светлой полоской, не достигающей ни до переднего, ни до заднего края), 9 – *ab. fuscata* (шовная полоса узко расщеплена в передней половине на 1/2 своей длины), 10 – *ab. angulata* (третья и четвертая полосы, образующие дискальную полосу, не полностью слиты сзади, вследствие чего образуется характерный угловатый уступ), 11 – *ab. fuscopunctata* (на светлой полосе, разделяющей шовную и дискальную полосы, появляется спутанная бурая пунктировка. У типичной формы эта полоска вообще лишена пунктировки), 12 – *ab. confuncta* (шовная и дискальная полосы соединены поперечной перемычкой перед серединой, иногда бывает 2-3 перемычки), 13 – *ab. trilaeniata* (шовная и дискальная полосы соединены на вершине), 14 – *ab. trifurcate* (шовная и дискальная полосы слиты в задней половине), 15 – *ab. obscura* (шовная и дискальная полосы практически слиты на всем протяжении, но включают светлый продолжительный штрих за серединой), 16 – *ab. extralineata* - кнаружи от дискальной полосы имеется короткий продольный штрих за серединой, сужающийся к задней части тела.

На основании проведенных исследований Л.Н. Медведев (1989) делает вывод, что если американская популяция характеризуется слабой изменчивостью с общей тенденцией ослабления темного рисунка, то в интродуцированной в СССР популяции наблюдается высокий уровень изменчивости с достаточно широким диапазоном развития в направлении усиления темного рисунка. Это связано с географическим происхождением жука. Для Ставропольского края характерны засушливый вегетационный период и большая континентальность климата. Листоед был завезен из влажной климатической зоны.

В.Б. Сапуновым с коллегами (1989) проведены исследования по фенотипической структуре. Проанализировав: соотношение полов, длину тела и характер рисунка надкрыльев, они пришли к выводу, что значимых отличий между канадской и ставропольской популяциями не обнаружено. После интродукции нами листоеда на территорию Приморского края в 1985 году и его акклиматизации сформировалась местная популяция фитофага со свойственной ей географической внутривидовой изменчивостью. Наш интерес к сравнению двух популяций заключался в том, что каждая популяция формируется в состоянии динамического равновесия с другими компонентами сообществ и отличаются популяции друг от друга степенью дифференциации по морфологическим, фенотипическим, физиологическим, этологическим признакам (Оленов, 1959; Тимофеев-Ресовский и др. 1973; Левонтин, 1978, Шварц, 1965, 1969). Кроме этого, реализация фенофона зависит от численности организма (Яблоков, Ларина, 1985). В Ставропольском крае на седьмом году акклиматизации плотность *Z. suturalis* (F.) в очагах достигала 5000 особей/м<sup>2</sup>, его не отмечалось даже на родине фитофага. В результате резкой вспышки численности интродуцента обнаружено амброзиевым листоедом новое явление - образование уединенной популяционной волны (Ковалев, Вечерин, 1989). На территории Приморского края подобное явление не наблюдалось.

Анализ О.В. Ковалевым (1989б) фенетической структуры популяции амброзиевого листоеда в Ставропольском крае при сравнении с данными, полученными для канадской популяции, значимых статистических различий не выявил. Следовательно, новые условия обитания интродуцированного листоеда оказались для него вполне благоприятными (Ковалев, 1989б; Сапунов, Белокобыльский, 1989).

Работа, проведенная по изучению изменчивости рисунка надкрыльев *Z. suturalis* Л.Н. Медведевым (1989), в условиях Ставропольского края, позволила установить ряд цветовых вариаций. Американская популяция характеризовалась слабой изменчивостью с общей тенденцией ослабления темного рисунка, однако в популяции интродуцента наблюдался высокий уровень изменчивости с достаточно широким диапазоном, а также с усилением темного рисунка (меланизация). Изменчивость темного рисунка объясняется Л.Н. Медведевым тем, что исходная популяция происходит из климатической зоны достаточного увлажнения, а при интродукции вид попал в зону с засушливым континентальным климатом и с периодическими засухами.

Как известно, природно-климатические условия Приморского края (см. главу 2) являются критическими для листоеда: он испытывает мощный пресс со стороны природной среды. Однако экологическая пластичность этого исторически молодого вида позволила ему адаптироваться к низким температурам и жестким условиям зимовки, при этом произошли изменения в его биологической структуре, которые могут отличаться по составу и частотам нормальных и аномальных фенотипов (Есипенко 2013).

Проведенное нами сравнение частот вариаций фенотипов изменчивости нормы рисунка шовных полос *Z. suturalis* в Приморском крае (см. главу 2) с вариациями фенотипов листоеда из Ставропольского края

показало различие в процентном соотношении фенов. Самые распространенные фены в Ставрополье - а12. В качестве "условно нормального" принят фен а12 (Сапунов, Белокобыльский, 1989). В Приморском крае "условно нормальным" также является фен а12, как постоянно встречающийся с высокой частотой. Остальные фены рассматриваются нами как отклонения от нормы. Частота встречаемости фена а11 сокращается: в 1990 г. он составил 29,1 %; в 1992 г.- 1,0%; в 1993 г. фен не обнаружен. Следует выделить фены а00 и а02, частота которых увеличивается, а в 1992 г. фен а02 превысил на 20 % фен а12. По-видимому, в Ставропольском крае появление фенов а00 и а02 связано в первую очередь со стрессовыми воздействиями инсектицидов и, во-вторых, с большой плотностью жуков.

В Приморском крае жук не испытывал этих стрессовых ситуаций, но подвергался воздействию других неблагоприятных факторов. А. В. Яблоков (1980) описывает явление, когда на периферии ареала животного проявляются более частые выщепления редких фенов и фенотипов, которые в центре ареала (в зоне оптимума) чаще скрыты или редки. В условиях Приморья создается вероятность значительного колебания частот фенов. Как, например, флюктуация у листоеда осветленных форм а13, а22, а23. Вероятно, одни и те же фены могут иметь разную степень выраженности в зависимости от абиотических факторов (рисунок 93).

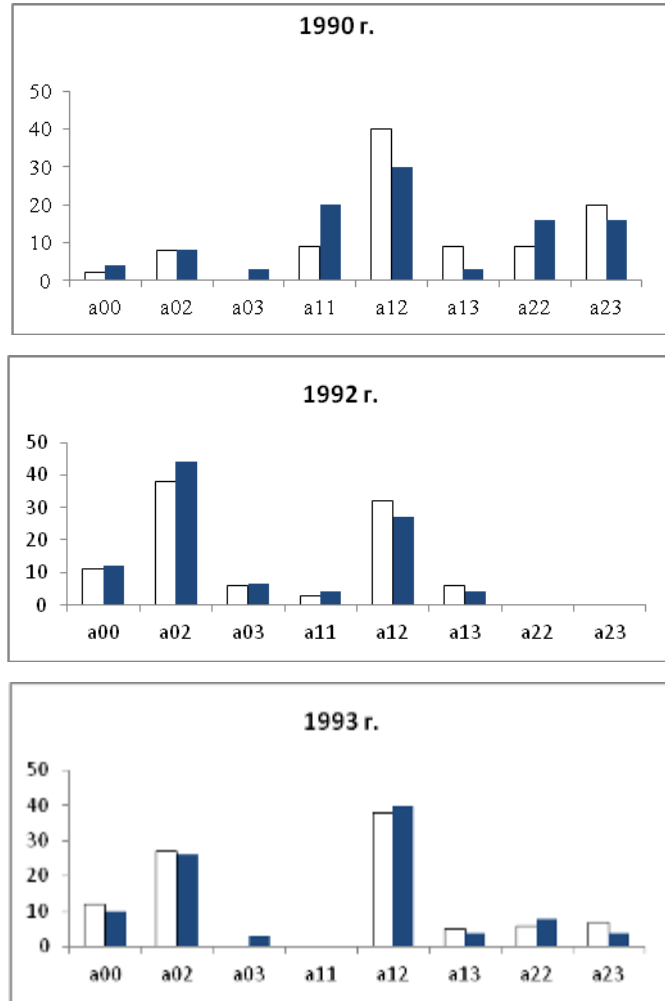


Рисунок 93 - Соотношение частот фенотипов в популяции *Z. suturalis* (F.) Приморского края в разные годы: 1 – самки, 2 – самцы. (Приморский край)

В таблице 9 приведены данные по среднему числу морф и доле редких фенотипов в популяциях жука. Как видим, доля средних морф в 1990 г. у самок ниже, чем у самцов, при этом доля редких фенотипов осталась без изменений. В 1992 г. в Приморском крае снижается доля средних морф до  $1,33 \pm 0,28$ , но различия между самками и самцами отсутствуют, при этом доля редких фенотипов увеличивается по сравнению с 1990 г. до  $0,18 \pm 0,04$ . В 1993 г. среднее число морф достигло у самцов  $0,21 \pm 0,04$ , доля редких фенотипов у самок снизилась до  $0,14 \pm 0,04$ , у самцов осталась без изменений.

Таблица 9. Сравнительная фенотипическая характеристика популяций *Z. suturalis*

Популяция, год	Пол	Надкрылье	Фенотип									Среднее число фенотипов, $\mu$	Доля редких фенотипов, h
			a00	a02	a03	a11	a12	a13	a22	a23	N		
Американская, 1986	♀	левое	10	11	0	0	5	0	3	6	35	4.75±0.18	0.05±0.03
		правое	12	9	0	0	6	0	3	6	36	4.76±0.18	0.05±0.04
	♂	левое	12	4	0	0	8	0	11	4	39	4.75±0.17	0.05±0.04
		правое	10	4	0	0	8	0	12	5	39	4.81±0.15	0.04±0.03
Ставропольская, 1990	♀	левое	16	16	1	0	24	0	0	8	65	4.30±0.21	0.14±0.04
		правое	16	15	1	0	23	0	0	7	62	4.29±0.22	0.14±0.04
	♂	левое	10	23	0	0	15	2	5	4	59	5.18±0.27	0.14±0.04
		правое	9	23	0	0	14	2	5	6	59	5.27±0.25	0.12±0.04
Приморская, 1990	♀	левое	2	6	0	5	28	6	6	13	66	6.00±0.30	0.14±0.04
		правое	1	5	0	6	27	6	5	15	65	5.81±0.33	0.17±0.05
	♂	левое	2	3	1	8	10	1	6	6	37	6.95±0.44	0.13±0.06
		правое	1	3	1	7	12	1	6	6	37	6.70±0.49	0.16±0.06
Приморская, 1992	♀	левое	14	42	8	3	41	8	0	0	116	4.97±0.21	0.17±0.04
		правое	11	44	8	3	38	9	0	0	113	4.96±0.21	0.17±0.04
	♂	левое	11	34	5	3	23	3	0	0	79	4.88±0.26	0.19±0.04
		правое	8	32	6	3	22	3	0	0	74	4.92±0.27	0.18±0.04
Приморская, 1993	♀	левое	21	49	0	0	62	8	9	11	160	5.11±0.17	0.15±0.03
		правое	19	44	0	0	64	9	13	15	164	5.30±0.15	0.12±0.02
	♂	левое	13	34	3	0	48	5	11	6	120	5.68±0.25	0.19±0.03
		правое	11	33	3	0	51	5	12	6	121	5.62±0.25	0.20±0.04
Краснодарская, 2003	♀	левое	0	5	0	6	16	7	4	3	41	5.53±0.25	0.08±0.04
		правое	0	6	0	6	18	7	4	4	45	5.54±0.24	0.08±0.04
	♂	левое	0	4	0	4	16	8	4	4	40	5.50±0.26	0.08±0.04
		правое	0	4	0	4	16	8	5	4	41	5.54±0.25	0.08±0.04

Соотношение полов в приморской популяции в сравнении со ставропольской сместилось в сторону самок. Их доля составляет от 55 до 64%, самцов - от 36 до 45%. На Ставрополье наблюдается большая доля самцов - 56 до 64%.

Высокий процент аномальных фенов, а особенно морфы а02 в 1992 г., вероятно, связан с условиями зимовки листоеда в Приморье. Зима 1991/92 гг. характеризовалась сильными морозами и небольшим снежным покровом. В благоприятные годы (1990, 1993) особи с условно нормальным феном благополучно перезимовывали, тогда как в суровые годы их смертность высока. Весной 1992 г., после выхода жуков из зимовки, плотность листоеда составила 1 жук/м<sup>2</sup>. В 1990 г. весной на экспериментальном участке было 3 жука/м<sup>2</sup>, в 1993 г. - 5 жуков/м<sup>2</sup>. При рассмотрении средних чисел морф и доле редких фенов наблюдаются значимые различия при сравнении 1992 г. с 1990 и 1993 гг.

Изучение варьирования линейного размера тел у 6 популяций листоеда (рисунок 94) показало, что в популяциях насекомых из Канады (1977 г.) и Ставрополья (1984, 1985 гг.) линейные размеры тел варьируют следующим образом: у самцов - от 5,06 до 5,08, у самок - от 5,7 до 5,71 мм. (Ковалев, 1989). В Приморском крае линейные размеры тела колеблются у самцов от 5,2 до 5,5 и у самок - от 5,8 до 6,1 мм. Различие в размерах между ставропольской и приморской популяциями в среднем составляет для самцов - 0,23±0,03 мм, для самок - 0,30±0,06 мм. На графике 1 и 2 (рисунок 94) отражено процентное отношение длин тела *Z. suturalis* (F.) в условиях Приморского края по годам. В выборке 1990 года наблюдается разброс линейных размеров тела: для самцов - от 4,0 до 5,9 мм, для самок - от 5,0 до 6,6 мм; в 1992 г. соответственно - от 5,0 до 5,8 и от - 5,9 до 6,7 мм; в 1993 г. - от 5,2 до 6,0 и от 5,7 до 6,7 мм. Разброс линейных длин тел амброзиевого листоеда, как самок, так и самцов в 1990 г., свидетельствует о

несформировавшейся популяционной структуре. Нестабильный линейный разброс тел может служить индикатором неустойчивой популяционной системы. В 1992 - 1993 гг. наблюдалось выравнивание линейных размеров тела *Z. suturalis*, что связано с процессом стабилизации популяции листоеда (рисунок 94).

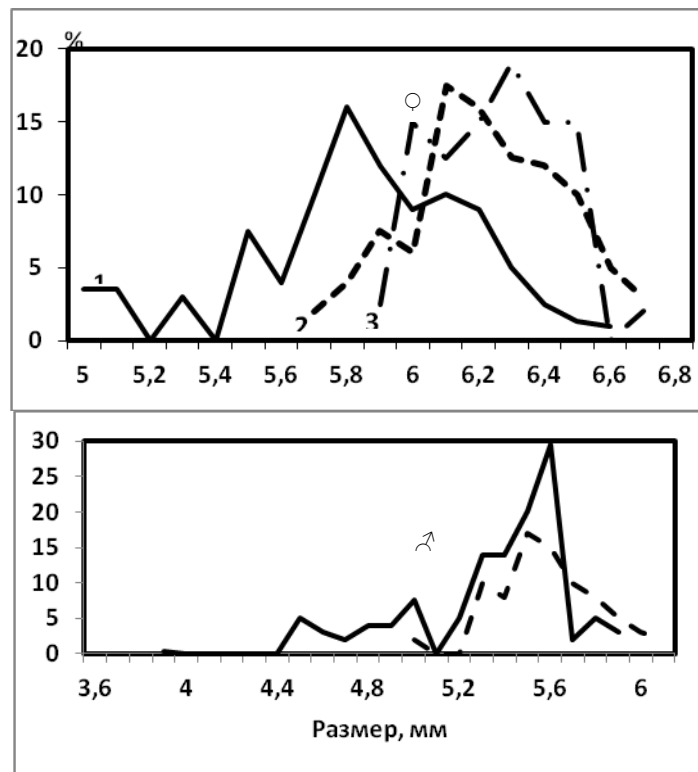


Рисунок 94 - Распределение жуков *Z. suturalis* по линейным размерам в популяции Приморского края: 1 - 1990 г., 2 - 1992 г., 3 - 1993 г.

В 2002 году работа по фенотипической изменчивости амброзиевого листоеда продолжена на территории Краснодарского края. Ежегодно собиралось по 100 жуков в Славянском МО, Красноармейском МО, Елизаветинском МО, Таманском МО, Геленджикском МО и в окрестностях г. Краснодара. Фенотипический анализ показал (таблица 10), что самым



распространенным является фен a12, как постоянно встречающийся с высокой частотой.

Таблица 10 - Сравнительная фенотипическая характеристика популяций амброзиевого листоеда в Краснодарском крае

Район исследования	Фенотип, %						N
	a02	a11	a12	a13	a22	a23	
Славянский	10.42	12.50	37.50	14.58	6.25	18.75	48
Красноармейский	8.16	20.41	26.53	22.45	4.08	18.37	49
Елизаветинский	0	20	60	0	20	0	50
Таманский	0	0	50	0	0	50	50
Геленджикский	40	0	60	0	0	0	50

Фен a12 в Ставропольском крае был принят в качестве «условно нормального», как и в Краснодарской популяции жук. Остальные фены рассматриваются как отклонение от нормы. В Славянском районе фен a11 составил 12,50%, в Красноармейском 20,41%, в Елизаветинском 20%, в других районах данный фен не был отмечен. Фен a00 не был обнаружен, фен a02 встречается в следующих районах: Славянский 10,42%, Красноармейский – 8,16%, Геленджикский – 40%. Появление данного фенотипа связано в первую очередь, со стрессовыми абиотическими воздействиями. Наблюдается значительное колебание частот осветленных фенов a13, a22, a23, что, вероятно, связано с низкой плотностью жука и условием среды.

Так, в Славянском МО фен a13 составил 14,58%, в Красноармейском – 22,4%. Фен a22 в Славянском МО составил – 6,25%, в Красноармейском – 4,08% в Елизаветинском – 20 %. Фен a23 в Славянском МО составил 18,75 %, в Красноармейском – 18,37%, в Таманском – 50%.

В рамках изучения популяционно-генетической структуры амброзиевого листоеда нами в 2006 году была организована экспедиция в Приморский край с целью изучения состояния популяции листоеда. В результате проведенной работы мы выявили, что фитофаг распространился во всей центральной части Приморского края. Средняя плотность популяции составляла 5 - 6 жуков/м<sup>2</sup>, в некоторых местах плотность достигала 15 - 20 экз./м<sup>2</sup>. Нами были собраны жуки из центральной зоны Приморского края. Полученный материал был обработан и затем проведен анализ в сравнении с американской, ставропольской, приморской и краснодарской популяциями (рисунок 95).

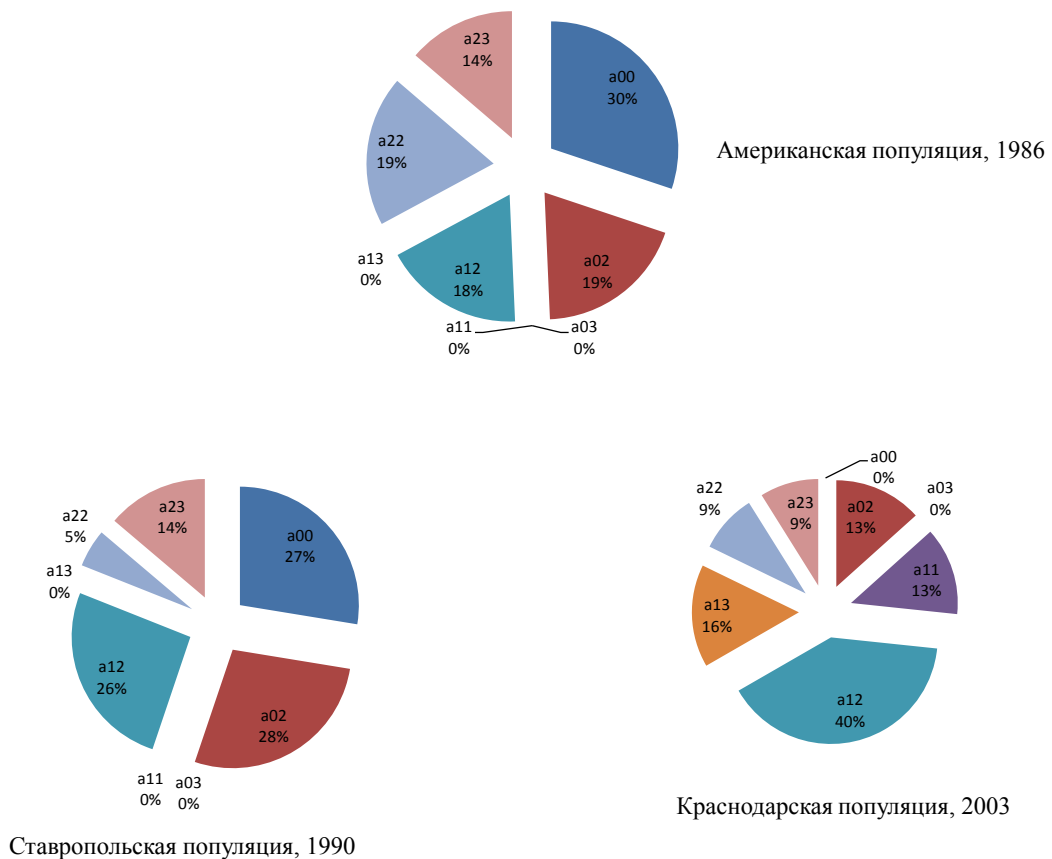


Рисунок 95 - Сравнение фенетической изменчивости ставропольской и краснодарской популяций в сравнении с американской.

При сравнении фенетической структуры популяции амброзиевого листоеда в Ставропольском крае с американской популяцией значимых статистических различий не обнаружено. Новые условия обитания интродуцированного листоеда оказались для него вполне благоприятными, хотя исходная популяция происходит из климатической зоны достаточного увлажнения, а при интродукции вид попал в зону с относительно засушливым континентальным климатом и с периодическими засухами. Условия Приморского края являются критическими для листоеда: он испытывает мощный пресс со стороны природной среды. Однако экологическая пластичность этого молодого вида позволила ему адаптироваться к новым условиям, при этом произошли изменения в его биологической структуре, которые могут отличаться по составу и частотам нормальных и аномальных фенов. Сравнение частот вариаций фенотипов изменчивости нормы рисунка шовных полос *Z. suturalis* в Приморском крае с вариациями фенотипов листоеда из Ставропольского края показало различие в процентном соотношении фенов. Самые распространенные фенотипы в Ставрополье a11 и a12, в качестве "условно нормального" принят a12 (рисунок 96).

В Приморском крае "условно нормальным" был принят фен a12, как постоянно встречающийся с высокой частотой. Остальные фены рассматриваются как отклонения от нормы. Частота фена a11 сокращается: в 1990 г. для самцов он составил – 20,2 %, для самок - 8,3 %; в 1992 г. соответственно - 8,9 %, и 2,7 %; в 1993 г. фен не обнаружен. Следует выделить фены a00 и a02, частоты которых возрастают, а в 1992 г. фен a02 превысил на 20 % фен a12.

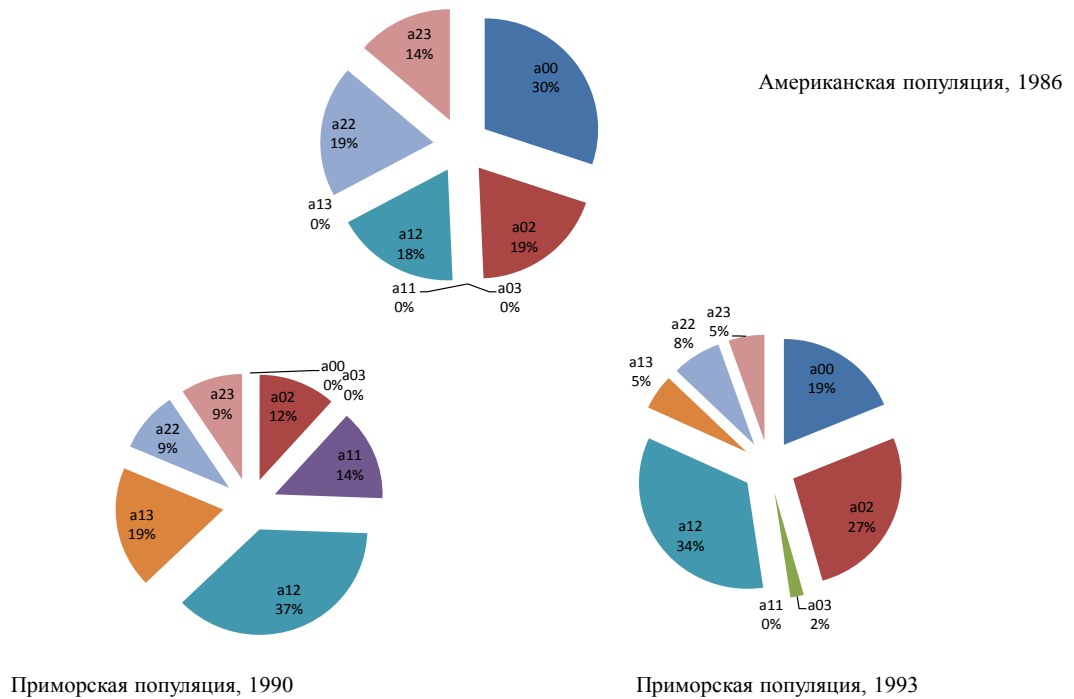


Рисунок 96 – Сравнение фенетической изменчивости приморской популяции в сравнении с американской.

В 2006 году условно нормальным феном стал, а 23. Этот фен отмечался в американской популяции и в первые годы после интродукции, как в ставропольской, так и приморской популяциях. Высокую частоту фена a23 можно объяснить тем, что на периферии ареала проявляются более частые выщепления редких фенов и фенотипов, которые в центре ареала (в зоне оптимума) чаще скрыты или редки (Яблоков, Ларина, 1985). Наблюдается вероятность значительного колебания частот фенов в условиях Приморья, как, например, флюктуация у листоеда осветленных форм a13, a22, a23. Вероятно, одни и те же фены могут иметь разную степень выраженности, что зависит как от условий среды, так и от генетического характера наследования

фенов (фенотипов). На основании полученных результатов построена схема эколого-генетической организации изменчивости в популяционной структуре *Z. suturalis* на Северном Кавказе и Приморском крае России (рисунок 97).



Рисунок 97 - Схема эколого-генетической организации изменчивости в популяционной структуре *Z. suturalis* на Северном Кавказе и Приморском крае России

Таким образом, нами установлено, что в условиях Приморского края очень незначительна доля самок, диапаузирующих летом. Головные капсулы и длина тела личинок амброзиевого листоеда крупнее, чем в Краснодарском

крае. Экспериментально выявлена зависимость яйцекладки от суточной температуры. Такая физиологическая гибкость способствует сохранению потомства при неблагоприятных условиях. Изучена фенотипическая изменчивость амброзиевого листоеда в условиях Приморского и Краснодарского краев. Установлено, что условия Приморского края являются критическими для листоеда. Проанализированы биоценотические особенности развития и поведения листоеда в условиях Российского Дальнего Востока, на основании полученных данных нами построена таблица выживания и фенокалендарь развития фитофага. Выявлены его естественные враги. Несмотря на критические условия Приморского края, листоед акклиматизировался и успешно расселяется по территории Российского Дальнего Востока.

## Глава 7 ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ КОНСОРТНЫХ СВЯЗЕЙ АМБРОЗИИ ПОЛЫННОЛИСТНОЙ НА ОСНОВЕ ТРИОТРОФНОЙ КОНЦЕПЦИИ

Нашими исследованиями выявлено, что при освоении человеком природных территорий под хозяйственные нужды происходит разрушение естественных биоценозов и разрыв в них сложных коэволюционных связей растений с животными и патогенами. Трофическое видовое сообщество распадается, в результате чего появляются сельскохозяйственные монокультуры или урбанизированные участки, которые зарастают различными господствующими биоморфами такими как амбозия полыннолистная или другими адвентивными растениями. Нашими исследованиями доказано (Есипенко, 2013), что нарушенный фитоценоз приводит к сбою процесса сукцессий путем создания микропространственной мозаики серийных стадий или предотвращения конкурентного доминирования нескольких климаксовых видов (Inouye et. al., 1980), в результате чего происходит увеличение экологических ниш и снижение конкуренции, что ведет сосуществованию большего числа видов. Наше мнение находит подтверждение в высказываниях Уиттейкер (Whittaker) (1972), что новые виды, пополняющие сообщество, сами становятся ресурсами и расширяют спектр ресурсов для других видов. Таким образом, разнообразие порождает разнообразие. Однако существует некий предел в консортивных связях, и он связан с ограниченностью питательных веществ и конкуренцией.

В своей работе Мак–Артур (MacArthur) (1972) и Уиттейкер (Whittaker) (1972), изучая регуляцию видового разнообразия на примере островных систем, создали равновесную модель (рисунок 98), предполагающую, что биота острова находится в состоянии динамического равновесия между иммиграцией и вымиранием колонистов. Основными факторами,

регулирующими видовой богатство на островах, являются изоляция и площадь. Число видов на острове возрастает с увеличением его площади.

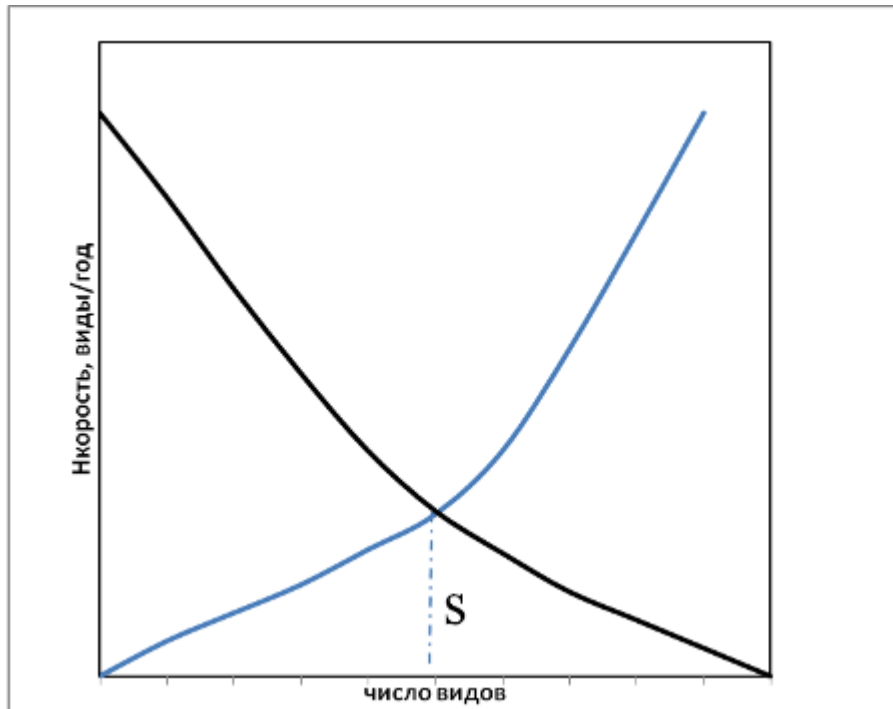


Рисунок 98 - Равновесная модель Мак-Артура и Уилсона (1972)

I – кривая иммиграции, II - кривая вымирания,  
S – равновесное число видов

Изолированный от других сходных местообитаний участок можно считать островом. Такими «островными» местообитаниями могут быть монокультуры, леса, пещеры и т.д. В «островных» местообитаниях, как и на настоящих островах, обнаружено равновесное видовое разнообразие (Gorman, 1979). Согласно нашим результатам, формирование сообщества насекомых в монокультурах происходит по аналогии островов, путем привлечения из общего пула видов, обитающих в данной местности. Они являются результатом высокодинамичных адаптивных процессов и носят, как правило, сезонный характер (Есипенко, 2013). В случае если это



агроценоз, при уборке культуры происходит распад сообщества, насекомые рассредоточиваются в естественной растительности, которая окружает сельскохозяйственное поле (Terborgh, 1973). Как будет показано в этой главе урбанизированные сообщества и агроценозы, состоят в основном из фитофагов - генералистов и многоядных хищников. Фитофаги, адаптирующие к питанию на *A. artemisiifolia* L. широкие полифаги, связанные таксономической близостью с нативными видами Asteraceae. Главным фактором видового богатства на островах являются площадь острова и его изоляция (MacArthur, 1972). Число видов возрастает с увеличением его площади. В связи с этим было выдвинуто несколько гипотез, которые объясняют корреляцию между числом видов и площадью для той или иной ассамблеи видов:

1. Зависимость числа видов от площади.
2. Зависимость числа видов от разнообразия местообитаний.
3. Зависимость числа видов от скорости иммиграции.

Существует три экологических гипотезы возможного вселения насекомого в ассоциацию иноземного растения: концентрация ресурса (Root, 1973); сопротивление растения (Tahvanainen, 1972); хищники (Altieri, 1994). Root (1973) развита гипотеза концентрации ресурса когда детерминат, образующий мощные заросли, привлекает к себе большое число фитофагов, которые используют его в качестве убежища и защиты от врагов. В результате такого обитания возникают взаимоотношения использующие ресурс растения. Как правило, это насекомые - полифаги, у которых пробное питание перерастает в постоянное. Не все насекомые могут заселить новые «острова», а лишь те, которые ранее питались на таксономически близких аборигенных растениях, которые обладают сходными морфофизиологическими, биохимическими признаками. Есть немало примеров, доказывающих эту связь (Kennedy, Southwood, 1984).

Известно, что соединения вторичного метаболизма выполняют экологические функции, то есть защищают растение от различных вредителей и патогенов (Tahvanainen, 1972), и в то же время они могут привлекать к себе насекомых, например энтомофильные растения. Привлекая одно насекомое, растение привлекает другое, которое может оказаться фитофагом. Растительное разнообразие самих агроценозов и их окружение привлекают к себе массу насекомых (Landis и др., 1998). Проведенные нами исследования доказали, что в таких местах насекомые обеспечены кормовой базой и возможностью размножения в защищенных участках (рисунок 99).

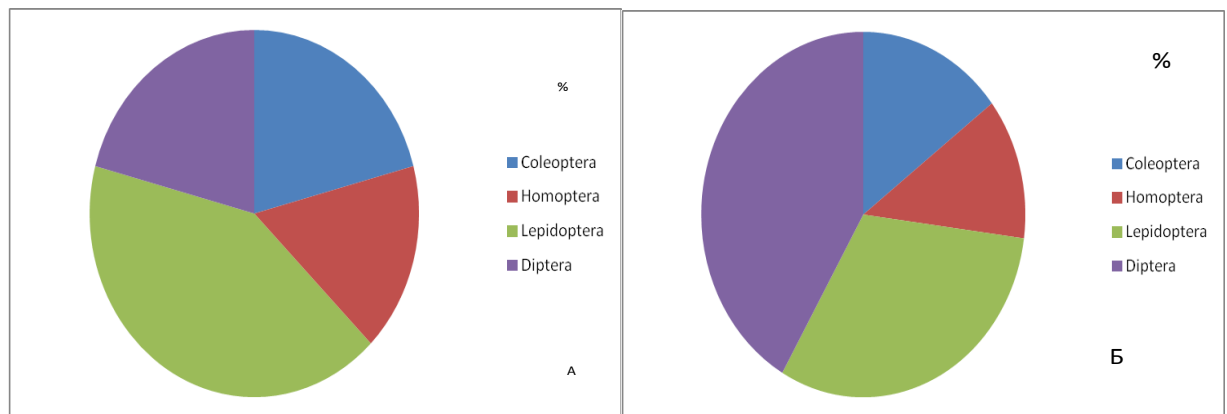


Рисунок 99 - Соотношение между таксонами насекомых(отряды):  
А – агроценоз; Б – окружение агроценозов

Полученные результаты методом кошени в очагах сорняка показали, что чем больше занимаемая площадь амброзии, тем больше видов фитофагов нами обнаружено.

#### 7.1 Местные виды фитофагов и патогенов, адаптированные к развитию на амброзии полыннолистной в условиях России

Расселению *A.artemisiifolia* на территории России способствовали нарушенные природные экосистемы, которые восприимчивы к инвазиям

(McNeely et al., 2001; Leppakoski et al., 2002, Алимов и др., 2004). Интенсивное и продолжительное антропогенное воздействие на ценоз приводит к почти полному разрушению структуры нативных сообществ и появлению свободных экологических ниш (Элтон, 1960, Карпевич, 1975; Di Castri, 1990; Павлюшин и др., 2008). К примеру, в США амброзия полыннолистная впервые была идентифицирована в 1838 году в штате Мичиган. В Канаде первые популяции этого вида появились в 1860 году. Так как это растение является типичным антропохором, распахивание земель и увеличение посевных площадей только способствовало его распространению. В течение буквально двух столетий амброзия полыннолистная из редко встречаемого растения превратилась в чрезвычайно опасный вид, распространенный в Центральной и Южной Америке, Евразии, Африке и Австралии.

*A.artemisiifolia* относится к семейству Asteraceae, следовательно и основные виды насекомых–фитофагов, которые первыми начинают адаптироваться к питанию на ней, являются широкими полифагами, питающимися на растениях этого семейства.

В Приморском крае было обнаружено 4 вида тлей, которые непосредственно питались и размножались на амброзии. Это: *Macrosiphoniella yomosifolia* Shinia., *Aulocorthum solani* Kalt., *Aphis gossypii* Glov., *Aphis fabae* Scop. Располагались они в основном в верхушечной части растения, в соцветиях, образуя крупные скопления (рисунок 100). При питании на растении они могут вызывать болезненные изменения, у амброзии вызывают деформацию листьев (рисунок 101), а иногда и образование полых выростов внутри — галлов (рисунок 102).

Обнаруженные виды тлей - полифаги, кроме *Macrosiphoniella yomosifolia* Shinia., который является олигофагом. Все эти виды развиваются на растениях сем. Asteraceae (Есипенко, 2004).



Рисунок 100 - Питающиеся *Aphis fabae* Scop на амброзии полыннолистной (Приморский край, Черниговский район, 2006 г.)



Рисунок 101 - Деформация листьев амброзии полыннолистной после питающихся тлей (Краснодарский край, 2010 г.)



Рисунок 102 - Образование выростов на амброзии полыннолистной после питающихся тлей (Краснодарский край, 2010 г.)

Проведенный сбор насекомых в зарослях амброзии методом "кошения" в различных точках Черниговского и Спасского районов позволил выявить 40 видов фитофагов, встречающихся на амброзии. Из них только для 12 видов зафиксировано питание на амброзии в течение вегетационного периода. Серьезные повреждения сорняку наносили только 5 видов (таблица 11). Три вида питались в июле, это *Sitochroa vertucalis* L. (Pyralidae, Lepidoptera), *Ascotis selenaria* Bew. (Geometridae, Lepidoptera) и *Chorthippus fallax fallax* Zub. (Acrididae, Orthoptera). Остальные виды питались в августе - сентябре на сохранившихся зеленых растениях амброзии. Питание гусениц *Ascotis selenaria* Bew. на амброзии отмечено и в Японии (Rikio Sato, 1984). Все эти насекомые так же, как и представители подотряда Aphidineae, - широкие полифаги, которые питаются в основном на растениях сем. Asteraceae.

Таблица 11 - Список аборигенных видов насекомых, питающихся на *A. artemisiifolia*. в Приморье

Отряд, семейство, вид	Интенсивность питания
Heteroptera	
Miridae	
Неидентифицирован вид	+
Rhopalidae	
<i>Stictopleurus punctatonervosus</i> Gz.	+
Pentatomidae	
<i>Polycoris pacosrum</i> L.	+
<i>Palomena</i> sp.	+
Orthoptera	
Acrididae	
<i>Chorthippus fallax fallax</i> Zub.	++
<i>Oxya maritima</i> Mistsh	+
Tettigoniidae	
<i>Conocephalus percaudatus</i> B.-Bien.	+
Coleoptera	
Chrysomelidae	
<i>Monolepta 4-quttata</i> Mots.	++
Coccinellidae	
<i>Epilachna 28-maculata</i> Mots.	+

Продолжение таблицы 11

Lepidoptera	
Geometridae	
<i>Ascotis selenaria</i> Bew.	++
Pyralidae	
<i>Sitochroa vertucalis</i> L.	++
Homoptera	
Ciccadellidae	
<i>Cicadella viridis</i> L.	++
Примечание: + - отмечено питание, ++ - постоянное питание	

Насекомые, питающиеся на таксономически близких растениях, переходят на амброзию полыннолистную. Это обусловлено биохимическими связями полифагов и растений (Connor et al., 1980). На *A. artemisiifolia* L. выделены патогенные грибы из семейств Erysiphaceae, Albuginaceae и Tuberculariaceae. Из них наиболее патогенным оказался *Fusarium semitectum* Berk. et. Rav. (определен д.б.н. Л.Н. Егоровой). Он обнаружен в Ханкайском районе. Из всех видов патогенных грибов, выявленных на *A. artemisiifolia* в Западной Грузии, Ставропольском и Приморском краях, Ростовской области, этот вид оказался самым патогенным. В дальнейшем он использовался для получения биопрепарата против амброзии полыннолистной (Серяпин, 1986).

С 2001 года нами были начаты наблюдения в Краснодарском крае. В районе г.Славянска-на-Кубани на амброзии обнаружены гусеницы хлопковой совки *Helicoverpa armigera* Нвн. Эти гусеницы отмечались ежегодно. Они появляются на амброзии с середины августа в период цветения сорняка и питаются в основном репродуктивными органами растения. На некоторых кустах были полностью уничтожены мужские и женские цветки, что приводило к бесплодию амброзии (рисунок 103).



Рисунок 103 - Питающаяся гусеница хлопковой совки *H. armigera* Hbn.  
(Краснодарский край, 2001 г.)

В пос. Аше (Краснодарский край) обнаружены цикадки, которые небольшими группками охватывали кольцом весь стебель в средней его части. Одиночные формы встречались очень редко. Растение при детальном рассмотрении было в угнетенном состоянии. Листья были бледно-зеленого цвета. В. Гнездилов (ЗИН РАН) определил цикадок как *Ricania japonica* Melichar (Ricanidae). Это полифаг, который питается на 50 видах растений семейства Asteraceae (рисунок 104).





Рисунок 104 - Питающаяся цикадка-бабочка японская (*R. japonica*)  
на амброзии полыннолистной

В Славянском районе в первой декаде июня на амброзии была обнаружена гусеница, которая затем воспитывалась в инсектарии. В. И. Кузнецовым (ЗИН РАН) она была определена как *Aethes* sp. (Tortricidae). Точную видовую принадлежность определить не удалось. Листовертки этого рода – полифаги, чаще всего питаются на сложноцветных или зонтичных.

В Красноармейском районе Краснодарского края в первой декаде августа на амброзии обнаружена совка–гамма *Autographa gamma* L. (Noctuidae, Lepidoptera) – широкий полифаг, питающийся на 130 видах растений. Она широко распространена в Европе, Азии и Северной Африке.

В северных районах Европейской части России и Сибири развивается в 1 поколении; в Европейской части России и на Дальнем Востоке – в 2 поколениях; на Северном Кавказе, Украине – в 2 - 3 поколениях; до 4 - 5 поколений может быть в Средней Азии, Казахстане и Закавказье (Поспелов, 1989). Мигрант, есть угроза заноса в США.

Там же, в Красноармейском районе в августе были обнаружены гусеницы совки-ипсилон *Agrotis* (= *Scotia*) *ippsilon* Hfn. (Noctuidae, Lepidoptera), питающиеся на листьях амброзии. Это широкий полифаг. Распространена в умеренных и субтропических странах Северного и Южного полушария, за исключением Крайнего Севера и пустынных районов Африки и Средней Азии. На территории России встречается южнее линии С.-Петербург – Петрозаводск – Вологда – Пермь – Тобольск – Томск – Иркутск – Благовещенск, в Приморском крае, а также на самом юге Сахалина, на Курильских островах Кунашире и Шикотане (Великань и др., 1981, 1982; Кононенко, 2003; Сухарева, 1999). Там же обнаружены гусеницы клеверной совки *Scotogramma trifolii* Rott., питающиеся на растениях амброзии. Как и все совки, обнаруженные на амброзии, является широким полифагом с обширным ареалом (Кавказ, Сибирь, Дальний Восток, Западная Европа, Северная Африка, Монголия, Китай, Япония, Северная Америка).

Следует отметить, что в Краснодарском крае насекомые, питающиеся амброзией, появляются во второй половине августа, и это связано с тем, что растения сем. Asteraceae, на которых питались фитофаги, к этому времени завершают свое развитие, и потому, вероятно, происходят миграции фитофагов на амброзию.

Часто на растениях амброзии мы находили галлы свидетельствующие о питании на ней насекомыми вероятно хальцид (рисунок 105,106,107).



Рисунок 105 - Галы на амброзии полыннолистной  
(Краснодарский край 2003)



Рисунок 106 - Галы на амброзии полыннолистной (Приморский край, 2006)



Рисунок 107 - Галы на амброзии полыннолистной (Приморский край 2006)

Таким образом, выявлены насекомые фитофаги, которые образуют консортные связи на амброзии, но связи эти редкие и не постоянные.

## 7.2 Естественные враги амброзиевого листоеда в условиях России

Успешная акклиматизация фитофага в первую очередь зависит от природно-климатических условий. Кормовая база на территории в Приморском крае достаточная: сорняк встречается практически во всех сельскохозяйственных районах края. Природно-климатические условия, а именно: тяжелые по механическому составу почвы и малоснежный покров вызывают гибель листоеда в зимний период, поэтому процесс адаптации амброзиевого листоеда к условиям окружающей среды проходил достаточно медленно и сложно.

В результате постоянных маршрутных обследований в целях изучения биологии и экологии этого вида выявлен еще один фактор, сдерживающий

увеличение популяции амброзиевого листоеда, это энтомофаги, хотя при интродукции листоеда в Приморский край мы считали, что у него их не будет.

Высокая экологическая пластичность амброзиевого листоеда и адаптация к различным природно-климатическим условиям позволяют фитофагу, как неотропическому виду, продвигаться в Неарктику. Распространение энтомофагов, трофически связанных с листоедами трибы *Doryphorini*, ограничено Американским континентом. В связи с этим комплекс специфических консументов тоже ограничен (Ковалев, Присный, 1989). В Америке известно более 70 видов хищников и паразитов у листоедов родов *Leptinotarsa* и *Zygogramma*.

По данным О.В. Ковалева и А.В. Присного (1989), в Ставропольском крае зарегистрирована эпизоотия энтомофторового гриба *Zoophthora* Vatka в популяции амброзиевого листоеда. Жук поражается и грибом боверией (*Beauveria bassiana* (Bals.)). Е.Б. Виноградовой (Ковалев, Присный, 1989) при вскрытии жуков амброзиевого листоеда обнаружены нематоды из сем. *Mermithidae*.

Нашими исследованиями выявлены хищные клопы из родов *Nabis* spp. и *Coranus* spp., которые активно питались яйцами и личинками младших возрастов. Личинок старшего возраста поедали клопы *Coranus dilatatus* Makns., *Megalotonus junceas* Scop.

Кроме клопов, яйца активно уничтожали личинки златоглазок *Chrysopa* spp. Воспитание личинок златоглазки в садках на яйцах амброзиевого листоеда привело к их гибели. Они погибали на последней личиночной стадии.

Интенсивно уничтожали личинок и яйца жуки семейства *Coccinellidae* - божьи коровки: хармония - *Harmonia axyridis* (Pall.), тринадцатиточечная гипподамия - *Hippodamia tredecim-punctata* (L.), пропиля

четырнадцатипятнистая - *Propylea quatuordecimpunctata* (L.), кокцинуля четырнадцатипятнистая - *Coccinulla quatuordecimpustulata sinensis* Wse  
 коровка двадцатидвухточечная - *Psyllobora vigintiduopunctata* (L.).

Имаго амброзиевого листоеда активно уничтожали пауки, часто можно было наблюдать, как паук в качестве своей жертвы выбирал жуков фитофагов. К сожалению, видовую принадлежность пауков определить не удалось. Все эти хищники - полифаги. Важно отметить, что пауки не питались листоедом. Они опутывали свою жертву в паутину, предварительно обездвижив ее, а через несколько суток они ее выбрасывали. После освобождения жука из паутины он еще был жив, слабо передвигал ногами, но питаться не мог и вскоре погибал.

В почвенные ловушки в основном попадались жужелицы из семейства Carabidae. Видовой состав их очень разнообразен. Встречались как зоофаги, так и миксофаги. Видовой состав пойманных жужелиц можно разбить по местообитанию, так как это связано с питанием. Питание листоедом у жужелиц не было узкоспециализированным, но при встрече они не упускали возможность уничтожить жертву. Виды *Calosoma chinense* Kirly., *Carabus humnieli* Fis., *C. canaliculatus* Ad., *C. granulatus* L. - обитатели поверхности почвы, но, кроме этого, они активно охотятся на растениях. Жертвами этих хищников являлись имаго и личинки старших возрастов листоеда (Криворучка, Есипенко, 2011).

Жужелицы *Calathus haelensis* Sc. - подстилочные жуки, которые питаются личинками, уходящими на окукливание. Следует отметить, что хищные жуки попадались единично за два сезона, то есть эти виды случайны. Лишь *Calathus haelensis* Schall наблюдался 12, и *Chlaenius nallipes* G. - 8 раз. Вероятно, эти виды можно считать в будущем потенциальными врагами амброзиевого листоеда.

В сентябре 2007 года на территории ВНИИБЗР (г. Краснодар) был обнаружен хищный клоп *Perillus bioculatus* (F.) (Hemiptera, Pentatomidae). Данная находка вызвала большой интерес, т.к. первые опыты по акклиматизации *P. bioculatus* (F.) были начаты в 60 - 70 годах прошлого века. В этих опытах *P. bioculatus* (F.) пытались использовать в качестве биологического агента для подавления колорадского жука. Итоги акклиматизации признали неудачными, и дальнейшая история хищного клопа неизвестна. Вид самостоятельно акклиматизировался и широко распространился на территории Краснодарского края.

В мае 2008 года при обследовании зарослей амброзии полыннолистной, оставленной на поле в качестве резервата *Z. suturalis*, были обнаружены многочисленные личинки хищного клопа *P. bioculatus* (от 20 до 30 экз/м<sup>2</sup>), активно питающиеся личинками и имаго гербифага (рисунок 108,109).



Рисунок 108 - Личинки *P. bioculatus*, питающиеся личинками амброзиевого листоеда



Рисунок 109 - Взрослый клоп *P. bioculatus* в качестве жертвы выбрал жука амброзиевого листоеда

Клопы выходят из мест зимовки ранней весной, до появления перезимовавших особей колорадского жука, и устремляются на поиски пищи. Ранее было известно, что перезимовавшие самцы и самки сначала питаются соком растений картофеля, затем спариваются.

В этот уязвимый для хищного клопа период выходит из мест зимовки амброзиевый листоед. В результате периллус в весенний период перешел на питание листоедом до появления колорадского жука.

Амброзиевый листоед в настоящее время не способен влиять на биологическую активность амброзии и контролировать ее численность. В то же время он оказался полезным насекомым-мишенью для *P. bioculatus* (F.).

Таким образом, два адвентивных организма насекомых (периллус и амброзиевый листоед) полностью натурализовались на территории



Краснодарского края, определили свои экологические ниши не во взаимоотношении с аборигенными видами, а в сопряжении с друг с другом.

Не менее интересны результаты изучения патогенной микофлоры. Из всех видов грибов, выявленных на амброзии в Западной Грузии, Ставропольском и Приморском краях, Ростовской области, самым патогенным оказался *Fusarium semitectum* Berk et Rav., впервые обнаруженный в Ханкайском районе Приморского края (Серяпин, 1983).

Кроме физического уничтожения листоеда, выявлен факт воздействия энтомофагов на трофические ниши в виде ограничения предпочитаемых местообитаний фитофага. Питающаяся в верхушечной части растения личинка листоеда, при неудачной атаке хищника, а позже и при его появлении на листовой поверхности, поджимая ноги, падает вниз на почву. Проходит не меньше 60 - 80 мин, прежде чем она поднимется на растение и начнет питаться, но уже в средней части амброзии. В сырую погоду упавшие личинки младших возрастов погибали.

Проведенные в Приморском крае и на Северо - Западном Кавказе исследования, а также литературные данные (Ковалев, Присный, 1989), показали, что специализированных врагов у амброзиевого листоеда в России нет. Происходит постепенная адаптация и образование консортных связей с местными видами энтомофагов.

Случайное уничтожение фитофага местными хищниками, вероятно, не столь сильно влияло на плотность и численность амброзиевого листоеда, как обилие хищников, которое приводит к изменению поведения листоеда в предпочитаемых местах обитания.

### 7. 3 Естественные враги амброзиевой совки на Юге России

В связи с низкой плотностью популяции амброзиевой совки на протяжении ряда лет нами проводилась работа по выявлению роли естественных врагов в регуляции численности *T. candefacta* Hübn.

К настоящему времени установлены следующие виды паразитических насекомых, заражающих амброзиевую совку (таблица 12).

Таблица 12 - Естественные энтомофагов регулирующие численность амброзиевой совки

Отряд, семейство, вид	Яйцо	Возраст гусеницы			Ку- кол- ка	% зараже- ния	Примечание
		II	III	IV			
Hymenoptera Ichneumonidae <i>Aclima orbitalis</i> Graw. <i>Hyposoter didimator</i> Fhum			+			5-10 %	Вылетают из гусениц IV-V возраста
<i>Braconidae</i> <i>Meteorus vericolor</i> West.		+				до 20 %	Вылетают из гусениц IV-V возраста
Diptera Tachinidae <i>Peribaea tibialis</i> R.-D.			+	+		Едини- чное	Вылетает из кокона

При воспитании гусениц первого поколения, собранных в природе в садках, выявлено, что до 20 % гусениц поражаются паразитами семейства Ichneumonidae.

Полевыми наблюдениями установлены хищники, которые уничтожали совку на стадии яйца или первого возраста гусеницы. Это семиточечная

коровка *Coccinella septempunctata* L. (Coccinellidae, Coleoptera) и златоглазка *Chrysopa carnea* Steph. (Chrysopidae, Neuroptera). Очень редко наблюдались хищные жуки Carabidae, которые поедали гусениц 2 -3 возраста.

Таким образом, выявлено, что одним из основных лимитирующих факторов численности популяции амброзиевой совки в природе являются представители отряда Hymenoptera.

Проведенные исследования показали, что в природных комплексах Юга России и на Российском Дальнем Востоке образуются разнообразные консортные связи с иноземными организмами. Сами инвайдеры восстанавливают эволюционно - исторически сложившуюся нативную консортивную связь на родине сорняка (сопряженная инвазия).

## Глава 8 БИОЛОГИЧЕСКИЕ АГЕНТЫ В УГНЕТЕНИИ АМБРОЗИИ ПОЛЫННОЛИСТНОЙ НА ОСНОВЕ КОНСОРТНЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ В ФИТОЦЕНОЗАХ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА И НА ЮГЕ РОССИИ

Проведенная в Ставропольском крае работа по выявлению влияния амброзиевого листоеда на динамику численности растительности показала положительную его роль в подавлении *A. artemisiifolia* за счет создания сверхвысокой плотности популяции жука и образования «уединённой популяционной волны» (Ковалев, Вечерин, 1984; Ковалев и др., 1989а, Ковалев, Тютюнов, 2014). В настоящее время несмотря локальное обилие листоеда, его влияние на плотность популяции кормового растения весьма мала (Алимов, 2004).

### 8.1 Амброзиевый листоед как фактор ускорения сукцессионного процесса в растительных сообществах

Интродукция *Z. suturalis* (F.) на территорию Приморского края, была связана с положительными результатами подавления амброзии, полученными в Ставропольском крае в 1985 году. В первые годы численность его была крайне низкая, воссоздать уединенную популяционную волну было невозможно. Наблюдалась саморегуляция плотности жука в очагах амброзии, которая, вероятно, зависела от физиологического состояния сорняка. Наивысшая плотность отмечается на высоких растениях (80 - 120 см) с хорошо развитой вегетативной массой. Максимальная биологическая продуктивность *A. artemisiifolia* L. наблюдается в первый год после нарушения естественного растительного покрова. В таких очагах плотность листоеда достигала до 60 жуков на м<sup>2</sup>, повреждение растений 20 – 25 %.

Через 2 года на этом участке растения амброзии были высотой 20 - 25 см, плотность жуков составляла к середине июля 5 - 7 шт. на м<sup>2</sup>, а повреждение - 8 - 10 %. К августу взрослые жуки мигрировали на новые очаги амброзии. На старых участках оставались личинки и молодые отродившиеся жуки. Еще через год на этом участке наблюдались единичные растения *A. artemisiifolia* L. С целью выяснения роли амброзиевого листоеда в подавлении адвентивного сорняка нами были определены два участка: на одном проективное покрытие амброзии составило 20 %, куда был выпущен листоед (эксперимент), другой участок с проективным покрытием амброзией 10 % был выделен как контроль (без листоеда). Выбор экспериментального участка с максимальным проективным покрытием *A. artemisiifolia* L. сделан не случайно. Это позволило нам выяснить сдерживающую роль *Z. suturalis* (F.) в фитоценотической связи амброзии с местными растениями после нарушения естественного фитоценоза. После выбора участков и перед выпуском листоеда на обоих участках одновременно была уничтожена растительность с помощью тяжелых дисков. Таким образом, мы спровоцировали развитие вторичной сукцессии. В период вторичной сукцессии, на самых ранних её этапах, встречаются почти все виды, характеризующие более поздние стадии сукцессии (Другу, Nisbet, 1973; Семкин, Комарова, 1980; Комарова, 1984; Комарова, 1992). Составленный нами видовой список травянистых растений с частотой встречаемости не менее 10 %, для удобства обсуждения результатов и их обработки разбит на 4 доминирующих группы (1 - амброзия, 2 - соко-злаковая, 3 - полынь, 4 - прочие (таблица 13).

Таблица 13- Видовой состав травянистых растений на опытном  
и экспериментальном участках

Famila Species	№ группы
Asteraceae Dumort.	
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	1
<i>Artemisia stolonifera</i> Kom.	3
<i>A. scopari</i> Waldst. et. Kit.	3
<i>A. rubripes</i> Nakai.	3
<i>A. vulgaris</i> Nakai.	3
<i>A. manshurica</i> Kom.et. Aliss.	3
Cyperaceae Juss.	
<i>Carex campylorhika</i> V. Krecz.	2
<i>C. sordila</i> Heurck et Mnell. Arg.	2
<i>C. laevissima</i> Nakai.	2
Poaceae Barnh.	
<i>Agrostis gigantea</i> Roth.	2
<i>Festica pratensis</i> Huds.	2
<i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) Beaw.	2
<i>Elutrigia repens</i> (L.) Nevski	2
<i>Setaria glauca</i> (L.) Beauv.	2
Rosaceae Juss.	4
<i>Geum aleppicum</i> Jacq	
Geraniceae Juss.	
<i>Geranium wilfordii</i> Maxim.	4
Valerianaceae Batsch.	4
<i>Patrinia scabiosifolia</i> Fisch. ex Link	4
Brassicaceae Burnett.	4
<i>Lepidium virginicum</i> L.	

Известно, что основным свойством фитоценоза при его нарушении является последовательная и необратимая смена сообществ растений до полного его восстановления (Работнов, 1978). Полученные нами данные (1991-1993 гг.) по проценту проективного покрытия выделенных групп показывают заметную сдерживающую роль листоеда по отношению к амброзии (рисунок 110).

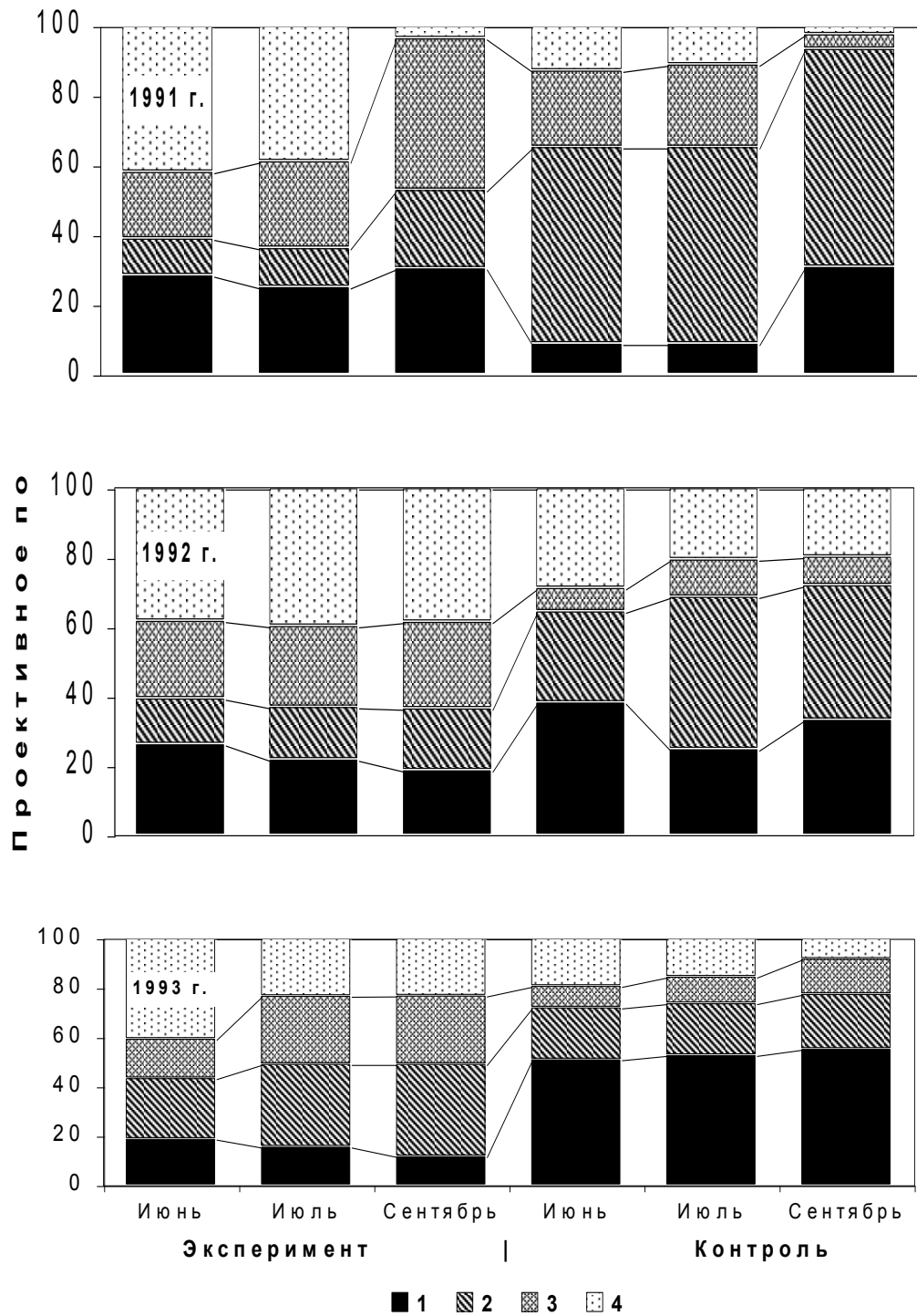


Рисунок 110 - Влияние амброзиевого листоеда на динамику проективного покрытия травянистой растительности. Эксперимент - участки с амброзиевым жуком, контроль - без жука. 1 - амброзия полыннолистная, 2 - осоко-злаковые, 3 - полынь, 4 - прочие растения.

В эксперименте среднее проективное покрытие амброзией за годы исследования составляло  $24 \pm 7,1$  %. В то время как в контроле проективное покрытие из года в год возрастало с  $8,8 \pm 2,5$  до  $51 \pm 8,9$  %. Основными конкурентами амброзии в эксперименте первые два года были растения из рода *Artemisia*, на третий год - растения семейства Сурегасеае и Роасеае. В контроле основными конкурентами являлись растения из осоко-злаковой группы.

Эксперимент 1991 г. Проективное покрытие амброзией составило в июне - июле  $28,4 \pm 8,0$ ;  $25,3 \pm 10,5$  % ( $t = 2,07$ ,  $P < 0,05$ ), в августе - сентябре  $25,3 \pm 10,5$ ;  $30,4 \pm 12,4$  % ( $t = 2,51$ ,  $P < 0,05$ ). Повреждение амброзиевым листоедом не превышало 5 % в июне, 7 - в июле и 8 % - в сентябре. Основными конкурентами у *A. artemisiifolia* L. были растения из рода *Artemisia*, проективное покрытие по месяцам возрастало с 19,1% до 28,8% ( $t = 3,02$ ,  $P < 0,0005$ ) и с 24,8 до 43,5 % ( $t = 3,02$ ,  $P < 0,001$ ). С июня по сентябрь заметное давление на амброзию оказывали растения из осоко-злаковой группы - 11,2-22,4 % ( $t = 6,86$ ,  $P < 0,001$ ). Повышение проективного покрытия осоко-злаковой группой, связано с тем, что эти растения увеличивают свое покрытие к осени, особенно пырей ползучий *Elytrigia repens* (L.) Nevski.

Контроль 1991 г. Покрытие амброзией возрастало в июле с 8,8 до 30,8 % ( $t = 5,05$ ,  $P < 0,0001$ ). Основными конкурентами были растения из осоко-злаковой группы, проективное покрытие ими достигало 63 %. Дисперсионный анализ (Лакин, 1990) показал, что при сравнении проективного покрытия амброзией в эксперименте и в контроле степень влияния амброзиевого листоеда на *A. artemisiifolia* L. составила в июне 55 %, в июле 34 %, в сентябре 20 %.

Эксперимент 1992 г. Наблюдается медленное снижение доли проективного покрытия у амброзии в июне - июле с 26,2 до 21,8 % ( $t = 3,52$ ,  $P < 0,001$ ) и августе-сентябре с 21,8 до 18,6 % ( $t = 2,26$ ,  $P < 0,05$ ), при



максимальном повреждении *Z. suturalis* (F.) 8 %. Основными конкурентами для амброзии, как и в 1991 г., являются растения из рода *Artemisia*, с максимальным проективным покрытием в сентябре 25 %. Растения осоко-злаковой группы наращивают проективное покрытие с 13,1 до 15,1 % ( $t = 2,59$ ,  $P < 0,01$ ), и с 15,1 до 17,8 % ( $t = 3,63$ ,  $P < 0,005$ ).

Контроль 1992 г. Покрытие амброзией к концу сезона несколько сократилось, хотя и осталось достаточно высоким, - с 38,3 до 31,3 % (сентябрь). Основными конкурентами являлись растения из осоко-злаковой группы, их проективное покрытие увеличилось с 26 до 44%. Степень влияния *Z. suturalis* (F.) составила в июне 32%, в июле – 2 %, в сентябре – 34 %.

Эксперимент 1993 г. Проективное покрытие амброзии уменьшилось в июне-июле с 18,8% до 15,6 % ( $t = 3,24$ ,  $P < 0,001$ ), августе-сентябре с 15,6 до 11,8% ( $t = 3,24$ ,  $P < 0,001$ ) и с 15,6 до 11,8% ( $t = 4,36$ ,  $P < 0,0001$ ). Доминирующую роль основного конкурента занял осоко-злаковый комплекс. Показатель его проективного покрытия возрос с 24,5 до 33,5% ( $t = 8,3$ ,  $P < 0,0001$ ) и с 33,5 до 37,3% ( $t = 3,92$ ,  $P < 0,0001$ ) соответственно. Повреждение амброзии *Z. suturalis* (F.) составляло 10%.

Контроль 1993 г. Амброзия захватила более 50% проективного покрытия и сохраняла свое господство на протяжении всего вегетационного периода. Растительные группы в течение всего сезона не изменили своего проективного покрытия. Наступило некоторое динамическое равновесие. Однако нельзя при этом упустить и 4-ю группу растений, поскольку она также характеризует ход вторичной сукцессии. Из рисунка 110 видно, что основным конкурентом этих растений в первый год восстановительной сукцессии является амброзия, которая активно вытесняет их, и в первую очередь однолетники. Это связано не только с большой жизненной энергией, но и с ее аллелопатическими свойствами. Степень влияния амброзиевого

листоида на *A. artemisiifolia* составляла в июне 80 %, в июле – 87 %, в сентябре – 93%.

Ход вторичной сукцессии отражен на картах, где вся местная травянистая растительность сгруппирована в единое целое (когарту). На экспериментальном участке в июне 1991 г. (рисунок 111) в области понижения проективного покрытия местной травянистой растительностью наблюдается большой развивающийся очаг амброзии.

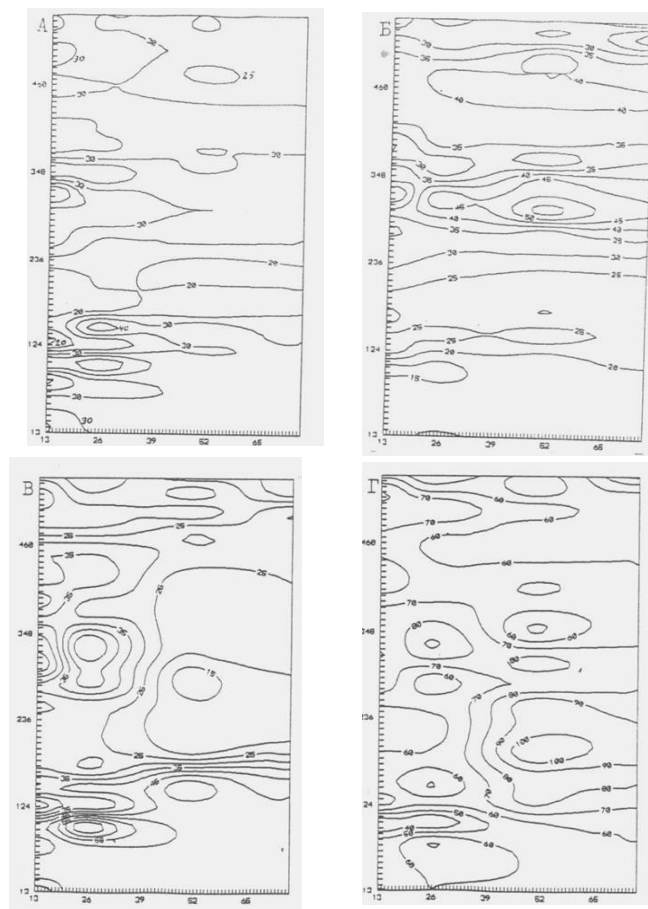


Рисунок 111 - Проективное покрытие травянистой растительностью

на экспериментальном участке в 1991 г.

Изолиниями показан процент проективного покрытия. А и В – амброзия, Б и Г – остальная травянистая растительность. А и Б - июнь, В и Г – сентябрь. По горизонтали и вертикали – размеры участков (м).

Наступление амброзии на участок происходит с края поля. Образовавшийся в июне очаг к сентябрю окружен кольцом местной травянистой растительности с высоким показателем проективного покрытия. К сентябрю амброзия организовала еще один очаг с края поля, но его проективное покрытие не превышало 35 %. На следующий год, в 1992 г., (рисунок 112) сохранились прошлогодние очаги и образовалось несколько новых. Проективное покрытие местной травянистой растительностью достигло 50 %.

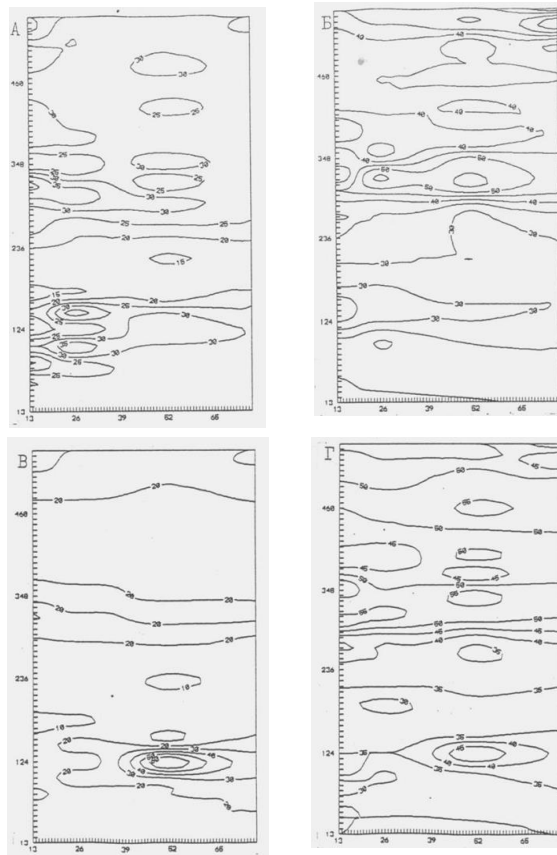


Рисунок 112 - Проективное покрытие травянистой растительностью на экспериментальном участке в 1992 г.

Изолиниями показан процент проективного покрытия. А и В – амброзия, Б и Г – остальная травянистая растительность. А и Б – июнь, В и Г – сентябрь. По горизонтали и вертикали – размеры участков (м).

К осени картина резко изменилась. Сохранился один мощный очаг с максимальным проективным покрытием 60 %. Плотность листоеда на участке в августе-сентябре достигла 20 шт. на м<sup>2</sup>. На остальной территории проективное покрытие *A. artemisiifolia* L. составило 20 %, в двух точках снизилась до 10 %. Проективное покрытие местной травянистой растительностью увеличилось. К 1993 г. (рисунок 113) амброзия сохранила свои очаги с проективным покрытием от 18 до 30 %, местная растительность заняла господствующее положение на участке.

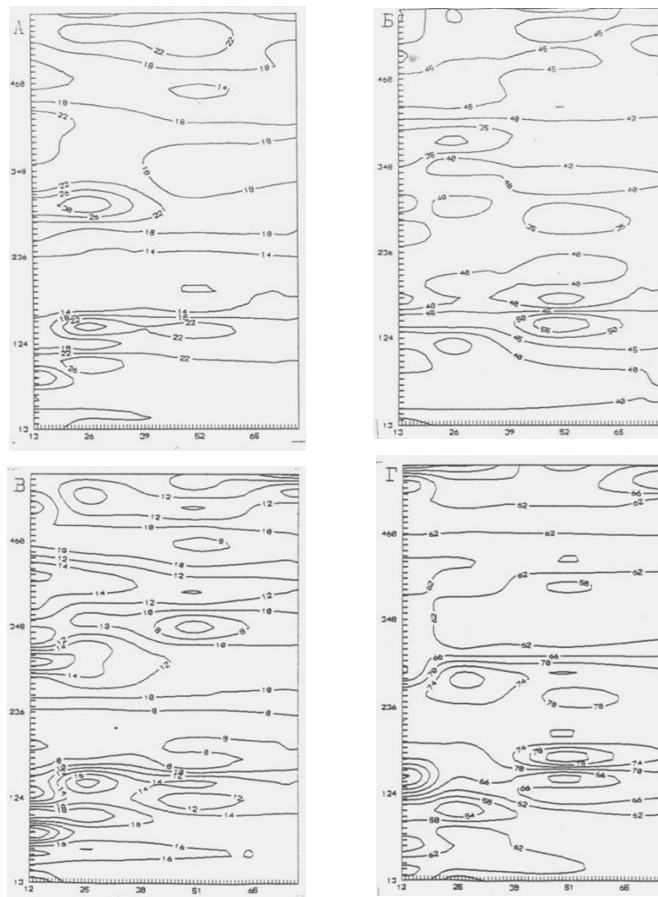


Рисунок 113 - Проективное покрытие травянистой растительностью на экспериментальном участке в 1993 г.

Изолиниями показан процент проективного покрытия. А и В – амброзия, Б и Г – остальная травянистая растительность. А и Б - июнь, В и Г – сентябрь. По горизонтали и вертикали – размеры участков (м)

Осенью проективное покрытие амброзии не превышало 18 %, в то время как аборигенная травянистая растительность доминировала на всей площади. Амброзиевый листоед сохранился на участке с плотностью 8 шт. на м<sup>2</sup>. Основная масса *Z. suturalis* (F.) мигрировала на соседние участки, где проективное покрытие амброзии составляло 70 - 80 %.

При рассмотрении контроля в июне 1991 г. (рисунок 114) видно, что, как и в эксперименте, наступление амброзии происходило с края поля. Проективное покрытие амброзии составляло от 4 до 16 %.

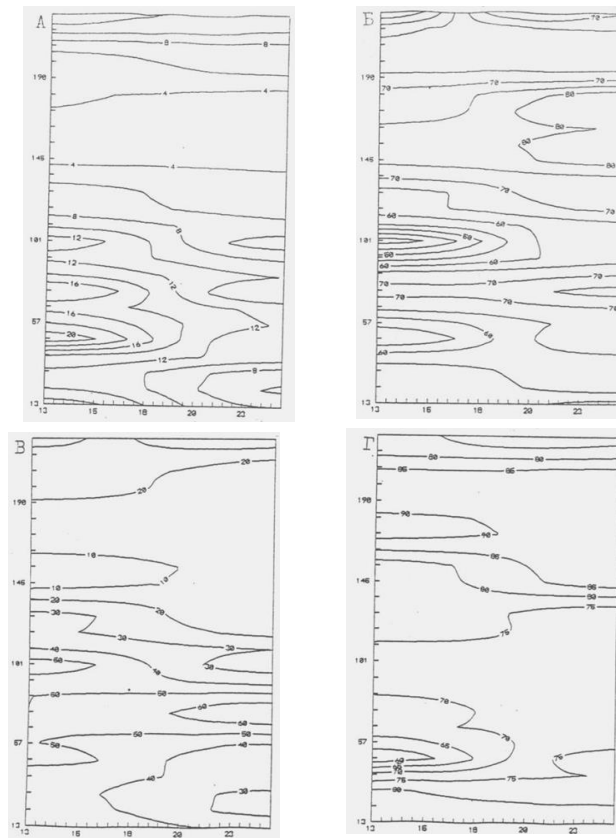


Рисунок 114 – Проективное покрытие травянистой растительностью на контрольном участке в 1991 г.

Изолиниями показан процент проективного покрытия. А и В – амброзия, Б и Г – остальная травянистая растительность. А и Б - июнь, В и Г – сентябрь. По горизонтали и вертикаль – размеры участков (м).

При сравнении с местной травянистой растительностью наблюдается обратная реакция. Мы видим высокий процент покрытия растений, он достигает 80 %. К сентябрю амброзия образовала мощный очаг, в местах ее проникновения проективное покрытие достигло 60 %, проективное покрытие местной травянистой растительностью осталось без изменения. В июне 1992 г. (рисунок 115) покрытие амброзией составило 35 - 40 %, также и местной травянистой растительностью.

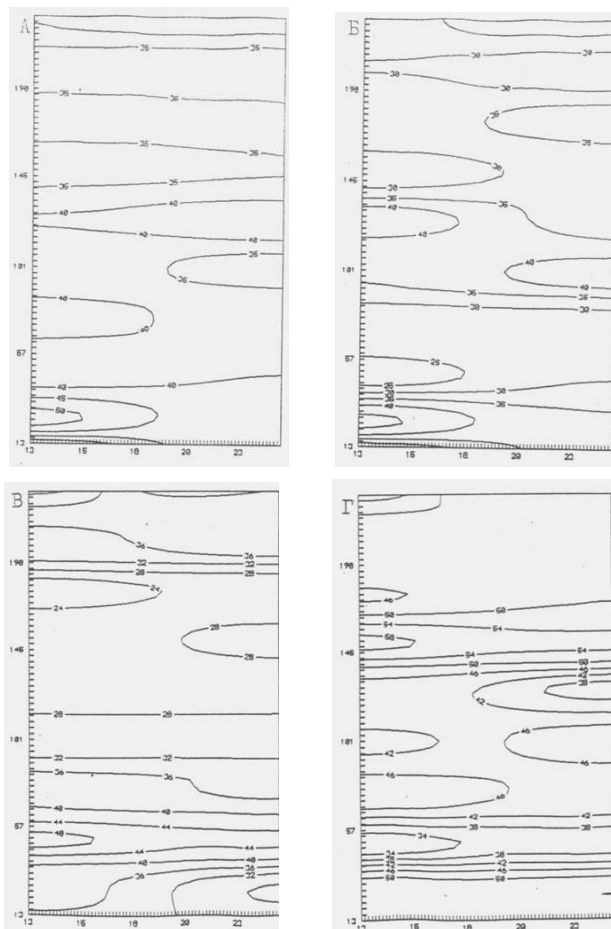


Рисунок 115– Проективное покрытие травянистой растительностью на контрольном участке в 1992 г.

Изолиниями показан процент проективного покрытия. А и В – амброзия, Б и Г – остальная травянистая растительность. А и Б - июнь, В и Г – сентябрь. По горизонтали и вертикали – размеры участков (м).

К сентябрю произошло небольшое снижение проективного покрытия у амброзии. В июне 1993 г. (рисунок 116) амброзия захватила основные площади на контрольном участке, а ее проективное покрытие достигало 68 %, местная травянистая растительность резко сократила проективное покрытие, и оно не превышало 30 %.

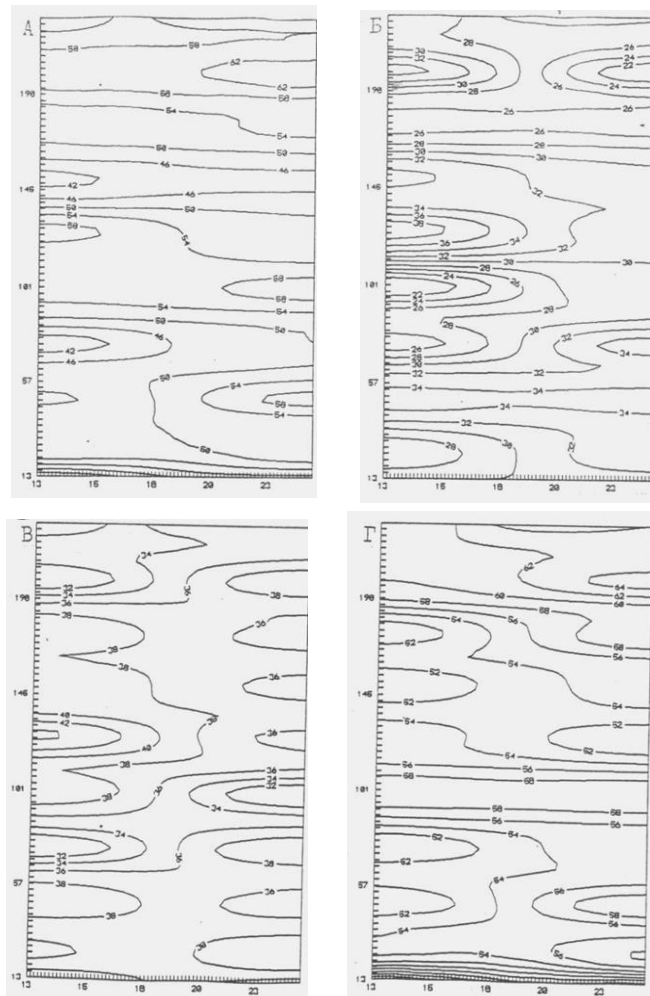


Рисунок 116– Проективное покрытие травянистой растительностью на контрольном участке в 1993 г.

Изолиниями показан процент проективного покрытия. А и В – амброзия, Б и Г – остальная травянистая растительность. А и Б – июнь, В и Г – сентябрь. По горизонтали и вертикали – размеры участков (м).

На основании полученных результатов нами были построены топографические модели развития травянистой растительности в ходе вторичной сукцессии (рисунок 117,118,119,120) наглядно отражающие роль амброзии.

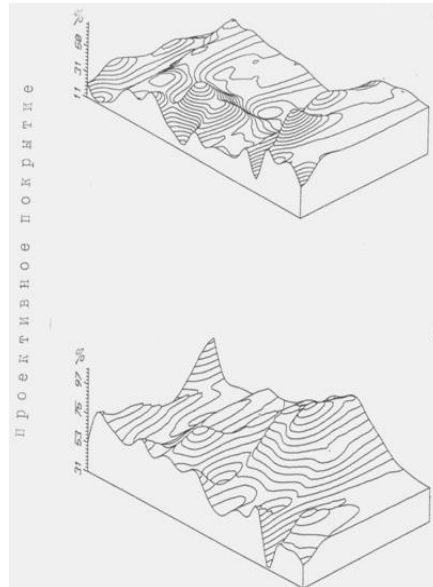


Рисунок 117 - пространственное распределение травянистой растительности в ходе вторичной сукцессии на экспериментальном участке в сентябре 1991 г.

А – амброзия, Б – остальная травянистая растительность



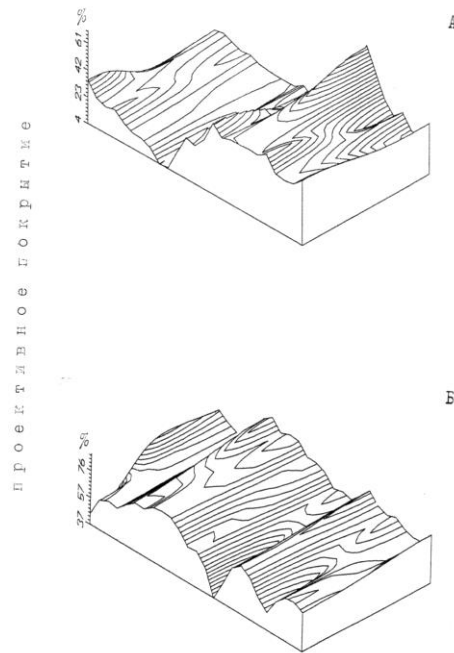


Рисунок 118— пространственное распределение травянистой растительности в ходе вторичной сукцессии на контрольном участке в сентябре 1991 г.

А – амброзия, Б – остальная травянистая растительность

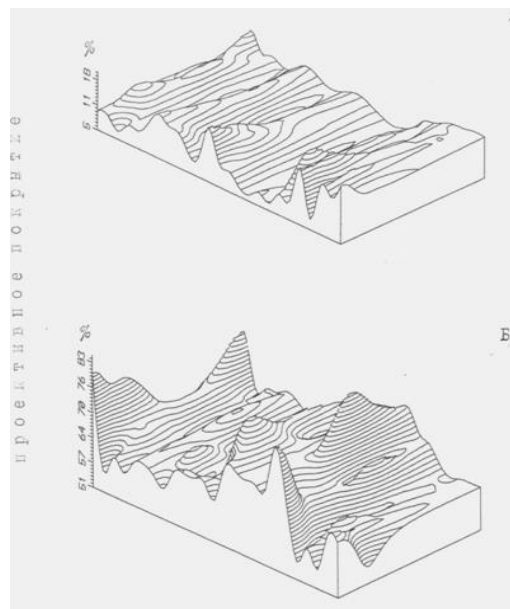


Рисунок 119 – пространственное распределение травянистой растительности в ходе вторичной сукцессии на экспериментальном участке в сентябре 1993 г.

А – амброзия, Б – остальная травянистая растительность

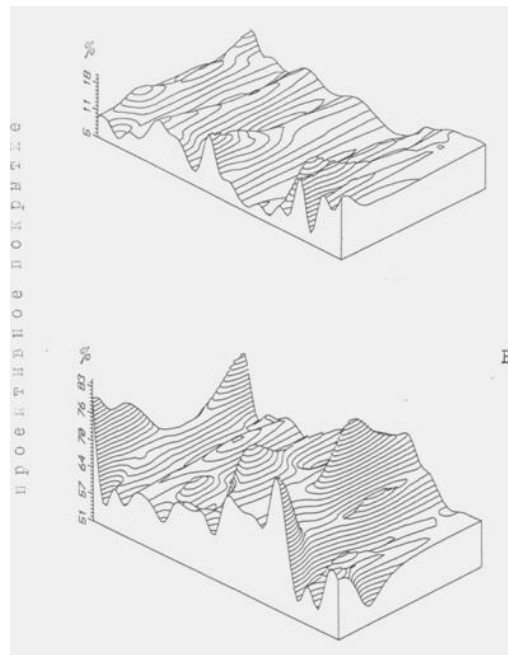


Рисунок 120– Пространственное распределение травянистой растительности в ходе вторичной сукцессии на контрольном участке в сентябре 1993 г.

А – амброзия, Б – остальная травянистая растительность

В нарушенных фитоценозах амброзия подавляет растения первой стадии сукцессии, такие как *Geranium wilfordi* Maxim, *Patrinia scabiosifolia* Fisch ex Link., *Lepidium virginicum* L., *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Setaria glauca* (L.) Beauv.; сдерживает наступление растений второй стадии: *Carex laevissima* Nahaï., *Carex sordida* Henrek et Muell. *Artemisia* spp., *Elytrigia repens* (L.) Nevski. В эксперименте *A. artemisiifolia* проявлялась как эксплерент только в первый год, в дальнейшем она вела себя как пациент.

Высокая биологическая пластичность амброзии обусловлена: высокой семенной продуктивностью, мощной корневой систем, пластичностью всходов, аллелопатическими свойствами (см. главу 3).

На экспериментальном участке к четвертому году опыта растения амброзии встречались единично, на контрольном амброзия доминировала

над местной травянистой растительностью. Даже незначительные повреждения листьев амброзии листоедом снижают ее биологическую пластичность. Это позволяет местным сорнякам активно конкурировать с ней и вытеснять ее с занятой ею территории.

Нами был рассчитан экономический эффект от биологического подавления *A. artemisiifolia* амброзиевым листоедом в Приморском крае на многолетних травах совхоза «Дубовской». В 1985 году было выпущено 50 тыс. жуков листоеда на площади 0,2 га. Зараженность поля составила 70 % при фактической нулевой урожайности кормовых трав. К 1989 г. листоед распространился на площади 4 га, и засоренность амброзией снизилось до 5%. Урожайность кормовых трав составила 25 ц/га (таблица 14).

Таблица 14 - Урожайность и себестоимость продукции многолетних трав

Вид продукции	Урожайность	Себестоимость*	
		руб./ц	руб./га
Зеленая масса	25	2.01	50
Сено	8	6.50	52
Семена	2	4.35	8.7

\*Себестоимость продукции дана из расчета цен 1990 г.

В результате внедрения биологического метода совхоз не понес затрат на подавление амброзии. Рассчитанные выше суммы представляют собой составные чистого дохода, или в данном случае экономический эффект в расчете на 1 га. С учетом 2-х урожаев в год (зеленой массы или сена), фактический экономический эффект с одного гектара составил 100 - 110 руб.

### 8.1.2 Методические рекомендации по разведению *Z.suturalis*

Проведенные нами исследования по акклиматизации амброзиевого листоеда доказали возможность его применения против амброзии полыннолистной. В новых условиях жук проявил уникальные адаптивные возможности. Однако увеличение численности фитофага идет очень медленно. Основными факторами, препятствующими росту численности, являются природно-климатические условия в осенне-зимний период. В связи с этим для быстрого наращивания высокой численности амброзиевого листоеда в очагах амброзии полыннолистной необходимо создавать небольшие участки воспроизводства площадью от 1 до 5 га с высокой плотностью растений амброзии 300 - 400 экз. на м<sup>2</sup>.

При выборе земельного участка необходимо выдержать следующие условия:

1) выбранная площадь должна быть защищена от господствующих ветров в зимний период. Это позволит сохранить зимой снежный покров на участке;

2) участок должен быть отдален от возделываемых сельскохозяйственных угодий и от населенных пунктов не менее, чем на 1 - 2 км;

3) участок должен быть изолирован от выпаса животных. После выбора участка, а это, как правило, залежь, необходимо обработать его несколько раз тяжелыми дисками. Осенью следует провести неглубокую вспашку (на 15-20 см), а затем прокультивировать. По возможности, перед вспашкой можно внести в сентябре песок, из расчета 1 т на 0,01 га.

На следующий год, в июне-июле, на участок выпускается амброзиевый листоед из расчета 5 - 6 жуков на 1 м<sup>2</sup>. После выпуска фитофага на участке

колонизации необходимо 2 раза в месяц проводить учеты, при этом следует учитывать плотность листоеда и фазы его развития согласно методике О. В. Ковалева с соавторами (1986) (рисунок 121).

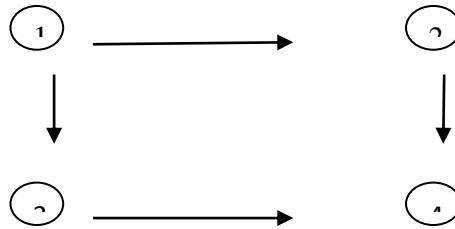


Рисунок 121 - Участок воспроизводства; 2 – сбор жуков и закладка их на зимовку (сентябрь); 3 - сбор жуков на участке воспроизводства (июль); 4 - выпуск жуков (май- июль).

С 1 по 9 сентября, часть жуков собирают для искусственной зимовки. Собранных насекомых помещают в зимовальные садки из расчета 1 жук на 2 см<sup>2</sup>. Садки для зимовки готовятся следующим образом: изготавливают металлический сосуд из жести (диаметр не меньше 20 см, высота 30-40 см) и закапывают в почву на глубину 20 - 30 см. На дно емкости насыпают щебенку, высотой 10 см, сверху засыпают землей, перемешанной с песком, из расчета 3 - 4 части земли и 1 часть песка. Сверху сосуд затягивают мелкой сеткой и прикрывают деревянным щитом или соломенными матами.

Весной, с появлением всходов амброзии жуков, выводят из диапаузы их выпускают на участки, зараженные амброзией, где нельзя проводить химические обработки (санаторно-курортные, муниципальные зоны), часть жуков возвращают на участок воспроизводства. Перед выпуском производят подсчет амброзиевого листоеда на самом участке. Дата начала выхода жуков из мест зимовки регистрируется.

В июле при достижении плотности 20 - 30 шт./ м<sup>2</sup> на маточном участке, его собирают и переносят в очаги амброзии с целью наращивания плотности

и последующей зимовки на этом участке. Ранней весной, при первых всходах амброзии, на этих участках выпускают жуков, искусственно перезимовавших в контейнерах. К моменту выхода жуков из мест естественной зимовки на участке, появляются яйца и личинки первого возраста, в результате чего возникает плотная популяция жуков, которая активно поедает растение.

Сбор листоеда можно производить как руками, так и энтомологическим сачком. Собранных жуков помещают в бумажные мешки (мешки Кравта). Внутри мешков опускают гофрированную бумагу. В один мешок, при суточном содержании, можно поместить до 1 кг жуков, что составит 25-30 тыс. особей. При длительном содержании *Z. suturalis* (F.) в бумажном мешке рекомендуется помещать не более 300 г фитофага. Нами экспериментально установлено, что листоед может выдерживать без пищи до 10 суток. Единственное условие при таком содержании - ежесуточная смена гофрированной бумаги. Выпуск листоеда производится равномерно по всему участку из расчета 5 - 10 особей на 1 м<sup>2</sup>. Через две недели на этом участке необходимо провести учеты.

Для быстрого и эффективного подавления амброзии необходимо его размножить и расселять в очагах *A. artemisiifolia*, для чего не требуется существенных капиталовложений.

## 8.2 Амброзиевая совка в биологическом подавлении амброзии полыннолистной

Первые успехи в подавлении амброзии полыннолистной амброзиевым листоедом, «экологический взрыв», дали основания надеяться на положительный результат в области уничтожения сорняка. Однако, несмотря на обилие ресурсов питания, отсутствие специфических паразитов и

хищников, динамика его численности в настоящее время низкая и его влияние на плотность кормового растения весьма малое (Алимов и др., 2004). Ранее интродуцированная в качестве биологического агента в борьбе с амброзией амброзиевая совка долгие годы находилась в депрессии. Численность популяции совки была низкой, и использование ее для уничтожения амброзии не представляло интереса.

Основным лимитирующим фактором численности популяции амброзиевой совки в природе являются консументы. При выращивании гусениц первого поколения, собранных в природе в садках, выявлено, что до 20 % гусениц поражаются паразитами семейств *Ichneumonidae* и *Braconidae*. Известно, что для биологического уничтожения адвентивного организма, насекомым - фитофагам необязательно полностью его съесть. Вполне достаточно повредить жизненно важные органы растений и тем самым снизить его конкурентную способность (Huffaker, 1957, 1964). Гусеницы совки повреждают точку роста амброзии и генеративные органы. Поврежденные растения не могут уже полноценно развиваться. Одна гусеница третьего возраста способна уничтожить 2 - 3 растения в фазе 3 - 4 настоящих листьев, а 10 гусениц способны уничтожить растение амброзии высотой 30 - 35 см в фазе бутонизации.

При определении численности совки, способной подавить развитие амброзии, нами установлено, что одна гусеница может уничтожить 3 - 4 растения амброзии, имеющие 3 - 4 пары листьев, две гусеницы уничтожают одно растение амброзии, достигшее фазы восьми настоящих листьев, а 10 гусениц приводят к гибели одного растения в фазу бутонизации (высотой 30 - 35 см). Потомство от одной пары бабочек амброзиевой совки в течение двух генераций способно полностью уничтожить амброзию на площади 1 м<sup>2</sup>. Начиная с 2000 года, ее численность стала нарастать, что стало основанием использовать данный вид в разработке биологического контроля амброзии.

Несмотря на успешность акклиматизации в России амброзиевой совки, выявлено, что этот фитофаг не может самостоятельно образовывать массовые скопления, поскольку сам является объектом питания многих видов птиц. Кроме того, пик размножения совки запаздывает относительно времени появления первых проростков амброзии в природе. Однако разработанная технология массового разведения совки на искусственных пищевых средах позволяет воспитывать этих насекомых даже в условиях зимы и использовать их для локальной сезонной колонизации (Есипенко, 2013).

В связи с этим для эффективного применения совки нами разработаны приемы по искусственному ее накоплению на засоренных участках амброзии полыннолистной, что позволит существенно снизить ее биологическую активность.

Реализация этой программы основывается на разработке технологии массового разведения амброзиевой совки на искусственных пищевых средах (далее ИПС). В связи с этим нами разработан метод сезонной колонизации амброзиевой совки. Он связан со сдвигом фенофазы у нее, это позволяет к моменту появления амброзии в природе наработать крупную партию популяции фитофага в лаборатории и выпускать гусениц на всходы амброзии в фазу 2 - 3 настоящих листьев (Есипенко, 2012).

Разведение амброзиевой совки в лабораторных условиях проводилось в несколько этапов:

1 этап - сбор биоматериала в осенний период и доращивание его до образования куколок;

2 этап - реактивация куколок в ранневесенний период;

3 этап - выращивание гусениц совки на естественном и искусственном кормах;

4 этап - выпуск гербифага в полевых станциях (рисунок 122).



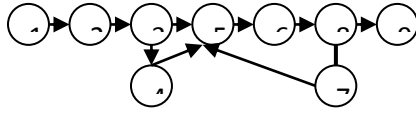


Рисунок 122– Блок-схема массового разведения амброзиевой совки

1 - сбор гусениц в природе; 2 - докармливание гусениц на естественном корме; 3-закладка куколок на зимнее хранение; 4 - длительное хранение части популяции; 5 - реактивация куколок, вылет бабочек; 6 - сбор яиц; 7 - воспитание гусениц на ИПС до 3 - 4 возраста; 8 - выпуск в природу; 9 - возобновление лабораторной популяции.

*Методика разведения гусениц.* Разведение амброзиевой совки на естественном корме проводили в специальных садках, обтянутых капроновой сеткой. Передняя стенка садка с откидной дверцей. Размер садка - 50x60x50 см. Разведение амброзиевой совки проводили на растениях амброзии, которую выращивали в невысоких вазах и помещали внутрь садка (рисунок 123) (Есипенко и др., 2007, Матишов и др. 2011).



Рисунок 123 – Куколки амброзиевой совки в экспериментальной садке (Краснодарский край, 2007)

В осенний период проводили сбор гусениц 3-5 возраста, которые затем дорастивались в лаборатории до куколок, помещаемых затем в климокамеру. Температуру выдерживали до  $+(4-6)$  °С при относительной влажности воздуха 70-80 %. Хранение куколок длилось до начала февраля.

В начале февраля проводили реактивацию куколок путем повышения температуры до плюс 25 °С. Общая продолжительность стадии куколки составляла 15 суток.

При массовом разведении амброзиевой совки в лабораторных условиях необходимым условием для предохранения лабораторной популяции от болезней является дезинфекция яиц гидрохлоридом натрия в концентрации 0,2%. Для поверхностной дезинфекции гусениц мы применяли раствор марганцовокислого калия в концентрации 1 – 2 %. Время дезинфекции

составило 3 мин. При обработке куколок гипохлоридом натрия увеличивается выход яйцепродукции и сокращается количество больных насекомых (Матишов и др., 2011).

Через 3 - 4 суток после вылета бабочек начинается яйцекладка. Период яйцекладки продолжается 4-6 суток, 80 - 90 % яиц бабочки откладывают в течение первых 2 - 3 суток с начала яйцекладки. В среднем одна самка может отложить до 300 яиц, из которых 78 - 85 % оплодотворенных. Средняя продолжительность жизни самцов составляет 11 - 12 суток, самок -13-15 суток. Полный цикл развития происходит в течение 26-34 суток, эмбриональное 2 - 3 суток, развитие гусениц 12 - 17 суток, куколки -12 - 14 суток.

Выращивание амброзии в зимний период затруднено многими факторами, поэтому мы разработали ИПС. Благодаря ИПС можно получать биоматериал независимо от сезона года. Высокий процент выживаемости насекомых на ИПС достигается путем добавления в среду антисептиков, которые исключают эпизоотию. Применение ИПС дает возможность использовать механизацию и автоматизацию технологических процессов разведения. В состав ИПС для выращивания гусениц амброзиевой совки входили следующие компоненты: сухой лист амброзии, автолизат пивных дрожжей, агар-агар, глюкоза, казеин, аскорбиновая кислота, витамины группы В, формалин, пропионовая кислота.

Для приготовления питательной смеси сухие компоненты взвешивали и перемешивали в эмалированной посуде. Одновременно готовили гидролизат казеина, для чего его навеску высыпали в фарфоровый стакан с водой и растворяли КОН, тщательно перемешивали и стерилизовали в кипящей воде в течение часа. После кипячения смесь выливали в емкость с питательной средой.

Навеску агара заливали соответствующим количеством воды и нагревали на водяной бане до образования однородного геля и затем выливали в сосуд с сухим компонентом и гидролизатом казеина. В охлажденную до 60 °С смесь при непрерывном перемешивании добавляли антисептики и раствор витаминов. Содержимое сосуда перемешивали до получения однородной по консистенции и окраске массы. Готовую ИПС разливали в стерильные чашки Петри и хранили в холодильнике при температуре плюс 3 - 5 °С.

Бабочек содержали при оптимальных условиях температуры 23 - 24 °С, длине дня 18 ч, влажности воздуха 70 - 80 % в стеклянных банках емкостью 1 литр.

В каждую банку помещали по несколько пар бабочек. Банку изнутри выстилали фильтровальной бумагой, сложенной гармошкой, на которую бабочки откладывали яйца. Сверху банки закрывали бязью. Подкармливали бабочек 5%-ным водным раствором сахарозы, который подавали в пластиковых сосудах диаметром 1,5 - 2 см, высотой 1 - 1,5 см. Банки просматривали каждый день с целью подачи свежего корма и сбора яиц. Кусочки бумаги с кладкой яиц вырезали и использовали по назначению.

Яйца инкубировали при температуре 23 - 25 °С и влажности 60 - 70 %. Двух или трехдневные яйца дезинфицировали, выдерживая их в растворе гидрохлорида натрия в концентрации 0.2 % (в раствор помещали кусочки бумаги с яйцекладками на 3 - 5 мин), а позже тщательно отмывали дистиллированной или кипяченой водой. В стадии формирования зародыша кладку из 2 - 4 яиц помещали на питательную среду в чашки Петри.

Оптимальными для выращивания гусениц являлись температура +(26-28) °С и влажность 80%. Смену корма осуществляли один раз в сутки. Гусениц старших возрастов содержали по одной из-за присущего амброзиевой совке каннибализма.

Снижение температуры воздуха увеличивает процент гибели куколок и продолжительность сроков вылета бабочек. На основании полученных данных можно сделать вывод, что на развитие совки существенное влияние оказывает температура воздуха. Общая продолжительность развития куколки составляет 15 суток при температуре 25 °С.

Через 3 - 4 суток после вылета бабочек отмечалась яйцекладка на молодых побегах амброзии.

Наиболее плодовиты бабочки второго и третьего поколений. Период откладки яиц продолжается обычно 4 - 6 суток, причем 80-90 % яиц бабочки откладывают в течение первых 2 - 3 суток с начала откладки яиц. В среднем одна самка может отложить до 300 яиц, из которых 78-85 % оплодотворенные. Средняя продолжительность жизни самцов составляет 11-12 сут, самок 13-15 сут.

Таким образом, выявлено, что совку можно разводить в лабораторных условиях. Полный цикл развития происходит в течение 26 - 34 суток, на эмбриональное развитие требуется 2-3 суток, на развитие гусениц - 12-17 суток, куколки - 12-14 суток.

При массовом разведении амброзиевой совки в лабораторных условиях одним из основных условий предохранения лабораторной популяции от болезней является строгое соблюдение санитарных правил.

В настоящее время известно несколько способов борьбы с инфекционными заболеваниями насекомых, среди которых наиболее распространенной является поверхностная дезинфекция яиц различными антисептиками. Нами испытывалось влияние формалина и гипохлорита натрия в предупреждении заболеваний гусениц совки. Проведенные исследования показали, что испытываемые вещества не оказывают губительного воздействия на жизнеспособность яиц совки.

На основании проведенных исследований можно сделать заключение, что гидрохлорид натрия в концентрации 0,2 % наиболее благоприятно воздействует на совку и такую концентрацию можно использовать для дезинфекции яиц. Другим важным приемом в профилактике инфекционных заболеваний является поверхностная дезинфекция гусениц и куколок. С этой целью мы испытали различные концентрации растворов гипохлорита натрия и марганцовокислого калия для дезинфекции гусениц и куколок совки.

Полученные результаты показали, что раствор марганцовокислого калия безвреден для гусениц в концентрации 1-2 % и опасен в концентрации 3 %. Применение этих препаратов для куколок также оказалось безвредным. Отродившиеся бабочки были плодовиты. Появившиеся гусеницы были более активны по сравнению с контрольными и почти не болели.

При разработке метода разведения амброзиевой совки на искусственных питательных средах нами учитывались следующие факторы:

- условия выращивания (температура, влажность, режим освещения, аэрация);
- соответствие состава и консистенции корма потребностям насекомого;
- изучение процесса адаптации насекомых к искусственному корму;
- стерилизация питательных сред;
- способы преодоления диапаузы насекомых с целью непрерывного их культивирования на искусственной пище и т.д. (Есипенко и др., 2007).

Было испытано одиннадцать рецептур искусственных сред. Из одиннадцати испытанных сред гусеницы начали питаться и развиваться на шести (рисунок 124).

Оценку качества искусственного корма проводили по биологическим показателям развития гусениц 1 - 2; 3 - 4 возрастов, жизнеспособности гусениц, массе гусениц и куколок.



Рисунок 124 - Питание гусеницы амброзиевой совки на искусственной питательной среде

Анализ проведенных исследований показал, что амброзиевая совка приступила к питанию искусственным кормом, о чем свидетельствует увеличение массы гусениц. Так, в варианте № 1 она увеличилась с 18,6 мг до 45,7 мг; в варианте № 11 с 20,6 мг до 49,6 мг. Средняя продолжительность развития гусениц до V возраста была 9,5 сут по сравнению с 9 суток в контроле. Выживаемость составила от 55,4 % до 70,5 % в опытных вариантах и 65,7 % в контроле.

Решающее влияние на рост и развитие насекомых оказывают белки и аминокислоты. Они служат основой для построения тела насекомого. В качестве источника белка и аминокислот нами в состав ИПС было включено сухое молоко. Полученные результаты свидетельствуют о возможности выращивания гусениц амброзиевой совки до образования куколок на среде, в состав которой входит сухое молоко как источник белков.

При включении сухого молока в дозе 0,5 г на 100 г среды масса куколок составляла 41,3 мг по сравнению с 48,5 мг в контроле, средняя продолжительность развития составила 25,6 сут, в контроле -19,5 сут. Эти показатели свидетельствуют о целесообразности включения в состав ИПС сухого молока в качестве источника белка.

С целью активации жизнедеятельности гусениц амброзиевой совки и повышения их жизнеспособности в искусственный корм необходимо добавлять витамины. Они регулируют деятельность ферментов и углеродный обмен, контролируют тканевое дыхание и обмен веществ в целом, положительно влияют на рост и развитие насекомых.

В составе ИПС испытывали смесь витаминов, состоящую из рибофлавина, цианокобаламина, аскорбиновой кислоты. Водный раствор смеси применяли в концентрации 0,3; 0,5; 1,0; 1,5; 2,0 %. Контролем служила среда, не содержащая витамины.

Использование комплекса витаминов в ИПС улучшает биологические показатели роста и развития амброзиевой совки. Наилучшие результаты были получены при применении 1,5 % -ной концентрации витаминов (рисунок 125). Жизнеспособность гусениц составила 85,3 %, что на 39,6 % выше контрольной, продолжительность развития насекомых сократилась на 3,8 суток по сравнению с контролем.





Рисунок 125 - Развитие амброзиевой совки на ИПС с добавлением 1,5 %-ного раствора витаминов

Недостаток и избыток витаминов приводит к нарушению обмена веществ у гусениц, что вызывает снижение биологических показателей роста и развития совки (рисунок 126).

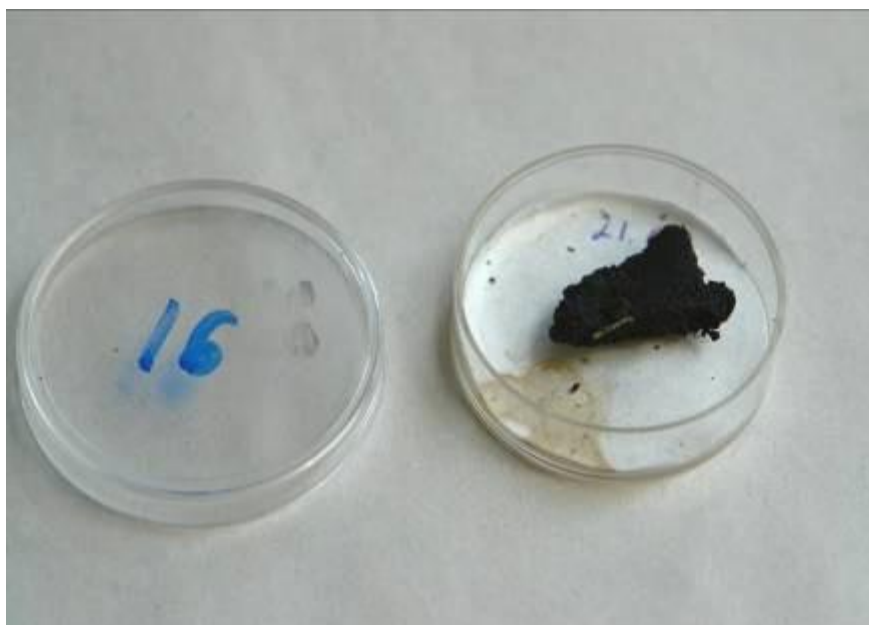


Рисунок 126 – Недостаток и избыток витаминов приводят к снижению биологических показателей роста и развития совки

Таким образом, в искусственную пищевую среду для гусениц амброзиевой совки младших возрастов рекомендуется включать 1,5 %-ный раствор витаминов группы «В» и аскорбиновой кислоты.

Разнообразные компоненты, входящие в состав искусственных сред, создают благоприятные условия для развития микроорганизмов (грибов, бактерий). Наилучшим средством предотвращения их развития является добавка к корму противогрибковых и бактерицидных веществ.

Проведенные исследования позволили установить, что использование пропионовой кислоты угнетало рост и развитие насекомых. Оптимальными для этих целей являлись формалин и сорбиновая кислота в концентрации 1,5 и 1 %. Увеличение концентраций отрицательно сказывалось на биологических показателях развития амброзиевой совки.

В результате проведенных исследований нами была подобрана искусственная питательная среда, позволяющая воспитывать амброзиевую совку от яйца до имаго (рисунок 127).



Рисунок 127- Вышедшая из куколки бабочка

Первый выпуск гусеницы 3-4 возраста амброзиевой совки в природу был осуществлен 23 апреля 2007 года. Для этой цели был подобран участок площадью 0,02 га на территории ВНИИБЗР. Гусениц 3-4 возраста равномерно распределили на растениях амброзии по 2 гусеницы на растение. Развитие их продолжалось до конца месяца. Окукливание наблюдалось ориентировочно 29 - 30 апреля. За этот период амброзия была уничтожена в некоторых местах полностью. Остальные растения были повреждены в среднем на 70 – 80 % и сильно отставали в росте от контрольных растений. Вылет бабочек начался 15 мая. Максимальный разлет бабочек составил 150 метров. Первые гусеницы нового поколения появились на местах выпуска 20 мая. Через пять суток гусеницы достигли 2 - 3 возраста, и плотность их составляла в среднем 2 гусеницы на одно угнетенное растение. К этому времени наблюдался лет бабочек природной популяции. На экспериментальном участке появились гусеницы первого и второго поколения. Гетерогенная популяция совки создала условия, при которых амброзия была уничтожена полностью на экспериментальном участке. Верхний ярус амброзии занимали гусеницы старших возрастов, которые уничтожили точку роста растения. Гусеницы младших возрастов скрывались в нижних ярусах растений, где доедали отставшие части листовой пластинки. По сравнению с контрольным участком была заметна роль местных однолетних растений в подавлении биологической активности амброзии. Таким образом, проведенные нами первые экспериментальные выпуски амброзиевой совки в природу показали ее эффективность в подавлении амброзии полыннолистной. В дальнейшем планируется разработать технологический процесс размножения совки на искусственных средах в больших количествах и перейти к массовому производству амброзиевой совки.

## Выводы

1. Амброзия полыннолистная обладает уникальными биологическими способностями и может развиваться в зависимости от условий произрастания по ускоренному или нормальному циклу развития. Выявлена ее аллелопатическая активность по отношению к культурным растениям.
2. На первых этапах сукцессии Амброзия полыннолистная ведет себя как эксперент, активно захватывая территорию и достигая максимального развития. В первый год ее заселения растения могут существовать с амброзией лишь как наполнители временного фитоценоза.
3. В результате проведенного споро-пыльцевого анализа, обнаружено, что *A. artemisiifolia* на Российском Дальнем Востоке встречалась в финальном неолите. В настоящее время амброзия полыннолистная продвигается на север, осваивая новые территории
4. Специализированных фитофагов на территории России нет. Виды насекомых - фитофагов, которые первы начинают адаптироваться к питанию на ней, являются широкими полифагами, питающимися на растениях семейства Asteraceae.
5. В зарослях амброзии, сорняк является детерминантом консорции образуя новую форму жизнедеятельности и развития консорции. Выявленные экологические и трофические ниши позволили нам построить гетероконцентрированную модель фитоконсорции *Амброзии полыннолистной*, включающей концентраты: субстратный, стациальный, фензивный, филлофагийный, биотрофный, энтомофильный.
6. Первые годы после интродукции амброзиевого листоеда на Российский Дальний Восток он испытывал мощный стресс от

абиотических факторов среды, в ходе процесса акклиматизации он адаптировался и распространился по всей центральной части Приморского края. Амброзиевая совка в первые годы после интродукции испытывала мощный пресс со стороны биотических факторов (представители отряда Hymenoptera)

7. На территории Юга России выявлено, что три инвайдера (*A. artemisiifolia*, *Z. suturalis*, *P. bioculatus* (F.)) восстановили свои нативно-консортивные связи, образовав сопряженную инвазию.
8. Полученные данные по миграции жуков показывают ненормальность популяции, которая проявляется в отсутствии четкого выраженного ритма наращивания плотности популяции амброзиевого листоеда. Это, вероятно, связано с изменениями, происходящими на клеточном или организменном уровнях.
9. Проведенные исследования не выявили специализированных врагов амброзиевого листоеда и амброзиевой совки, за исключением *Perillus bioculatus* (F.).
10. Проведенный анализ сукцессионо-консортивных взаимоотношений в нарушенных ценозах с доминированием амброзии показал положительную роль интродуцированных и аборигенных фитофагов.
11. Проведенные исследования позволили определить новые подходы к ограничению вредности амброзии полыннолистной за счет ускорения естественного сукцессионного процесса в фитоценозах за счет интродуцированных видов из Северной Америки (амброзиевый листоед и амброзиевая совка) и местных фитофагов.

### Заключение

В результате многолетних исследований изучена биология *A.artemisiifolia* L. сорняка, ее ареал в Приморском крае и на Юге России. Установлено, что очаги амброзии возникают на участках с нарушенным естественным покровом. Показано, что в первые годы вторичной сукцессии амброзия доминирует над местной травянистой растительностью, в дальнейшем под мощным прессом корневищных растений она произрастает в экстремальных для себя условиях. Биологическая пластичность амброзии обусловлена высокой семенной продуктивностью, мощной корневой системой, аллелопатическими свойствами и возможностью в зависимости от условий произрастания развиваться как по полному, так и по сокращенному циклу. Выявлено 9 видов насекомых – фитофагов, питающихся амброзией у 12 видов отмечена возможность к питанию на ней. На территорию Приморского края для биологического подавления карантинного сорняка амброзии полыннолистной было завезено 2 вида насекомых - фитофагов: амброзиевая совка (*Tarachidia candefacta* Hübner.) амброзиевый полосатый листоед (*Zygomma suturalis* (F.)). В результате интродукции на Дальнем Востоке России акклиматизировался только амброзиевый листоед. Выявлена причина смертности амброзиевого листоеда на Юге России и в Приморском крае. Основной причиной гибели листоеда на Дальнем Востоке России являются тяжелые природно-климатические условия в осенне-зимний период. Осенью муссонные затяжные дожди вымывают листоеда с поверхности почвы, а тяжелая по механическому составу почва не дает ему возможности углубиться на 5 - 7 см для нормальной зимовки. Листоед уходит на зимовку либо на поверхности почвы, укрываясь в опавшей листве, либо на глубину 1 см. С наступлением сильных морозов и вследствие небольшого снежного покрова часть жуков погибает. На Юге России

выявлен хищный клоп *Perillus bioculatus* (F.) (Hemiptera, Pentatomidae), который активно уничтожал амброзиевого листоеда.

Полученные оригинальные данные по биологии амброзиевого листоеда в Приморском крае позволили построить его таблицу выживания. Выявлено, что в новых для него условиях фитофаг развивается в двух поколениях. Наивысший коэффициент смертности в период первого поколения приходится на личинок первого возраста. Второе место по смертности занимает стадия "яйцо". Во втором поколении наибольший коэффициент смертности приходится на стадии "яйцо" и "личинка II возраста". Одна самка оставляет 9 потомков. Показатели таблицы выживания могут быть использованы для акклиматизации амброзиевого листоеда в других районах Приморского края.

Питаются жуки только в дневное время и в хорошую погоду. Личинки питаются в основном в верхушечной части растения, имаго - в средней части. Предпочтение для питания отдают растениям с темно-зелеными листьями с относительно высоким содержанием азота (3,22 %)

Установлено, что основная масса жуков подготовлена к зимнему периоду (степень содержания жирового запаса составляет от 45 до 70 %). В период адаптации листоеда к новым для него условиям наблюдаются увеличение доли аномальных фенов и нестабильная линейная длина тела.

Показано, что на участке, где был выпущен фитофаг, местная травянистая растительность активно конкурировала с амброзией и вытеснила ее за 4 года. На контрольном участке на протяжении этого времени амброзия доминировала. Подтверждена возможность применения амброзиевого листоеда для подавления амброзии полыннолистной.

Первые успехи в подавлении амброзии полыннолистной амброзиевым листоедом, «экологический взрыв», дали основание надеяться на

положительный результат в области уничтожения сорняка. Однако, несмотря на обилие ресурсов питания, отсутствие специфических паразитов и хищников, динамика его численности низкая и его влияние на плотность кормового растения оказалось весьма малым. В связи с этим был разработан метод сезонной колонизации амброзиевой совки. Он связан со сдвигом у нее фенофаз. Это позволяет к моменту появления амброзии в природе наработать крупную партию популяции фитофага в лаборатории и выпускать гусениц на всходы амброзии в фазу 2 - 3 настоящих листьев. Разработана технология массового разведения амброзиевой совки на искусственных пищевых средах. Проведены первые экспериментальные выпуски гусениц амброзиевой совки выращенных на искусственных питательных средах, на всходы амброзии полыннолистной. В результате этого получены положительные результаты по уничтожению адвентивного сорняка.



## Список использованной литературы

Алешинская, З.В. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры Приханкайской равнины / З.В. Алешинская, Г.М. Шумова // Палинологические исследования на Дальнем Востоке. - Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1978. - С. 60-66.

Анисимов, О.А. Анализ изменений температуры воздуха на территории России и эмпирический прогноз на первую четверть XXI века. / О.А. Анисимов, В.А. Лобанов, С.А. Ренева // Метеорология и гидрология. - 2007.- № 10.- С. 20–30.

Абрамова, Л.М. Эволюция растительности на стыке тысячелетий / Л.М. Абрамова, Б.М. Маркин // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Третьи Любищевские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. -С. 15-23.

Арнольди, Л.В. Краткая программная записка по изучению консортивных связей животных и низших растений с доминантными видами высших растений в растительных сообществах / Л.В. Арнольди, Е.М. Лавренко // Программно-методическая записка по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. – М.–Л.: АН СССР, 1960. – С.5–8.

Бей-Биенко, Г.Я. Насекомые таракановые / Г.Я. Бей-Биенко // - М.-Л.: Из-во АН СССР, 1950. - 345 с.

Беклемишев, В.Н. О классификации биоценотических симфизиологических связей/ В.Н. Беклемишев // Бюлл. МОИП. Отд.биол. - 1951. - Т.56. - В.5. - С. 3-30.

Биологический энциклопедический словарь. -М.: Сов. энциклопедия, 1986. -831 с.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах: монография / под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. - М.-СПб.: Тов-во научных изданий КМК, 2004. - 436 с.

Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества: монография [пер. с англ.] / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. - М.: Мир, 1989. - 320 с.

Благовещенский, А.В. Биохимическая эволюция цветковых растений: монография / А.В. Благовещенский. - М.: Наука, 1966. - 370 с.

Богоявленский, С.Г. Записки Воронежского сельскохозяйственного института / С.Г. Богоявленский. – Воронеж, 1930. - Т.15. - С.87-158.

Будыко, М.И. Эволюция биосферы. /М.И. Будыко. - Л.: Гидрометеиздат, 1984. - 488 с.

Буч, Т.Г. Сорные растения Приморского края и меры борьбы с ними: монография / Т.Г. Буч, Н.Н. Качура, В.Д. Швыдкая, Е.Р. Андреева. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. - 250 с.

Быков, Б.А. Введение в фитоценологию. /Б.А. Быков. - Алма-Ата, 1970. - 234 с.

Быков, Б.А. Экологический словарь. /Б.А. Быков. - Алма-Ата: Наука, 1983. - 215 с.

Василевич, В.И. Очерки теоретической фитоценологии. / В.И. Василевич. -Л., 1983. -248 с.

Васильев, Д.С. Амброзия полыннолистная и меры борьбы с ней: монография / Д.С. Васильев. – Краснодар, 1958. - 84 с.

Васильев, А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. / А.Г. Васильев. - Екатеринбург: Изд. Академкнига, 2005. - 640 с.

Васюков, В.М. Адвентивные американские виды во флоре Приволжской возвышенности / В.М. Васюков // Экология и география

растений и обществ Среднего Поволжья. - Тольятти : Кассандра, 2011. - С. 144-152.

Вахрушев, А.А. Исторический подход к экологии сообществ. / А.А. Вахрушев, А.С. Раутиан //Журн. общ. биол., 1993. -Т.54.-№5.-С.532-553.

Великань, В.С. Определитель вредных и полезных насекомых и клещей технических культур в СССР. / В.С. Великань, В.Б. Голуб, Е.Л. Гурьева и др. [Сост. Копанева Л.М.]. -Л.: Колос, 1981. - 272 с.

Верещагин, Н.К. Основные черты формирования териофауны голарктики в антропогене / Н.К. Верещагин //Зоол. Журнал. – 1963. -№ 12, - Т.2. - С. 1686-1698.

Вернадский, В.И. Эволюция видов и живое вещество. /В.И. Вернадский //Природа. - 1928.- № 3.- С. 227-250.

Верховская, Н.Б. О времени появления *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) на юге Российского Дальнего Востока / Н.Б. Верховская, Л.П. Есипенко // Бот. журн. - 1993. - Т. 78. - № 2. - С. 94-101.

Вилкова, Н.А. Физиологические основы теории устойчивости растений к насекомым: автореф. докт. дисс. /Н.А. Вилкова. – Л., ВИЗР, 1980. – 49 с.

Вилкова, Н.А. Стратегия защиты сельскохозяйственных растений от адвентивных видов насекомых-фитофагов на примере колорадского жука /Н.А. Вилкова, Г.И. Сухорученко, С.Р. Фасулати //Вестник защиты растений. -2005. -№3. -С. 3-15.

Винер, Н. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине. / Пер. с англ. И.В. Соловьева и Г.Н. Поварова; под ред. Г.Н. Поварова. – 2-е издание. – М.: Наука; Главная редакция изданий для зарубежных стран, 1983. – 344 с.

Виноградова, Е.Б. Особенности репродукции и формы имагинальной диапаузы у полосатого амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F.

(Coleoptera, Chrysomelidae) в Ставропольском крае / Е.Б. Виноградова // Энтомолог. обоз. - 1988. - Т. 67. - № 3. - С. 468-478.

Виноградова, Е.Б. Особенности сезонного развития амброзиевого полосатого листоеда *Zygogramma suturalis* F. / Е.Б. Виноградова, Т.П. Богданова; под ред. О.В. Ковалева, С.А. Белокобыльского // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. - М.: Наука, 1989. - С. 62-76.

Витвичный, Г.Н. Климат Дальнего Востока / Монография. - М.: АН СССР, 1961. - С. 93-115.

Волкова, Е. М. Опасный сорняк осваивает новые регионы России / Е.М. Волкова // Защита и карантин растений. - 2011. - N 8. - С. 30-32.

Воронов, А.Г. Биогеография (с элементами биологии): Учеб. пособие для географ. фак. ун-тов. М., 1963. - 340 с.

Воронов, А.Г. Изучение влияния наземных позвоночных на растительный покров /А.Г. Воронов // Полевая геоботаника. - М., 1964. -Т. 3. - С. 451-500.

Воронов, А.Г. К понятию о консорциях. /А.Г.Воронов // Журн. общей биол. -1974. - Т. 35.- №2. -С. 236-241.

Воронов, А.Г. Биогеография с основами экологии: учеб. для географ, спец. ВУЗов. -М., 1987. - 264 с.

Ворошилов, В.Н. Флора советского Дальнего Востока: монография / В.Н. Ворошилов. - М.: Наука, 1966. - 478 с.

Вострецов, Ю.Е. Раскопки поселения Падь Семипятнова III в Приморье / Ю.Е. Вострецов // Кр. сообщ. Ин-та археологии АН СССР. - 1986. - Т.186. - С. 99-104.

Ганешин, П.С. Геоморфология Приморья: монография / П.С. Ганешин. - М.: Гостехиздат, 1957. - 133 с.

Гиляров, М.С. Закономерности морфологических и физиологических особенностей членистоногих при переходе к наземному образу жизни / М.С.

Гиляров // Тр. Ин-та морфол. животн. им. А.Н. Северцова. - 1959. - Вып. 27. - С.118-133.

Гниненко, Ю.И. Некоторые новые виды дендрофильных насекомых в Краснодарском крае / Ю.И. Гниненко, В.И. Щуров, А.Г. Раков // В сб. Защита лесов юга России от вредных насекомых и болезней. - Пушкино: ВНИИЛМ, 2011. - С.25-36.

Голова, Т.П. Гетерокарпия у амброзии полыннолистной / Т.П. Голова // Защита растений от вредителей, болезней и сорняков. - Харьков, 1973. - С. 130-133.

Гожко, А.А. Белый аист – адвентивный вид восточного приазовья. / А.А. Гожко, Л.П. Есипенко // Юг России: экология и развитие. - 2012. - № 3. - С. 39-44.

Голубев, В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи / В.Н. Голубев// Тр. Центрально-черноземного заповедника им. В.В. Алехина. – Воронеж, 1962. – Вып. 7. – 602 с.

Голышин, Н.М. Биологические методы защиты растений в СССР / Н.М. Голышин, Н.А. Филипов // Достижение сельскохозяйственной науки. - М.: Наука, 1987. - С. 164-180.

Грейг-Смит, П. Количественная экология растений / Монография, пер. с англ. - М.: Мир, 1967. - 349 с.

Григорьева, Т.Г. Формирование агробиоценозов в связи с освоением целинной степи и залежных земель. / Т.Г. Григорьева / Вопросы защиты с.-х. культур от вредителей. -М., 1968.- С.41-51.

Григорьева, Т.Г. Роль антропогенных и природных факторов в формировании трофической структуры пшеничного агробиоценоза. / Т.Г. Григорьева, Т.Н. Жаворонкова // Энтомолог. Обозрение. -1973.-№52(3).- С.489-507.

Груза, Г.В. О неопределенности некоторых сценарных климатических прогнозов температуры воздуха и осадков на территории России. /Г.В. Груза, Э.Я. Ранькова, Л.Н. Аристова, Л.К. Клещенко // Метеорология и гидрология. -2006.- № 10.- С. 5–23.

Данилевский, А.С. Фотопериодизм и сезонное развитие / Монография – Л.: ЛГУ, 1961. - 244 с.

Дарвин, Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь: пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872) / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. СПб: Наука, 1991.

Дгебуадзе, Ю.Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов / В сб.: Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. -М., 2002.- С. 11–14.

Димитриев, А.В. О распространении *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) в Волжско-Камском регионе / А.В. Димитриев, Н.В. Абрамов, И.Л. Минизон, В.Г. Папченков, А.Н. Пузырев, Н.С. Раков, Т.Б. Силаева // Бот. журн. -1994. - Т. 79. - № 1. - С. 79-83.

Дзыбов, Д.С. Фитоценотический метод борьбы с амброзией полыннолистной – *Ambrosia artemisiifolia* L. / Д.С.Дзыбов; под ред. О.В. Ковалева, С.А. Белокобыльского // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. - Л.: Тр. зоол. ин-та, 1989. - С. 227-229.

Доброхотов, В.Н. Семена сорных растений: монография / В.Н. Доброхотов. - М.: Сельхозиздат, 1961. - С. 389.

Дылис, Н.В. О структуре консорций // Журн. общей биол.- 1973. -Т. 34, №4. - С. 575-580.

Дылис, Н.В. Основы биогеоценологии / Н.В. Дылис. - М., 1978. - 151 с.

Дылис, Н.В. Фитоценоз как компонент лесного биогеоценоза / Н.В. Дылис, Ю.Л. Цельникер, В.Г. Карпов //Основы лесной биогеоценологии. -М., 1964. -С. 91-215.

Дылис, Н.В. Изучение растительности как компонента биогеоценоза / Н.В. Дылис, В.Г. Карпов, Ю.Л. Цельникер // Программа и методика биогеоценологических исследований. -М.: Наука, 1966. -С. 83-147.

Дымина, Г.Д. Онтогенез фитоценозов /Г.Д. Дымина, Э.А. Ершова // Русское ботаническое общество, XII съезд «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в XXI веке». Часть 5. - Петрозаводск, 2008 - С. 86-88.

Емельянов, А.Ф. О существенных различиях консорций доминантов и ассектаторов, проявляющихся в распределении цикадок-олигофагов по растениям / А.Ф. Емельянов // Ботан. журн.- 1965. - Т.50.- №2. - С.221-223.

Ермаков, В.Е. Исследования мохэских памятников Троица 5 и Новоселище 2 в Приморье / В.Е. Ермаков // Новые материалы по первобытной археологии юга Дальнего Востока. - Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. - С. 30-33.

Есипенко, Л.П. О биологии и распространении *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) в условиях Приморского края / Л.П. Есипенко // Ботан. журн. - 1991. - Т.76. - № 2. - С. 276-279.

Есипенко, Л.П. Использование американского фитофага (*Zygogramma suturalis* (F.) в борьбе с амброзией полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia*) на Юге Российского Дальнего Востока: автореферат диссертации к.б.н. /Есипенко Леонид Павлович. - Владивосток, 1996. - 22 с.

Есипенко, Л.П. Роль амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* (F.) (Coleoptera, Chresomelidae) в подавлении амброзии полыннолистной в Приморском крае / Л.П. Есипенко // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. - Владивосток: Дальнаука, 1997. - Вып. VII. - С. 135-142.

Есипенко, Л.П. Сезонное развитие амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* (F.) (Coleoptera, Chresomelidae) в Приморском крае / Л.П. Есипенко // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. - Владивосток: Дальнаука, 1998. - Вып. VIII. - С. 87-92.

Есипенко, Л.П. Теоретические представления о коэволюции растений и насекомых / Л.П. Есипенко // Биологическая защита растений - основа стабилизации агроэкосистем. – Краснодар, 2004. – Вып. 2. - С. 102-104.

Есипенко, Л.П. Фенотипическая изменчивость амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* (F.) (Coleoptera, Chrysomelidae) / Л.П. Есипенко, А.П. Савва // Биологическая защита растений - основа стабилизации агроэкосистем. – Краснодар, 2004. - Вып. 2. - С. 98-101.

Есипенко, Л.П. Популяционные особенности пространственного распределения особей амброзиевого листоеда в условиях Краснодарского края / Л.П. Есипенко // Второй всероссийский съезд по защите растений. Фитосанитарное оздоровление экосистем. - СПб, 2005. - С.67-70.

Есипенко, Л.П. О распространении американского фитофага *Zygogramma suturalis* (F.) на юге Российского Дальнего Востока / Л.П. Есипенко // Тезисы докладов XIII съезда Русского энтомологического общества. - Краснодар, 2007. - С.45-46.

Есипенко, Л.П. Разработка биотехнологии сезонной колонизации амброзиевой совки *Tarachidia candefacta* Hubn (Noctuidae, Lepidoptera) для биологического контроля амброзии полыннолистной *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) / Л.П. Есипенко, И.С. Агасьева, О.С. Шевченко // Вклад фундаментальных исследований в развитие современной инновационной экономики Краснодарского края. Конференция грантодержателей регионального конкурса Российского фонда фундаментальных исследований и администрации Краснодарского края «Юг Росс». - Краснодар, 2007. - С. 38-40.

Есипенко, Л.П. История борьбы с адвентивной сорной растительностью в России биологическими методами и перспективы его использования в подавлении амброзии полыннолистной (*Ambrosia*



*artemisiifolia* L. (Asteraceae)) / Л.П. Есипенко // Наука Кубани. - Краснодар: Изд-во «Просвещение-ЮГ», 2009. - № 3. - С. 4-9.

Есипенко, Л.П. Новый подход в биологическом подавлении амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) на Юге России / Л.П. Есипенко // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета: научный журнал КубГАУ [Электронный ресурс]. – Краснодар: КубГАУ, 2012. – № 05 (79). – Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2012/05/pdf/51.pdf>.

Есипенко, Л.П. Биологические инвазии как глобальная экологическая проблема Юга России / Л.П. Есипенко // Юг России: экология и развитие. - 2012. - № 4. - С. 21-25.

Есипенко, Л.П. Инвазийный сорняк амброзия полыннолистная в биоценологических взаимодействиях с интродуцированными фитофагами в биоценозах России / Л.П. Есипенко –Краснодар: КубГАУ, Изд-во КубГАУ. - 2013.- 178 с.

Есипенко, Л.П. Интродукция насекомых-фитофагов амброзии полыннолистной: поиск продолжается / Л.П. Есипенко // Защита и карантин растений. -2013.-№6.- С.16-18.

Есипенко, Л.П. Новые данные о консортивных связях горчака ползучего (*Acroption repens* D.C.) (Asteraceae) в условиях Юга России/ Л.П. Есипенко // Садоводство и виноградарство. -2013.- №5.- С. 26-29.

Есипенко, Л.П. Использование насекомых фитофагов в борьбе с амброзией полыннолистной в агроценозах Юга России / Л.П. Есипенко //Земледелие. -2013.- №5.- С.39-40.

Esipenko, L.P. Introduction of phytophagous insects for biological suppression of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in Russia: retrospective overview/ L.P. Esipenko, A.S. Zamotailov // Вестник защиты растений.-2014. - №2. - С.43-46.

Есипенко, Л.П. Биологический метод борьбы с адвентивной сорной растительностью на Юге России. / Л.П. Есипенко, О.Д. Ниязов //Труды Кубанского аграрного университета. -2012.- №2(35).- С. 310-314.

Есипенко, Л.П. Новая находка ценхруса малоцветкового в Краснодарском крае / Л.П. Есипенко, В.Н. Саламатин //Защита и карантин растений. -2013.-№7.- С.35-36.

Животовский, Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам: монография / Л.А. Животовский // Фенетика популяций. - М.: Наука, 1982. - С. 38 - 44.

Жученко, А.А. Стратегия адаптивной интенсификации сельского хозяйства: концепция. / РАСХН. Фонд им.А.Т.Болотова. - Пушкино: отделение НТИ Пуш. науч. центра РАН, 1994. - 148 с.

Жученко, А. А. Ресурсный потенциал производства зерна в России (теория и практика). -М.: ООО «Издательство Агрорус», 2004. - С 38-54.

Журавлева, Е.Н. Первое появление охридского минера *Cameraria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) на конском каштане обыкновенном на территории Большого Сочи / Е.Н. Журавлева // «Вредители и болезни древесных растений России»: матер. междунар. конф. VIII чтения памяти О.А. Катаева. - СПб, 18-20 ноября 2014 г. Под ред. Д.Л.Мусолина и А.В. Селиховкина. – СПб.: СПбГЛТУ, 2014. – С. 32.

Зайцев, В.Ф. Биометод и биоразнообразиие / В.Ф. Зайцев, С.Я. Резник // В кн.: Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах; под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богущкой. - М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004.-С. 44–53.

Замотайлов А.С. Энтомофауна Краснодарского края в условиях деградации горных биоценозов и глобального изменения климата: перспективы исследований / А.С.Замотайлов // Успехи современного естествознания. -2003.-№3. -С. 85-86.

Замотайлов, А.С. Цикадка белая (*Metcalfa pruinosa*) новая угроза сельскому и лесному хозяйству на юге России/ А.С. Замотайлов, В.И. Щуров, А.И. Белый //Защита и карантин растений. - 2012. - №4. - С. 45-47.

Захаренко, В.А. Пестициды в аграрном секторе России конца XX - начала XXI века / В.А. Захаренко // Агрохимия. - 2008. - № 11. - С. 86-96.

Зайцев, В.Ф. Биометод и биоразнообразие: два взгляда на проблему инвазий / В.Ф. Зайцев, С.Я. Резник: под ред. А.Ф. Алимов, Н.Г. Богущая // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. - М.: КМК. - С. 44-53.

Зеликсон, Э.М. О палеогеографической интерпретации спорово-пыльцевых спектров с большим содержанием пыльцы орешника / Э.М. Зеликсон // Изв. АН СССР. Сер. геогр. - 1977. - № 2. - С. 102-112.

Зубков, А.Ф. Научное обеспечение защиты растений в адаптивном земледелии (Программный опус). -СПб, 1996. - 43 с.

Иванников, А.И. Чешуекрылые - враги горчака / А.И. Иванников // Защита и карантин растений. - 1971. - Т.11. - С. 33.

Иванов, Г.И. Почвы Приморского края: монография. /Г.И. Иванов. - Владивосток, 1964. - 103 с.

Иванов, Г.И. Почвообразование на юге Дальнего Востока: монография. / Г.И. Иванов. - Владивосток, 1976. - 199 с.

Иванченко, Т.Е. Распределение атмосферных осадков на Большом Кавказе / Т.Е. Иванченко, В.Д. Панов //Сб. работ Ростовской-на-Дону гидрометеорологической обсерватории. Агроклиматология. - Ростов н/Д, 1984. -Вып.18. - С. 125-131

Ижевский, С.С. Использование фитофагов в борьбе с сорными растениями / С.С. Ижевский. - М.: ВНИИТЭНСХ, 1985. - 54 с.

Ижевский, С.С. Прогноз появления новых вредителей – основа для планирования интродукции/ С.С. Ижевский // Защита и карантин растений. - 1994. - №7. - С. 8–9.

Ижевский, С.С. Вероятность заноса в Россию новых насекомых – вредителей подсолнечника /С.С. Ижевский // Энтотомол. обозрение. - 1997.- Т.76. -№ 2. - С. 265–277.

Ижевский, С.С. Прогнозирование заноса чужеземных вредителей растений /С.С. Ижевский // Защита и карантин растений. - 1998. - № 4. - С. 39–41.

Ижевский, С.С. Проникновение чужеземных растительноядных насекомых на территорию России) /С.С. Ижевский // Защита и карантин растений. - 2002а. - №1. - С. 28–31.

Ижевский, С.С. Инвазии: неизбежность и контроль / С.С. Ижевский // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных видов; под ред. Дгебуадзе Ю.Ю. и др.- М.: МСОП-ИПЭЭ РАН. -2002б. -С. 49-61.

Ижевский, С.С. Новые инвазии чужеземных насекомых в Европейскую Россию /С.С. Ижевский, В.Ю. Масляков //Российский журнал биологических инвазий. -2008.- №2.- С.34-44.

Ипатов, В.С. О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений / В.С.Ипатов // Вест. Ленингр. ун-та. Сер. биол. -1966. - №15. -Вып.3.- С. 56-62.

Исаева, Л.Н. Использование различных методов в интегрированной борьбе с сорняками / Л.Н. Исаева. - М.,- 1989. - 50 с.

Ильина, Л.П. К оценке степени засоренности *Ambrosia artemisiifolia* L. Различных фитоценозов Нижнего Дона / Л.П. Ильина, В.Г. Картамышев, Т.Н. Грачева // Современные климатические и экосистемные процессы в уязвимых природных зонах (арктических, аридных, горных): тез. докл. междунар. науч. конф. - Ростов н/Д: Изд-во Юнц РАН, 2006. - С. 98-100.

Каганова, З.В. Диалектика взаимосвязи уровней организации материи / З.В. Каганова // Проблема целостности в современной биологии. -М.: Наука, 1968. -173-179.

Камышев, Н.С. Основы географии растений /Н.С. Камышев. – Воронеж, 1961. - 191 с.

Канонников, А.М. Природа Кубани и Причерноморья. - Краснодар: Краснодарское книжное издательство, 1977. -148 с.

Камелин, Р.П. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. / Р.П. Камелин, С.А. Овеснов, С.И. Шилова. - Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1999. -83 с.

Карантин растений СССР. - М, 1986. - 168 с.

Карпевич, А. Ф. Избранные труды. Акклиматизация гидробионтов и научные основы аквакультуры. -М.: Изд-во «Памятники исторической мысли», ВНИРО, 1998. - Т.2.- 870 с.

Карпун, Н.Н. Новый вредитель робинии лжеакации в субтропиках Российской Федерации / Н.Н. Карпун, Е.А. Игнатова, Е.В. Михайлова // Научные исследования в субтропиках России: сб. тр. мол. ученых, аспирантов и соиск. – Сочи: ГНУ ВНИИЦиСК, 2013. – С. 43-53.

Карпун, Н.Н. *Cydalima perspectalis* Walker – инвазия на Черноморское побережье России / Н.Н. Карпун, Е.А. Игнатова // Защита и карантин растений. – 2014. – № 6. – С. 41-42.

Карпун, Н.Н. Новые виды вредной энтомофауны на декоративных древесных растениях в Черноморском регионе Краснодарского края / Н.Н. Карпун, Е.А. Игнатова, Е.Н. Журавлева // «Вредители и болезни древесных растений России»: матер. междунар. конф. VIII чтения памяти О.А. Катаева, - СПб, 18-20 ноября 2014 г.; под ред. Д. Л. Мусолина и А. В. Селиховкина. – СПб.: СПбГЛТУ, 2014. – С. 36.

Ковалев, О.В. Биологическая борьба с сорняками и ее перспективы / О.В. Ковалев // Тр. ВИЗР. - 1968. - Т.31. - С.415-430.

Ковалев, О.В. Фитофаги амброзии (*Ambrosia* L.) в Северной Америке и их использование в биологической борьбе с этим сорняком в СССР / О.В. Ковалев // Зоол. журн. - 1971а. - Т. 50. - Вып. 2. - С. 199-209.

Kovalev, O.V. Modern outlooks of biological control of weed plants in the U.S.S.R. and the international phytophagous exchange / O.V. Kovalev // The 2-nd International Symposium on biological control of weeds. - Rome, Italy, oct. 4-7. - 1971б. - P. 166-172.

Ковалев, О.В. Применение биологического метода борьбы с сорными растениями / О.В. Ковалев. – М., 1973.- 32 с.

Ковалев, О.В. Использование филогенетических связей растений при отборе узких олигофагов при интродукции с целью биологического подавления сорняков / О.В. Ковалев // Мат. VII съезда ВЭО. - Л., 1974. - С. 31-32.

Ковалев, О.В. Биологическая борьба с сорными растениями в СССР / О.В. Ковалев // Состояние интродукции и акклиматизации перспективных энтомофагов, акарифагов и фитофагов важнейших вредителей и сорняков в странах-членах ВПС/МОББ. - Киев, 1979. - С. 55-58.

Ковалев, О.В. Интродукция и акклиматизация фитофагов амброзий (*Ambrosia* L., Asteraceae) в СССР / О.В. Ковалев // Вопр. общ. энтомол. - Л., 1981. - С. 9-11.

Ковалев, О.В. Опыт и некоторые итоги биологического метода борьбы с заносными сорняками на примере подавления амброзий / О.В. Ковалев // Вопр. общ. энтомол.: Тр. ВЭО. - 1986. - Т. 68. - С. 153-156.

Ковалев, О.В. Расселение адвентивных растений трибы амброзиевых в Евразии и разработка биологической борьбы с сорняками рода *Ambrosia* L. (Ambrosieae, Asteraceae) / О.В. Ковалев; под ред. О.В. Ковалева, С.А. Бело-

кобыльского // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. - Л.: Наука, 1989а. - С. 7-23.

Ковалев, О.В. Микроэволюционные процессы в популяции амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae), интродуцированного из Северной Америки в СССР / О.В. Ковалев; под ред. О.В. Ковалева, С.А. Белокобыльского // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. - Л.: Наука, 1989б. - С. 139-165.

Ковалев, О.В. Ограничение закона необратимости эволюции (закон Далло) на примере происхождения трибы (Ambrosieae) / О.В. Ковалев // Ботан. журн. - 1995. - Т. 80. - № 1. - С. 56-69.

Ковалев, О.В. К вопросу о строении гениталий и прегенитальных стернитов родов *Zygogramma* Chevг. и *Leptinotarsa* Stal (Coleoptera, Chrysomelidae) / О.В. Ковалев; под ред. О.В. Ковалева, С.А. Белокобыльского // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. - Л.: Наука, 1989в. - С. 190-195.

Ковалев, О.В. Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera Chrysomelidae) / О.В. Ковалев, В.В. Вечернин // Энтномол. обозрен. - 1986. - Т. 65. - Вып. 1. - С. 21-38.

Ковалев, О.В. Интродукция горчаковой нематоды в Крым / О.В. Ковалев, Д.Г. Данилов // Защита растений. - 1973. - Т. 4. - С. 43.

Ковалев, О.В. Теоретические основы интродукции амброзиевых листоедов рода *Zygogramma* Chevг. (Coleoptera, Chrysomelidae) в СССР для биологической борьбы с амброзией / О.В. Ковалев, Л.Н. Медведев // Энтномол.обозрен. - 1983. - Т. 62. - Вып. 1. - С. 17-32.

Ковалев, О.В. Сравнительная оценка патогенов и энтомофагов у листоедов рода *Zygogramma* Chevг. и колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say. (Coleoptera, Chrysomelidae) в Старом и Новом Свете / О.В.

Ковалев, А.В. Присный; под ред. О.В. Ковалева, С.А. Белокобыльского // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. - Л.: Наука. - 1989. - С. 81-104.

Ковалев, О.В. Методические указания по расселению и производственным испытаниям амброзиевых листоедов рода *Zygogramma* в биологической борьбе с амброзиями полыннолистной и многолетней / О.В. Ковалев, С.Я. Резник, Е.Б. Виноградова. - Л.: Наука, 1986. - 28 с.

Ковалев, О.В. Методические особенности применения листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в биологической борьбе с амброзиями (*Ambrosia artemisiifolia* L., *A. psilostachya* D.C.) / О.В. Ковалев, С.Я. Резник, В.Н. Черкашин // Энтномол. обзор. - 1983. - Т. 62. - Вып. 2. - С. 402-408.

Ковалев, О.В. Совка *Tarachidia candefacta* Hubn. (Noctuidae, Lepidoptera) - перспективный фитофаг в биологической борьбе с сорняками рода *Ambrosia* L. (Compositae) / О.В. Ковалев, Т.Д. Рулева // Энтномол. обзор. - 1970. - Т. 49. - Вып. 1. - С. 23-36.

Ковалев, О.В., Биология совки *Tarachidia candefacta* Hubn и перспективы борьбы с амброзией полыннолистной // О.В. Ковалев, В.И. Самусь // Сельскохозяйственная биология. -1972. – Т.VII. - № 2. -С.281-284.

Ковалев, О. В. Роль уединенных популяционных волн в обеспечении эффективности интродукции насекомых-фитофагов при подавлении заносных сорных растений / О.В. Ковалев и Ю.В. Тютюнов // Энтномологическое обозрение. - 2014.-Вып.1.- С. 16-28.

Ковалев, О.В. Об эффективности интродукции американских насекомых- фитофагов амброзии (*Ambrosia artemisiifolia* L.) на юге России. / О.В. Ковалев, Ю.В. Тютюнов, Л.П. Ильина, С.В. Бердников // Энтномол. Обзор. - 2013. -Т.92.- Вып.2. -С. 251-264.



Ковалев, О.В. Временные методические указания по применению листоедов рода *Zygogramma* CHEVR. (Coleoptera, Chrysomelidae) в биологической борьбе с амброзиями (*Ambrosia artemisiifolia* L., *A. psilostachya* D.C.) / О.В. Ковалев, В.Н. Черкашин, С.Я. Резник. - Л.: Наука, 1983 б. - 20 с.

Ковалев, О.В. Эффективность листоеда / О.В. Ковалев, В.Н. Черкашин // Защита растений. - 1983а. - Вып. 2. - С. 10-11.

Кожанчиков, И.В. Основные результаты изучения экологии насекомых/ И.В. Кожанчиков // Энтومол. обзор. -1959. – Т. XXXVIII. – вып. 2. - С. 273-289.

Колесников, Б.П. Природное районирование Приморского края / Б.П. Колесников // Материалы по физической географии юга Дальнего Востока. - М.: Наука, 1958. - С. 5-30.

Колесников, Б.П. Растительность / Б.П. Колесников // Дальний Восток. - М.: АН СССР, 1961. - С. 183-245.

Колесников, Б.П. Природные ландшафты прерий на Советском Дальнем Востоке и их происхождение / Б.П. Колесников, Ю.А. Ливерский, В.В. Никольская В.В. // Изв. АН СССР. Сер. геог. - 1961. - Вып. 1. – 121 с.

Комаров, В.Л. Происхождение растений: монография / В.Л. Комаров. - М.: Наука, 1961. - 187 с.

Комарова, Т.А. К вопросу о закономерностях вторичных сукцессий в лесах Южного Сихотэ-Алиня / Т.А. Комарова // Динамические процессы в лесах Дальнего Востока. - Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. - С. 21-36.

Комарова, Т.А. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня / Т.А. Комарова. - Владивосток, 1992. - С. 6-57.

Кононенко, В.С. Совки. / В.С. Кононенко// Определитель насекомых Дальнего Востока. Веерокрылые и бабочки; ред. Лер П.А. Владивосток: Дальнаука, 2003. - Т.5.-Вып.4.- 688 с.

Корляков, А.С. Памятка почвоведу - мелиоратору и геоботанику - культуртехнику / А.С. Корляков, В.Н. Ознобихин, А.Ф. Жмакин. - Владивосток, 1971. - С. 65-67.

Коробков, А.А. Род Полынь-*Artemisia* L. / А.А. Коробков // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. - СПб.: Наука, -1992.-Т.8,- С.120—161.

Корчагин, А.А. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения / А.А. Корчагин // Полевая геоботаника. - Л.: Наука, 1964. -Т.3. -С.5-62.

Корчагин, А.А. Понятие консорции / А.А. Корчагин // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. -Л., 1977. - С. 15-25.

Крафтс, А. Химическая борьба с сорняками: монография / А. Крафтс, У. Роббинс. - М.: Колос, 1964. - 455 с.

Крестов, П.В. Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов северо-восточной Азии / П.В. Крестов, В.Ю. Баркалов, А.М. Омелько, В.В. Якубов, Ю. Накамура, К. Сато // Комаровские чтения, 2009. - Вып. LVI. - С. 5-63.

Криворучка, Р.Г. Есипенко Л.П. К познанию жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) агроценозов Краснодарского края/ Р.Г. Криворучка, Л.П. Есипенко //Труды Кубанского государственного аграрного университета, 2011. - №4(31). - С 115-119.

Криштофович, А.Н. Геологический обзор стран Дальнего Востока: монография / А.Н. Криштофович. - Л.-М., 1932. - 332 с.

Кузнецов, В.Н. Использование амброзиевого листоеда в биологическом подавлении амброзии полыннолистной в Приморском крае / В.Н. Кузнецов, Л.П. Есипенко. - Владивосток, 1991. - 17 с.

Кузнецов, В.Н. Амброзиевый листоед в биологической борьбе с амброзией: плакат / В.Н. Кузнецов, О.В. Ковалев, Л.П. Есипенко. – 1986.

Кузнецов, В.Н. Амброзиевый листоед в Приморье / В.Н. Кузнецов, О.В. Ковалев, Л.П. Есипенко. // Защита растений. - 1987. - №2. - С. 44-45.

Кузнецова, В.Г. Насекомые, обитающие на амброзии на Черноморском побережье Кавказа / В.Г. Кузнецова, Э.П. Нарчук; под ред. О.В. Ковалева, С.А. Белокобыльского // Теорет. основ. биолог. борьбы с амб. - Л.: Наука, 1989. - С. 224-226.

Кузьмин, Я.В. Геохронология и палеосреда позднего палеолита и неолита умеренного пояса Восточной Азии. /Я.В. Кузьмин. – Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 2005. – 282 с.

Куренцов, А.И. Проблемы Беренгии в зоогеографии / А.И. Куренцов // Изв. Сиб. Отд. Ан СССР, сер биол.-мед. наук, 1963. - №8.- С. 3-13.

Куренцов, А.И. Зоогеография Приамурья: монография/ А.И. Куренцов. - М.-Л., 1965.- 128 с.

Куренцова, Г.Э. Растительность Приханкайской равнины и окружающих предгорий / Г.Э. Куренцова. - М.-Л.: АН СССР, 1962. – 137 с.

Кухарская Л.Г., Г.'ырза Л.В. *Cenchrus prsuciflcrus* Zenth - новое для Молдавии адвентивное растение /Л.Г. Кухарская, Л.В. Г.'ырза //Ботан.исслед.:флора и растительность.- Сииннев: Штиянца, 1989.-Вып.8.- С.112-115.

Кравченко, А.В. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Карелии / А.В. Кравченко // Бот. журн. - 1997. - Т. 82. - № 4. - С. 124-127.

Красилов, В.А. В сб.: Проблемы филогении и систематики/ В.А. Красилов. -Владивосток, 1970а.-С.12–30.; В сб.: Вопросы геологии, геохимии и металлогении сев.-зап. сектора Тихоокеанского пояса. Владивосток, 1970б.- С.43–45.; Ж. общ. биол. -1971.-Т.31.- № 6.- С. 679–699.; Геол. и геофиз.1972.- №8.- С.11–18.; Изв. АН СССР. Сер геол.,1972. - № 3.-С.9–16.

Красилов, В.А. Палеоэкология наземных растений. / В.А. Красилов. - Владивосток, 1972.- 207 с.

Крашенинников, И.М. Опыт филогенетического анализа некоторых евроазиатских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии / И.М. Крашенинников // Материалы по истории флоры и растительности СССР. -1946.- Т.2. - 110 с.

Криштофович, А.Н. Происхождение флоры Ангарской суши/ А.Н. Криштофович// Матер по ист. Флоры и растительности СССР, 1958. - Т.3.- С.7-41.

Крымова, А.И. Тарахидия в очагах амброзии полыннолистной / А.И. Крымова // Защита растений, - 1974. - Вып. 7. - С. 42.

Лакин, Г.Ф. Биометрия: монография / Г.Ф. Лакин. - М., 1990. - 293 с.

Лавренко, А.Н. Новые и редкие для Коми АССР виды адвентивных растений / А.Н. Лавренко, А.А. Кустышева // Бот. журн. - 1990. - Т. 75. - № 2. - С. 267-270.

Левонин, Р. Генетические основы эволюции: монография[пер. с англ.] / Р. Левонин. - М., 1978. - 236 с.

Майр, Э. Причина и следствие в биологии /Э. Майр // На пути к теоретической биологии. - М.: Мир, 1970. - С. 49-57.

Мазинг, В.В. Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов / В.В. Мазинг -Яр.: МОИП, 1966. -Т.27. - С.117-127.

Мазинг, В.В. Что такое структура биогеоценоза? / В.В. Мазинг // Проблемы биогеоценологии. -М.,1973. - С. 148-157.

Мазинг, В.В. Проблемы изучения консорции: учен. зап. Перм. пед. ин-та / В.В.Мазинг // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. –Пермь, 1976. – Вып.150.-С. 18-27.

Макодзеба, И.А. Амброзия полыннолистная и меры борьбы с ней / И.А. Макодзеба. - М., 1955. - С. 15-58.

Мальчигина, Е.А. Опыт сопоставления распространения пыльцы некоторых древесных пород с их ареалами в пределах европейской части СССР / Е.А. Мальчигина // Мат-лы по геоморфологии и палеогеографии СССР. - М.: АН СССР, 1950. - С. 36-45.

Мамзин, А.С. Проблема взаимосвязи организации и исторического развития в современной биологии//Проблема взаимосвязи организации и эволюции в биологии (Советско-польские исследования). -М.: Наука, 1978. С. 18-32.

Марьюшкина, В.Я. Амброзия полыннолистная и основы биологической борьбы с ней: монография / В.Я. Марьюшкина. – Киев: Наукова думка, 1986. - 118 с.

Марш, Г. Человек и природа, или о влиянии человека на изменения физико-географических условий природы [пер. с англ.] Г. Марш. – СПб.: Человек и природа, 1866. – 587 с.

Матишов, Г.Г. Биологические способы борьбы с амброзией в антропогенных фитоценозах юга России / Г.Г. Матишов, Л.П. Есипенко, Л.П. Ильина, И.С. Агасьева. –Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2011. - 144 с.

Махова, Ю.В. Спорово-пыльцевые спектры современного аллювия рек бассейна среднего Амура / Ю.В. Махова // Спорово-пыльцевой анализ при геоморфологических исследованиях. - М.: МГУ, 1971. - С. 33-48.

Медведев, Л.Н. Изменчивость интродуцированной в СССР популяции полосатого амброзиевого листоеда *Zygogramma suturaliis* F. / Л.Н. Медведев, под ред. О.В. Ковалева, С.А. Белокобыльского // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. - Л.: Наука, 1989. - С. 24-44.

Микишин, Ю.А. Развитие ландшафтов побережья юго-западного Приморья в среднем–позднем голоцене / Ю.А. Микишин, Т.И. Петренко, В.С. Петренко // Ландшафтоведение: теория, методы, региональные

исследования, практика: материалы XI междунар. ландшафт. конф. (Москва, 22-25 авг. 2006 г.). -М., 2006.-С.416-418.

Миркин, Б.М. Адвентизация растительности в призме идей современной экологии / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова // Журн. общ. биологии - 2002. - Т. 63. - № 6. - С. 489–497.

Миркин, Б.М. Наука о растительности: монография / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова. - Уфа: Гилем, 1998. – 413 с.

Москаленко, Г.П. Карантинные сорные растения России: монография / Г.П. Москаленко. - 2001. - 278 с.

Недолужко, В.А. Распространение *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) в Приморском крае / В.А. Недолужко // Бот. журн. - 1984. - Т. 69. - Вып. 4. - С. 527-529.

Негробов, В.В. Консорционный анализ семейства кувшинковых Nymphaeaceae Salisb. бассейна Среднего Дона. / В.В. Недолужко, К.Ф. Хмелев. -Воронеж: Изд-во ВГТУД 1999. - 184с.

Негробов, В.В. Современные концепции консорциологии / В.В. Негробов, К.Ф. Хмелев // Вестн. ВГУ. Сер. хим., биол., 2000. - С. 118–121.

Неронов, В.М. Чужеродные виды и сохранение биологического разнообразия /В.М. Неронов, А.А. Луцкекина // Успехи современной биологии. - 2001, - №1. - С.121-128

Нечаев, А.П. К флоре Нижнего Приамурья / А.П. Нечаев, А.А. Нечаев // Бюлл. гл. ботан. сада АН СССР. - 1973. - Вып. 8. - С. 48-51.

Никитин, В.В. Сорные растения флоры СССР: монография / В.В. Никитин. - Л., 1983. - 452 с.

Никольская, В.В. О четвертичном обледенении в бассейне Амура / В.В. Никольская, В.П. Чичагов// Тр. комис. по изуч. Четвертичного периода АН СССР, -1962. -С.260-267.

Новак, В.Я. Гормональные основы диапаузы у насекомых / В.Я.Новак; под ред. Н.И. Горышина // Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых. – Л.: ЛГУ, 1972. - С. 193-207.

Нотов, А.А. Новые и редкие виды флоры Мурманской области и Карелии / А.А. Нотов, Д.Д. Соколов // Бот. журн. - 1994. - Т. 79. - № 11. - С. 92-95.

Окладников, А.П. По Аляске и алеутским островам / А.П.Окладников, Р.С. Васильевский// Академия наук СССР, Сибирское отделение, Институт истории, филологии и философии. - Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1976. – 167 с.

Оленов, Ю.М. О роли пространственной изоляции в видообразовании / Ю.М. Оленов // Успех соврем. биол., - 1959. - Т. 48. - № 3. - С. 329-342.

Орлов, А. И. Прикладная статистика. Учебник. /А.И. Орлов. -М.: Экзамен, 2006.— 671 с.

Остроумов, А.И. Амброзия - источник массовых аллергических заболеваний / А.И. Остроумов; под ред. О.В. Ковалева, С.А. Белокобыльского // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. - Л.: Наука, 1989. - С. 330-232.

Павлюшин, В.А. Фитосанитарные последствия антропогенной трансформации агроэкосистем / В.А. Павлюшин, Н.А. Вилкова, Г.И. Сухорученко, Фасулати, Л.И. Нефедова // Вестник защиты растений. - 2008. - № 3. - С. 3-26.

Пантюхов Г.А. Условия зимовки и выживания амброзиевого полосатого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) в Ставропольском крае / Г.А. Пантюхов // Энтомологическое обозрение. - 1991. - №LXX. - № 4. – С. 762-764.

Половинкина, О.А. Биологический метод борьбы с амброзией в Краснодарском крае //О.А. Половинкина // Международная Соревская

программа образования в области точных наук: Агрэкология и охрана окружающей среды. –М., 2001.- С.152-155.

Полтавский, А.Н. Аннотированный каталог совок (Lepidoptera, Noctuidae) Северного Кавказа и сопредельных территорий юга России: под ред. К.С. Артохина, А.Н. Полтавского / А.Н. Полтавский, А.Ю. Матов, В.И. Щуров, К.С. Артохин. - 2-е изд., испр. и доп. – Ростов-на-Дону, 2010. - Т. 1. - 284 с.; Т. 2. - 333 с.

Поляков, П.П. Систематика и происхождение сложноцветных / П.П. Поляков. - Алма-Ата: Наука, 1967. - 336 с.

Поспелов, С.М. Совки - вредители сельскохозяйственных культур / С.М. Поспелов - М.: Агропромиздат, 1989. 112 с.

Протопова, В.В. Адвентивні рослини лісостепу і степу України / В.В. Протопова. - Киев: Наукова думка, 1973. - 190 с.

Работнов, Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии / Т.А. Работнов // Бюлл. МОИП. Отд. биол, 1950. – Вып. 1. – С. 84-94.

Работнов, Т.А. О консорциях / Т.А. Работнов // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1969.- Т. 74.- Вып. 4. -С. 109-116.

Работнов, Т.А. Значение консортивных связей в определении взаимных отношений в фитоненотах / Т.А. Работнов // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1970. - Т. 75.- Вып. 2. - С. 68-75.

Работнов, Т.А. Некоторые вопросы изучения консорций / Т.А. Работнов // Журн. общей биол., 1973. - Т. 34.- №3. -С. 407-416.

Работнов, Т.А. Консорция как структурная единица биогеоценоза / Т.А. Работнов // Природа. -1974. -№2. -С.26-35.

Работнов, Т.А. Значение консортивных связей в определении «стратегии жизни» сосудистых растений: Учен. зап. Перм. пед. ин-та //



Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. Пермь.- 1976. - Вып. 150. - С. 7-10.

Работнов, Т.А. Еще раз о консорциях // Бюлл. МОИП. Отд. биол. -1978. -Т. 83.-Вып. 2. - С. 88-95.

Работнов, Т.А. Некоторые вопросы изучения автотрофных растений как компонентов наземных биогеоценозов / Т.А. Работнов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. -1980.- Т. 80.- Вып. 2. - С. 84-94; Фитоценология - М., 1983. - 296 с.

Работнов, Т.А. Фитоценология / Т.А. Работнов.- М., 1992. - 352 с.

Работнов, Т.А. О консортивных связях растений с их консортами / Т.А. Работнов //Бюлл МОИП Отд. биол. -1994 - Т. 99. - Вып.1. – С. 64-66.

Работнов, Т.А. История фитоценологии / Т.А.Работнов.- М., 1995.- 158 с.

Разумовский, С.М. Закономерности динамики биоценозов: монография/ С.М. Разумовский -М.:Наука. -1981. - 231 с.

Рафес, П.М. Популяция и биогеоценоз / П.М. Рафес // Организация и эволюция живого (философские, историко-научные и теоретические аспекты проблемы). -Л., 1972. -С.127-131.

Райс, Э. Аллелопатия / Э. Райс. - М.: Мир, 1978. - С. 55.

Раменский, Л.Г. Избранные работы. / Л.Г. Раменский - Л.:Наука, 1971. - 334 с.

Раменский, Л.Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова: монография / Л.Г. Раменский. - Л.: Наука, 1971. – С. 334.

Резник, С.Я. Факторы, определяющие избирательность при яйцекладке амброзиевого полосатого листоеда (*Zygogramma suturalis* F.) / С.Я. Резник // Зоол. журн. - 1985. - Т. 64. - Вып. 2. - С. 234-244.

Резник, С.Я. Поведение амброзиевого полосатого листоеда при яйцекладке / С.Я. Резник; под ред. О.В. Ковалева, С.А. Белокобыльского //

Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. - Л.: Наука, 1989а. - С. 24-44.

Резник, С.Я. Избирательность яйцекладки, плотность популяции и эффективность амброзиевого полосатого листоеда / С.Я. Резник; под ред. О.В. Ковалева, С.А. Белокобыльского // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. - Л.: Наука, 1989б. - С. 45-55.

Reznic S.Ya. Influence of target plant density on herbivorous insect oviposition choice: *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) and *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera: Chrysomelidae) / S.Ya. Reznic // Biocontr. Sci. and Technol. - 1993. - Vol. 3. - № 2. - P. 105-113.

Резник, С.Я. Интродукция амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* (Coleoptera, Chrysomelidae) как модель инвазионного процесса / С.Я. Резник; под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. - М.: КМК, 2004. - С. 340-346.

Резник, С.Я. Поведение имаго амброзиевого полосатого листоеда при поиске и выборе кормового растения / С.Я. Резник, О.В. Ковалев // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. - Л.: Наука, 1989. - С. 56-61.

Резник, С.Я. Антропогенное распространение видов животных и растений за пределы исторического ареала: процесс и результат / С.Я. Резник; под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой // В кн.: Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. - М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. - С. 16–43.

Сапунов, В.Б. Фенетическая структура популяции амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) в Ставропольском крае / В.Б. Сапунов, С.А. Белокобыльский // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. - Л.: Наука, 1989. - С. 139-165.

Сафра, Р.А. Естественные и потенциальные ареалы карантинных сорных растений / Р.А. Сафра // Сб. работ по вопр. карантина растен. - 1962. - Вып. 12. - С. 159-173.

Саламатин, В.Н. Горчак ползучий в Ростовской области/ В.Н. Саламатин, Л.П. Есипенко // Защита и карантин растений. - 2014.-№9.- С.36-38.

Селиванов, И.А. Некоторые вопросы учения о консорциях: Учен. зап. Перм. пед. ин-та / И.А. Селиванов // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. - Пермь. -1974.-Вып.133.- С. 5-14.

Селиванов, И.А. Консорции в системе биотических взаимоотношений в биогеоценозах: Учен. зап. Перм. пед. ин-та / И.А. Селиванов //Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. - Пермь, 1976. -Вып.150. - С. 11-17.

Селиванов, И.А. Микосимбитрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского союза. / И.А. Селиванов. -М., 1981. - 230 с.

Селиванов, И.А. Проблемы изучения консортивных отношений в природных и антропогенных экосистемах / И.А. Селиванов // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. - Пермь, 1983. - С. 3-12.

Селиванов, И.А. Теоретические и практические проблемы изучения консорции / И.А. Селиванов // Общие проблемы биогеоценологии: Материалы всесоюз. совещ. -М., 1986. -Т.1. -С 120-122.

Семенова-Тян-Шанская, А.М. Восстановление растительности на степных залежах в связи с вопросом о "порождении" видов / А.М. Семенова-Тян-Шанская // Ботан. журн. - 1953. - Т. 38. - № 6. - С. 862-873.

Семкин, Б.И. Методика использования мер включения при изучении вторичных сукцессий (на примере послепожарных сообществ Южного

Сихотэ-Алиня): Препринт /Б.И. Семкин, Т.А. Комарова. - Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. - 56 с.

Серяпин, А.А. Использование микроорганизмов в борьбе с амброзией полыннолистной / А.А. Серяпин // Микробиол. средства защиты растений.: Сб. науч. тр. - Новосибирск, 1986. - С. 143-146.

Слепян, Э.И. Патологические новообразования и их возбудители у растений / Э.И. Слепян. - М.: Наука, 1973. - 812 с.

Смуров, А.В. Новый тип статистического пространственного распределения и его применение в экологических исследованиях / А.В. Смуров // Зоол. Журнал. - 1975. - Т. LIV. - Вып. 2. - С. 283-289.

Сочава, В.Б. Тундры бассейна р. Анабары / В.Б. Сочава // Известия гос. геогр. общ., 1933.- Т. LXV.- Вып. 4.

Сочава, В.Б. Вопросы флоргенеза и филогенеза Маньчжурского смешанного леса / В.Б. Сочава // Мат-лы по истор. флоры и растит. СССР. - М.-Л.: АН СССР, 1946. - Вып.11. - С. 283-320.

Сочава, В.Б. Растительность [мира] / В.Б. Сочава // Карта. Физико-географический атлас мира. -М., 1964в.- С. 280–283.

Суворова, В.В. Ботаника с основами геоботаники / В.В. Суворова, Н.Н. Воронина. - Л.: Колос, 1979. - С. 500-555.

Суитмен, Х. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми и сорными растениями: монография / Х. Суитмен. - М., 1964. - 574 с.

Сукачѳв, В.Н. Биогеоценоз как выражение взаимодействия живой и неживой природы на поверхности Земли : соотношение понятий «биогеоценоз», «экосистема», «географический ландшафт» и «фация» // Основы лесной биогеоценологии / под ред. В.Н. Сукачѳва, Н.В. Дылиса.- М. Наука, 1964. -С. 5-49.

Сухарева, И.Л. Совки. / И.Л. Сухарева; ред. Кузнецов В.И. // Насекомые и клещи - вредители сельского хозяйства. Ч.2. Чешуекрылые. - СПб: Наука, 1999.- Т.3.- С. 332-378.

Старобогатов, Я.И. О соотношении стационарного и эволюционного аспектов в изучении живого/ Я.И. Старобогатов // Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980. - С. 42-45.

Тахтаджян, Л.А. Систематика магномофитов: монография/ Л.А.Тахтаджян. - Л., 1987. - 439 с.

Тильба, А.П. Растительность Краснодарского края : учеб. пособие / А.П. Тильба. - Краснодар: Кубанский государственный университет, 1981. - 83 с.

Тимофеев-Ресовский, Н.В. Очерк учения о популяции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Глотов. - М.: Наука, 1973. - 278 с.

Тишков, А.А. Биосферные функции природных экосистем России / А.А. Тишков. - М.: Наука, 2005. - 309 с.

Трусов, Ю.П. О предмете и основных идеях экологии / Ю.П. Трусов // Философские проблемы глобальной экологии. -М., 1983.- С. 84.

Урусов, В.М. «Кедровая Падь» – выход в Восточно-Маньчжурские горы / В.М. Урусов, М.Н. Чипизубова // Мониторинг растительного покрова охраняемых территорий Дальнего Востока. – Владивосток: ДВО РАН, 2003. – С. 137–144.

Урусов В.М. К особенностям динамики растительных формаций Приморья в голоцене / В.М. Урусов, М.Н. Чипизубова // Бюллетень Ботанического сада-института. - Владивосток: ДВО РАН, 2009. - Вып. 3.- С.52-58.

Ушати́нская, Р.С. Основы холодостойкости насекомых: монография/ Р.С. Ушати́нская. - М.: Наука, 1957. - 314 с.

Ушатинская, Р.С. Состояние активной жизнедеятельности и физиологического покоя колорадского жука, их место и роль в жизненном потенциале вида: монография / Р.С. Ушатинская// Колорадский картофельный жук *Leptinotarsa decemlineata*. - М., 1981. - С. 202-250.

Фадеев, Ю.Н. Биологический щит урожая / Ю.Н. Фадеев // Наука в СССР. - 1981. - Вып. 3. - С. 83-84.

Фадеев, Ю.Н. Интегрированная защита растений: монография / Ю.Н. Фадеев. - М.: Колос, 1981. - 335 с.

Федорова, Р.В. Количественные закономерности в распространении ветром пыльцы дуба / Р.В. Федорова // Матер. по геоморфологии и палеогеографии СССР. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. - С. 203-255.

Федорова, Р.В. Количественные закономерности распространения пыльцы древесных пород воздушным путем / Р.В. Федорова // Матер. по геоморфологии и палеогеографии СССР. - М.: Изд-во АН СССР, 1952. - С. 91-103.

Федорова, Р.В. Распространение пыльцы берез воздушным путем / Р.В. Федорова // Работы по спорово-пыльцевому анализу. - М.: Изд-во АН СССР, 1959. - С.139-144.

Федоскова Т.Г. Роль аллергических заболеваний в клинической практике / Т.Г. Федоскова, Н.И. Ильина // Сб.тр. V Конгресса аллергологов и иммунологов. - М., 2005. - С. 52-67.

Хаффейкер, К.Б. Основы биологической борьбы с сорняками: монография / К.Б. Хаффейкер // Биологическая борьба с вредными насекомыми и сорняками. - М., 1968. - С. 475-488.

Черкашин, В.Н. Акклиматизация амброзиевого полосатого листоеда *Zygogramma suturalis* Fabr. (Coleoptera, Chrysomelidae) в Ставропольском крае и возможность использования его в борьбе с амброзией

полыннолистной: автореферат. кандидат. диссертации / В.Н. Черкашин. – Тбилиси, 1985. - 24 с.

Чесноков, Н.И. Дикие животные меняют адреса / Н.И. Чесноков. - М.: Мысль, 1989. – С. 139.

Шапиро, И.Д. Иммуниет полевых культур к насекомым и клещам / И.Д. Шапиро. - Л.: Зоол.ин-т АН СССР, 1985. - 321 с.

Шварц, С.С. Экспериментальные методы исследования начальных стадий микроэволюционного процесса / С.С. Шварц // В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных и микроэволюция: Тр. Всесоюз. совещ. ин-та биологии УФ АН СССР. - 1965. - С. 21-32.

Шварц, С.С. Экологические закономерности эволюции / С.С. Шварц. - М.: Наука, 1969. - 277 с.

Шмальгаузен, И.И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция / И.И. Шмальгаузен // Бюлл. МОИП. Отд. биолог. -1961.-Т.66.- Вып.2.- С.104-134.

Шмальгаузен, И.И. Кибернетические вопросы биологии / Монография – Новосибирск: Наука, 1968. - 223 с.

Щуров, В.И. Фауна, биотопическая приуроченность и некоторые особенности биологии булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) / В.И. Щуров // Защита и карантин растений. - 1989. - № 12. - С.185-190.

Щуров, В.И. Ильмовый пилильщик в Европейской части России / В.И. Щуров, Ю.И. Гниненко, Н.А. Ленгесова, М.Ю. Гниненко // Защита и карантин растений. -2012. - №2. -С.37-39.

Элтон, Ч. Экология нашествий животных и растений: монография / Ч. Элтон - М. : Наука, 1960. - 234 с.

Эмме, А.М. Некоторые вопросы теории диапаузы насекомых / А.М. Эмме // Усп. совр. биол. - 1953. - № 35. - С. 395-424.

Эйхлер, В. Яды в нашей пище / В. Эйхлер. - М.: Мир, 1986. - 202 с.

Юрцев, Б.А. О флористических связях между степями Сибири и прериями Северной Америки / Б.А. Юрцев // Ботан. журн. - 1962. - Т.17. - № 3.- С.317-337.

Юрцев, Б.А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры / Б.А. Юрцев– М.: Наука, 1966. - 94 с.

Яблоков, А.В. Фенетика, эволюция, популяция, признак: монография / А.В. Яблоков. - М.: Наука, 1980. - 133 с.

Яблоков, А.В. Введение в фенетику популяций: монография/ А.В. Яблоков, Н.И. Ларина. - М.: Высш. шк., 1985. - 157 с.

Яблоков, А.В. Трудный путь к диалогу: монография / А.В.Яблоков, П.Г. Эдберг. - М.: Прогресс, 1988. - 160 с.

ЯХОНТОВ В.В. Экология насекомых. / В.В. ЯХОНТОВ. – М.: Высшая школа, 1969. – 488 с.

Ager T.A. Late Quaternary vegetation and climate history of the central Beringland bridge from St. Michael Island, western Alaska // Quatern. Res.2003. - Vol. 60. -P. 19-32.

Almadi, L.. Data to the water relations of *Ambrosia artemisiifolia* (Adatok az *Ambrosia elatior* vízháztartásához) / L. Almadi // Bot. Közlem. -1976. -Vol. 63. -P.199-204.

Andres, L.A. The economics of biological control weeds / L.A. Andres // Aquatic Botany. - 1977. - № 3. - P. 111-123.

Arbes, S.J. Prevalences of positive skin test responses to 1 common allergens in the US population / S. J. Arbes, P.J. Gergen, L. Elliott & D. C. Zeldin // Third National Health and Nutrition Examination Survey. J. Allergy Clin Immunol.- 2005.- Vol.116.- P.377-383.

Arnett, R.H. The beetles of the United States / R.H. Arnett // Catholic univ. of America press. Washington, 1962. - Vol.12. - P. 908-947.



Altieri, M.A. Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems. Food Products Press. New York.-1994. - pp. 185.

Athey, L.A. The relationship between foliar nitrogen content and feeding by *Odontota dorsalis* Thum. on *Robinia pseudoacacia* L. / L.A. Athey, E.F. Connor // *Oecologia*. - 1989. - Vol. 79. - № 3. - P. 390-394.

Baldwin, W. P. Winter food of bobwhite quail in Virginia /. W. P. Baldwin & C.O. Handley// *J. Wildl. Manage.* -1976. -Vol.10. - P.142-149.

Ballard, T. O. Absorption, translocation metabolism of imazetaphyr in common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) and giant ragweed (*Ambrosia trifida*)/ T.O. Ballard, M.E. Foley and T.T. Bauman// *Weed Sci.* -1995.-Vol. 43. -P.572-577.

Bagarozzi, D.A. Ragweed pollen proteolytic enzymes: possible roles in allergies and asthma / D.A. Bagarozzi, & J. Travis// *Phytochemistry*.- 1998. - Vol.47.- P.593-598.

Basset, I.J. Ragweed, *Ambrosia* species in Canada and their history in postglacial time / I.J. Basset, J. Terasmae // *Can. J. Bot.* -1962. -Vol. 40. - № 1. - P. 141-150.

Bassett I.J. The biology of Canadian weeds 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. / I.J. Bassett & C.W. Crompton.// *Crompton Canadian Journal of Plant Science*. -1975.-Vol.55.-P.463–476.

Baskin, J.M. Role of temperature in the germination ecology of three summer annual weeds / J.M. Baskin, C.C. Baskin // *Oecologia*. - 1977a. - № 30. - P. 377–382.

Baskin, J.M. Dormancy and germination in seeds of common ragweed with reference to Beal's buried seed experiment / J.M. Baskin, C.C. Baskin // *American Journal of Botany*. - 1977b. - № 64. - P.1174-1180.

Bausor, S.C. A review of some medicinal plants. Part 2. Medicinal plants of local flora. *Torrey*.-1937. -Vol. 37.-P.45-54.

Bazzaz, F.A. Ecophysiology of *Ambrosia artemisiifolia*: a successional dominant / F.A. Bazzaz // Ecology. - 1974. - Vol. 55. - № 1. - P. 112-119.

Beres, I. Allelopathic Plants. 4. Common ragweed (*Ambrosia elatior* L. syn *A. artemisiifolia*) / I. Beres, G. Kazinczi. & S.S. Narwal// Allelopathy J. -2002. Vol.-9. - P.27-34.

Bigelow, N.H., Brubaker L.B., Edwards M.E., Harrison S.P., Prentice I.C., Anderson P.M., Andreev A.A., Bartlein P.J., Christensen T.R., Cramer W., Kaplan J.O., Lozhkin A.V., Matveyeva N.V., Murray D.F., McGuire A.D., Razzhivin V.Yu., Ritchie J.C., Smith B., Walker D.A., Gajewski K., Wolf V., Holmqvist B.H., Igarashi Y., Kremenetskii K., Paus A., Pisaric M.F.J., Volkova V.S. Climate change and Arctic ecosystems:1. Vegetation changes north of 55° N between the last glacial maximum, mid-Holocene, and present // J. Geophys. Res. -2003. - Vol. 108.-P. 1-25.

Blossey, B. Evolution of increased competitive ability in invasive non-indigenous plants: a hypothesis. / B. Blossey & R. Notzold //J. Ecol. - 1995. - Vol. 83. - P.887-889.

Bohren, C. Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in Switzerland: development of a nationwide concerted action/ C. Bohren, G. Mermillod & N. Delabays// J. Plant. Dis. Prot., Special Issue.-2006.-Vol. 20. - P. 497–503.

Brandes, D. Verbreitung, Ökologie und Soziologie von *Ambrosia artemisiifolia* L. in Mitteleuropa / D. Brandes & J. Nitzsche// Tuexenia. - 2007. - Vol.27. - P. 167–194.

Bremness, L. Aromatic and Medical Plants. (Fűszer- és gyógynövények). Egyetemi Nyomda, Budapest. - 1998.

Brie`, R.S. First report of a *Phoma* sp. on common ragweed in North America / R. S. Brie`, A.Watson, T. Paulitz & S. Hallett// Plant Disease.-1995. Vol.79. - P.968 -975.

Burr, M.I. Pollen counts in relation to the prevalence of allergic rhino conjunctivitis, asthma and atopic eczema/ M.I. Burr, Jc. Emberlin, R. Treu, S. Cheng, Ne. Pearce// International Study of Asthma and Allergies in Childhood (ISAAC). Clin Exp Allergy. - 2003. Vol. -33 (12):1675 p.

Comtois, P, Gagnon L. Concentration pollinique et fréquence des symptômes de pollinose: une méthode pour déterminer les seuils cliniques./ P.Comtois & L.Gagnon // Rev. fr. Allergol.- 1988.- 28: 279-288.

Candolle, A.P. de. Géographie botanique // Dictionnaire des sciences naturelles. Strasbourg; Paris: F.G. Levrault, imprimeur du Roi, 1820. - T.18.- P. 359–422 [Separate: Essai élémentaire de géographie botanique. – Strasbourg : F.G. Levrault, imprimeur du Roi, 1820. – 64 p.].

Carson, R.L. Silent spring / R.L.Carson // Boston, Houghton, Mifflin, 1962. - 250 p.

Carlton, J.T. Patterns, process, and prediction in marine invasion ecology // Biological conservation, 1996. -Vol. 78. - P. 97-106.

Clements F. E. Nature and Structure of the Climax // J. Ecology. - 1936. - Vol. 24. -N 1. -P. 252-284.

Chauvel, B. The historical spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in France from herbarium records / B.Chauvel, F.Dessaint, C.Cardinal-Legrand, F.Bretagnolle // Journal of Biogeography. – 2006a. - № 4. - P. 665-673.

Chauvel, B. The historical spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in France from herbarium records. / B. Chauvel, F.Dessaint, C. Cardinal-Legrand & F.Bretagnolle // J. Biogeogr. -2006b. - Vol. 33. -P. 665–673.

Chen, H. Developing habitat-suitability maps of invasive ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in China using GIS and statistical methods. In: GIS for health and the environment / H.Chen, L.Chen, T.P.Albright // Springer, Berlin, 2007. - P. 105-121.

Chun, Y.J. Gene flow and population admixture as the primary post-invasion processes in common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations in France / Y. J. Chun, B. Fumanal, B. Laitung & F. Bretagnolle// – New Phytol. -2005. -№185.- P.1100–1107.

Chen. S. Recherches sur les Chrysomelinae de la Chine et du Tonkin. Annals de la Societé entomologique de France. - 1935.-104: 127-158

Coble, H.D. Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) interference in soybeans (*Glycine max*) / H.D. Coble, F.M. Williams, R.L. Ritter // Weed Sci. - 1981. - Vol. 29. - № 3. - P. 339-342.

Comtois, P. Concentration pollinique et fréquence des symptômes de pollinose, une méthode pour déterminer les seuils cliniques / P. Comtois, L. Gagnon// Rev Fr Allergol.- 1988. -Vol. 28. - P.279–286.

Connor, E.F. Taxonomic isolation and the accumulation of herbivorous insects: a comparison of introduced and native trees / E.F. Connor, S.H. Faeth, D. Simberloff, P.A. Opler // Ecol. Ent. - 1980. - Vol. 5. - P. 205-311.

Csapody V. Dictionary of Hungarian Plant Names. (Magyar növénynevek szótára) / V. Csapody and S.Z. Priszter// Budapest: Mezőgazdasági Kiadó.-1966. - 126 p.

Daccordi, M. Quelques réflexions sur la distribution des Chrysomelinae (Col. Chrysomelidae). Bulletin de la Societé entomologique de France.-1983. - 88: 448-451.

Daccordi, M. Notes for phylogenetic study of Chrysomelinae, with descriptions on new taxa and a list of all the known genera (Coleoptera: Chrysomelidae, Chrysomelinae). Proceedings of the Third International Symposium on Chrysomelidae, Beijing 1992, Backhuys Publications, Leiden, The Netherlands, 60–84.

Darlington, H.T. Beal's seed - vitality experiment // H.T. Darlington / Amer. J. Bot., 1922. - Vol. 9. - P. 266-269.

De Bach, P. Biological control by natural enemies / P.De Bach // Cambridge Univ. Press, Cambridge. - 1974. - 323 p.

Deen, W. Influence of temperature, photoperiod, and irradiance on the phenological development of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) / W.Deen, T.Hunt, C.J.Swanton // Weed Science. - 1998. - № 46. - P. 555–607.

di Castri, F. History of biological invasions with special emphasis on the Old World. In: Drake JA, Mooney HA, di Castri F, Groves RH, Kruger FJ, Rajmanek M and Williamson M (eds) Biological Invasions: A Global Perspective, 1989.-pp 1–30. SCOPE 37, John Wiley, Chichester, UK.

di Castri, F. On invading species and invaded ecosystems: interplay of historical chance and biological necessity// Biological invasions in European d Mediterranean Basin/F.DiCastri, A.I. Hansen, M.Debussche. Dordrecht: Kluwer Acad. Publish., 1990. -P. 3–46.

Dechamp, C. L'ambrosie un Nouveau Fléau / C. Dechamp// Ahun, France. Verso.1995. - P:1-94.

Delfosse, E.S. New activities in biological of weeds in Australia / E.S.Delfosse, J.M.Cullen // III. St. John`s Wort: *Hypericum perforatum*. - Proc. 5th Int. Symp. Biol. Contr. Weeds, July, 1980. Melbourne, 1981. - P. 261-267.

Duckett, C.N. Relationships among the subfamilies of Chrysomelidae inferred from small subunit ribosomal DNA and morphology, with special emphasis on the relationship among the Flea Beetles and the Galerucinae. Invited Chapter, New Contributions in Chrysomelidae Biology SPB Academic Publishers, P. Jolivet, M. Schmitt, and J.Santiago-Blay (eds),The Hague, The Netherlands,pp 3-18; Gillespie, J. J., K. M. Kjer, C N. Duckett, D. W. Tallamy. 2003. Convergent Evolution of Cucurbitacin Pharmacophagy in Spatially Isolated Rootworm Taxa (Coleoptera: Chrysomelidae; Galerucinae, Luperini). Molecular Phylogenetics and Evolution, 2004.- 29:161-175.

Dorf, E. 1969. Paleobotanical evidence of Mesozoic and Cenozoic climatic changes/ E. Dorf// Proc. North Amer. Paleontol., Convent, Pt. D, 1966.- P. 323–346.

Drury, W.H. Succession / W.H.Drury, C.T.Nisbet // J. Arnold Arbor. - 1973. - № 54. - P. 489-503.

Ellison, C. Prospects for the management of invasive alien weeds using co-evolved fungal pathogens: a Latin American perspective / C. Ellison & R. Barreto// Biological Invasions. - 2003.- Vol.6. -P. 23–45.

Emiliani, C. Isotopic paleotemperatures / C. Emiliani// Science.- 1966.-№ 3757. -P. 851–857.

Faber, W. Biologische untersuchungen zur diapause des kartoffelkafes (*Leptinotarsa decemlineata* Say) / W.Faber // Pflanzenschutz - Berichte, 1966.- VIII - № 5-6. - P. 65-94.

Farrell B."Inordinate Fondness" Explained: Why Are There So Many Beetles? Science 24 July 1998: Vol. 281 no. 5376. - pp. 555-559.

Fernald, M.L. Three days of botanizing in southeastern Virginia / M.L.Fernald, L.Criscom // Rhodora. - 1935. - Vol. 37. - P. 540-570.

Fernald, M.L. Gray`s manual of botany / M.L. Fernald // 8th ed. - New York: Amer. Book Co. - 1950. - 367 p.

Fuller, P. Freshwater aquatic vertebrate introductions in the United States: Patterns and pathways. In: Ruiz G, Carlton J ed. Invasive Species: Vectors and Management Strategies. Washington, D.C.: Island Press, 2003.-pp.123–151.

Fumanal, B. Estimation of pollen and seed production of common ragweed in France / B. Fumanal, B. Chauvel & F. Bretagnolle //Annals of Agricultural and Environmental Medicine.-2007. - №14.-P. 233–236

Fumanal, B. Can the large ecological amplitude of *Ambrosia artemisiifolia* explain its invasive success in France? / B. Fumanal, C. Girod, G. Fried, F. Bretagnolle & Chauvel B. // – Weed Res. -2008a. - №48. - P. 349–359.

Fumanal, B., Gaudot, I. & Bretagnolle F. (2008b): Seed-bank dynamics in the invasive plant, *Ambrosia artemisiifolia* L. / B. Fumanal, I. Gaudot & F. Bretagnolle // – Seed Sci. Res.- 2008a .- №18. -P.101–114.

Futuyma, D. J. Observations on the taxonomy and natural history of *Ophraella* Wilcox (Coleoptera: Chrysomelidae), with a description of a new species. J. N.Y. Entomol. Soc.1990. - 98: 163.-186.

Genton B. J. High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction / B. J. Genton, J. A. Shykoff & T. Giraud– Mol. Ecol. – 2005.- vol.14.- P. 4275–4285.

Gergen, P. J. The prevalence of allergic skin test reactivity to eight common aeroallergens in the US populations: results from the second National Health and Nutrition Examination survey/ P. J Gergen, P. C. Turkeltaub & M. D. Kovar// J. Allergy Clin. Immunol. -1987. - Vol.80.- P. 669-679.

Hammen, T. van der. The Quaternary climate changes of North and South America / van der Hammen T. // Ann. N. Y. Acad. Sci. - 1961.- № 95.- P. 440–449.

Harcourt, D.G. Population dynamics of *Leptinotarsa decemlineata* (Say) in eastern Ontario / D.G.Harcourt // III Major population processes. Canadian Entomologist, 1971. - № 3. - P. 1049-1061.

Harley, K.L.S. Effects in S.E. Queensland during 1967-72 of insects introduced to control *Lantana camara* / K.L.S.Harley, J.D.Kerr, R.C. Kassulke // Entomophaga. - 1979. - Vol. 24. - № 1. - P. 65-72.

Hartmann H. Damage to common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) caused by the white rust fungus (*Albugo tragopogi*) / H. Hartmann & A. Watson// Weed Science. -1980. -Vol .28. - P. 632–635.

Hegi, G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa: mit besonderer Berücksichtigung von Deutschland / G.Hegi // Listerreich und der Schweiz. Lehmann. - 1908-1931. - Vol.13. - 7800 p.

Higo, A. Compositae sesquiterpene lactones from the genus *Ambrosia* / A.Higo, Z.Hamman, B.N.Timmermann, H.Yoshioka, Lee., T.J.Mabry, W.W.Payne // *Phytochemistry*. - 1971. - № 10. - P. 2241-2244.

Hoffman, J.H. Biological control of weeds in South Africa: an overview / J.H.Hoffman // Proc. 8 th. Entomol. Cong.: Bloemfontain, 1-4 July 1991. - P. 55.

Hopkins D.M. The Bering Land Bridge / D.M. Hopkins // Stanford University Press, Stanford.-1967. - 495 p.

Hui Lin-li. Floristic relationships between Eastern Asia and Eastern North America / Hui Lin-li // *Trans. Amer. Phill. Soc.*-1952.-vol 42, pt., 2. - p. 371-429.

Jeffries, M.J. Enemy free space and structure of ecological communities / M.J.Jeffries, J.N.Lawton // *Biol. J. Linn. Soc.* 1984. - Vol. 23. - P. 269-286.

Jolivet, P. Host-plants of Chrysomelidae of the world. / P.Jolivet, T.J. Hawkeswood // Backhuys Publications, Leiden, The Netherlands.-1995.

Jones, K.L. Studies of *Ambrosia*. 4 effects of short photoperiod and temperature on sex expression / K.L.Jones // *Amer. J. Bot.* - 1947. - Vol. 47. - № 7. - P. 371-377.

Julien, M.H. Biological control of weeds: a worded catalogue of agents and their target weeds / M.H.Julien // 2nd ed. Wallingford: CAB Intern, 1987. - 144 p.

Karpun N.N. The First Report about *Cydalima perspectalis* Walker on Black Sea Coast of Russia / N.N. Karpun, Ye.A. Ignatova // *Zprávy vědecké ideje – 2013: mater. IX mezinárodní vědecko-praktická konf., 27.10 – 05.11.2013. — Praha: Publishing House “Education and Science” s.r.o., 2013. -Vol. 19. – P. 29-32.*



Karpun, N.N. Biological Invasion in Terrestrial Ecosystems of Subtropics of Russian Federation / N.N. Karpun, Ye. Ignatova, Ye. Mikhailova // Растениеведни Науки (Plant Science). - , Sofia, 2014.- Vol. LI.- № 6.– P. 82-86.

Karpun, N.N. First report about invasion of *Rhynchosporus ferrugineus* Oliv. on Russian Black Sea coast / N.N. Karpun, E.N. Zhuravleva, Ye.A. Ignatova // Fundamental And Applied Science – 2014: Materials of the X Int. sci. and pract. conf. – Sheffield: Science And Education Ltd, 2014. – Vol. 14. – P. 85-88.

Kazinczi, G. Common Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). A review with special regards to the results in Hungary. Taxonomy, origin and distribution, morphology, life cycle and reproduction strategy / G.Kazinczi, I.Bures, R.Novak, K.Biry, Z.Pathy // Herbologia. - 2008. - № 9. - P. 55-91.

Kazinczi, G. Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.): a review with special regards to the results in Hungary/ G.Kazinczi, R.Novák, Z.Pathy & I. Béres// III. Resistant biotypes, control methods and authority arrangements. – Herbologia - 2008 (a).- №9.-P. 119–144.

Kull, K. Ecosystems are made of semiotic bonds: consortia, umwelten, biophony and ecological codes // Biosemiotics. -2010. - V.3.- P. 347–357.

Kiss, L. Why is biocontrol of common ragweed, the most allergenic weed in Eastern Europe, still only a hope? /L. Kiss// In: Biological Control: A Global Perspective. -2007. -P. 80–91. CABI, Wallingford, UK.

Ke' Mives, T. New strategy of the integrated protection against common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L) / Ke' Mives T, Be' Res I, Reisinger P et al// Hungarian Weed Research and Technology.-2006.-№ 6.-P.5–50.

Коваиєвиж, J. Korov limundhik (*Ambrosia artemisiifolia* L.) u Jugoslaviji. / J.Коваиєвиж, E.Groman // Залѣтита билја. -1964. - Vol.77. - № XV. - P. 81-85.

Laaidi K. Airborne pollen of *Ambrosia* in Burgundy (France)/. K. Laaidi, M.Laaidi// Aerobiologia.-1999. -Vol.15 (1). -P.65–92.

Lai, P.Y. Biological control: A positive point of view / P.Y.Lai // Proc. Haw. Entomol. Soc. -1988. - Vol. 28. - P. 179-190.

Lawton, J.H. Host-plants influence on insect diversity: the effects off space and time / J.H. Lawton // Symp. R. Entomol. Soc. London, 1978. - Vol. 9. - P. 105-125.

Lawton, J.H. Effect of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insects associated with British plants / J.H.Lawton, D.Schroder // Nature. - 1977. - Vol. 5. - № 5590. - P. 137-140.

Lenteren, I.C., Ecosystem services to biological control of pests: why are they ignored / I.C.Lenteren // Proc. Neth. Entomol. Soc. - 2006. - Meet. 1997. - Vol.17. - P.103-111.

Livingston, R.B. Buried viable seed in successional field and forest stands, Harvard Forest, Massachusetts / R.B.Livingston, M.A.Ilessio. // Bulletin of the Torrey Botanical Club. - 1968. - Vol. 95. - P.58–69.

Leppakoski, E. The Baltic – a sea of invaders / E Leppakoski., S. Gollasch, P. Gruszka, H. Ojaveer, S. Olenin, V. Panov //Can. J. Fish. Aquat. Sci., 2002. - Vol. 59 (7). - P. 1175–1188.

Lavoie, C. How did common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) spread inQuebec? A historical analysis using herbarium records / C. Lavoie, Y.Jodoin &de A. G J. Merlis// Biogeogr., 2007.- vol. 34. -P.1751–1761.

Mabry, T.J. Intraspecific variation of sesquiterpence lactones in *Ambrosia* (Compositae): applications to evolutionary problems at the populational level / T.J.Mabry // Phytochemical phylogeny. Ed. by J.B. Harborne. London, 1970 - P. 269-300.

Mokhov, I.I. Diagnosis of relative variations in atmospheric greenhouse gas contents and temperature from Vostok Antarctic ice-core paleoreconstructions / Mokhov I. I., Bezverkhny V. A., and Karpenko A. A.// Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics.-2005.- vol. 41.- No. 5.- pp. 523–536.

Mack, R.N. Issues in Ecology. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control / R.N.Mack, D.Simberloff, W.M.Lonsdale, H.Evans, M.Clout, F.A.Bazzaz // Ecological Applications. – 2000. - № 10 (3). - P. 689-710.

Mcfadyen R Biological control against Parthenium weed in Australia./ R. Mcfadyen// Crop Protection. -1992. -Vol.-11. - P.400–407.

MacKay J. Local escape of an invasive plant, common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.), from above-ground and below-ground enemies in its native area./ J.MacKay & P. M. Kotanen// J. Ecol.-2008.- № 96.- P. 1152–1161.

Markukula, M. The current status of plants protection and outlook for the near future / M.Markukula // Ann. agr. ferm. - 1988. - Vol. 27. - № 3. - P. 191-197.

McNeely, J.A. A global strategy on invasive alien species /J.A., McNeely, H.A., Neville, L.E., Schei, P. & Waage, J.K. // Gland, Switzerland and Cambridge, UK, World Conservation Union (IUCN). – 2001.

McNeil. In: Harborne J.B. (ed), Biochemical aspects of plants and animal coevolution /McNeil, Southwood // London: (Academic Press), 1978. - P. 77-99.

Menn, J.L. New research horizons in insecta control / J.L.Menn // J. Pestic. Sci. - 1985. - Vol. 10. - P. 372-376.

MacArthur. Patterns of species diversity//Biol. Reviews -1965. -№ 40. -P. 510-533.

MacArthur Selection for life tables in periodic environments// Amer. Natur. -1968.-№ 102.-P.381-383.

MacArthur, L. A. The how and what of why: Some determinants and consequences of causal attributions / L.A. McArthur // Journal of Personality and Social Psychology. - 1972. - Vol. 22. - P.171–193.

MacArthur Geographical Ecology. -1972. -269pp. Harper and Row.

Meng, L. Dispersal and bionomics of alien *Ophraella communa* in mainland China. / Meng, L., J. Xu, and H. B. Li. //Chin. J. Biol. Control.-2007.- 23: 5.-P10.

McNeil. In: Harborne J.B. (ed), Biochemical aspects of plants and animal coevolution / McNeil, Southwood // Academic Press. London. - 1978. - P. 77-99.

Mlot, C. Managing pesticide resistance / C.Mlot // Bioscience. - 1985. - Vol. 35. - № 4. - P. 216-218.

Mulligan, G.A. Chromosome number of Canadian weeds / G.A.Mulligan // Can. J. Bot. - 1957. - Vol. 35. - P. 779-789.

Moyle, P. B., Light T Fish invasions in California: do abiotic factors determine success? / P.B.Moyle, T.Light, // Ecology. - 1996. - Vol 76. - P. 196-201.

Nei, M. The bottle neck effect and genetic variability in populations / M.Nei, T.Maruyama, R.Chakraborty // Evolution, -1975, Vol. 29, - P.1-10.

Ohmart, C.P. Nitrogen, leaf toughness and population dynamics of *Paropsis atomaria* Olivier (Coleoptera: Chrysomelidae) - a hypothesis / C.P.Ohmart, J.R.Thomas, L.G.Stewart // J. Austral. Entomol. Soc. - 1987. - Vol. 26. - № 3. - P. 203-207.

Palmer, W. A review of Australian classical biological control of weeds programs and research activities over the past 12 years / W. Palmer, T. Heard & A. Sheppard //Biological Control. -2010. -Vol .52. - P. 271–287.

Payne, W.W. A re - evaluation of the genus *Ambrosia* (Compositae) / W.W.Payne // J. Arnold Arbor. - 1964. - № 45. - P. 401-438.

Payne, W.W. Notes on the ragweeds of South America with the description of two new species: *Ambrosia pannosa* and *A. parvifolia* (Compositae)/ W.W Payne// Brittonia.-1966. - №18.- P.28–37.

Payne, W.W. The genus *Ambrosia* - the ragweeds. - wisc. Acag. Sci., Arts and Lett. – 1970. - № 58. - P. 351-371.

Payne, W.W. Biochemistry and species problems in *Ambrosia* (Asteraceae - Ambrosieae) / W.W.Payne // Plant Syst. Evol. - 1976. - Vol. 125. - P. 169 - 178.

Payne, W.W. The taxonomic status and archeological significance of a giant ragweed from prehistoric bluff shelters in the Ozark Plateau region / W.W.Payne, V.N.Jones // Michigan Acad. Sci. Arts, and Lett. - 1962. - Vol. 47. - P. 147-163.

Peschken, D.P. Host specificity and suitability of *Tephritis dilacerate* (Diptera: Tephritidae) a candidate for the biological control of perennial sow-thistle (*Sonchus arvensis*) (Compositae) in Canada / D.P.Peschken // Entomophaga. - 1979. - Vol.24. - № 4. - P.455-461.

Petit, J. R. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica / J. R. Petit, J. Jouzel, D. Raynaud, N. I Barkov, J.-M. Barnola, I. Basile, M. Bender, J. Chappellaz, M. Davis, G. Delayque, M. Delmotte, V. M. Kotlyakov, M. Legrand, V. Y. Lipenkov, C. Lorius, L. Pepin, C. Ritz, E. Saltzman, and M. Stievenard// Nature.-1999.- vol. 399.- pp. 429–436.

Petit, J. R., Raynaud D., Lorius C., Jouzel J., Delaygue G., Barkov N. I., and Kotlyakov V. M.,2000. Historical isotopic temperature record from the Vostok ice core, in: Trends: A Compendium of Data on Global Change, Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tenn., USA, <http://cdiac.esd.ornl.gov/>.

Pickett, S.T. The role of temperature and light in the germination behavior of *Ambrosia artemisiifolia* L / S.T.Pickett, J.M.Baskin // Bull. Torrey Bot. Club. - 1973. - Vol. 100. - № 3. - P. 165-170.

Pimental, D., McNair S., Janecka J., Wightman J., Simmonds C., O'Connell C., Wong E., Russel L., Zern J., Aquino T., Tsomondo T. Environmental risk of biological pest control / D.Pimental, C.Glemister, S.Fast, D.Gallahan // Oikos, 1984. - Vol. 42. - № 3. - P. 283-290.

Pimentel, D. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions / D.Pimentel, S.McNair, J.Janecka, J.Wightman,

C.Simmonds, C.O'Connell, E.Wong, L.Russel, J.Zern, T.Aquino, T.Tsomondo // Agriculture, Ecosystems, and Environment. - 2001. - Vol. 84. – P. 1-20.

Piper, G.L. The biological and immature stages of *Zygogramma suturalis* (Fabricius) (Coleoptera, Chrysomelidae) / G.L.Piper // Ohio Journal of Science. - 1975. - Vol. 75. - № 1. - P. 19-24.

Piper, G.L. Life history of *Acropteroxys gracilis* (Coleoptera: Languriidae) on common ragweed in northeastern Ohio. / G.L.Piper // Ohio Journal of Science 1978. - Vol. 78. - P. 304-309.

Pysek, P. On the terminology used in plant invasion studies. In: Pysek, P., Prach, K., Rejmánek, M. and Wade, M. (eds.) Plant Invasions: General Aspects and Special Problems. SPB Academic Publishing, Amsterdam.-1995.-pp.71-81.

Reznik, S. Ya. Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in Russia: spread, distribution, abundance, harmfulness and control measures, Ambrosie, the first international ragweed review, 2009. - 26 p.

Ruesmink J. L. Reducing the risks of nonindigenous species introductions: Guilty until proven innocent / J.L.Rueamink, I.M.Parker, M.J.Groom. & P.M.Karieva // Bioscience.- 1995.-№ 45.- P. 465-77.

Ritchie J.C. Postglacial Vegetation of Canada. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1987. - 178 p.

Richards, O.W. Studies on the biology and population dunamics in British grass hoppers / O.W.Richards, N.Waloff // Anti-locust Bulletin, 1954. - № 17. - P. 1-82.

Richardson, I.G. Sources of geomagnetic activity over the solar cycle: Relative importance of CMEs, high-speed streams, and slow solar wind, / I.G.Richardson, E.W.Cliver, H.V.Cane // J. Geophys. Res.-2000. - 105, 18, 203.

Rikio Sato. Taxonomic study of the genus *Hypomecis* Hubner and its allied genera from Japan (Lepidoptera, Geometridae, Ennominae) / Sato Rikio // Special bulletin of Essa Entomol. Soc., 1984. - Vol. 0130. - 213 p.

Rodda, G.H. Problemsnake management: the Habu an the brown treesnake/  
G.H. Rodda, Y.Sawai, D.Chiszar, H.Tanaka// Comstock Publishing Associates,  
Ithaca-1999.

Root, R.B. Organization of plant arthropod associations in simple and  
diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). Ecological Monographs.  
-1973.-43:95424.

Rothrock, P.E. Heterogeneity and size of a persistent seedbank of *Ambrosia  
artemisiifolia* L. and *Setaria faberi* Herrm. / P.E.Rothrock, E.R.Squiers, S.Sheeley  
// Bulletin of the Torrey Botanical Club. - 1993. - P. 417 - 422.

Rydberg, P.A. Carduales (Ambrosiaceae, Carduaceae) / P.A.Rydberg //  
North American flora N.Y. - 1922. - Vol. 33. - P. 15-22.

Simberloff, D. Positive interactions of nonindigenous species: invasional  
eltdown? / D.Simberloff & von B.Holle // Biol. Invasions.-1999.-N1.-pp. 21–32.

Simmonds, F.J. The influence of maternal physiology on the incidence of  
diapause / F.J.Simmonds // Phylos. Trans. B. - 1948. - № 233. - P. 385-414.

Simmonds, F.J. Biological control of *Cordia curassavica* (Boragina-ceae)  
in Malaysia / F.J.Simmonds // Entomophaga. - 1980. - Vol. 25. - № 4. - P. 363-  
364.

Schrader, S. Influence of earthworms on the pH conditions of their  
environment by cutaneous mucus secretion // Zoologischer Anzeiger. – 1994. – No  
233. – P. 211–219.

Schroeder, F.G. Klassifizierung der antropochoren.//Vegetatio, Bd.16, Fasc.  
-1969.- N5/6.- S.225-238.

Simpson.G.G. The major features of evolution. N.Y.: Univ.Press; Columbia,  
1955.

Skvarla, J.J., An electron microscopic study of pollen morphology in the  
Compositae with special reference to the Ambrosiinae. / J.J.Skvarla, D.A.Larson //  
Grana Palynologica. - 1965. - Vol. 6. - № 2. - P. 210-269.

Solomon Wr. Aerobiology of pollinosis / Wr. Solomon // J Allergy Clin Immunol. - 1984.- Vol.-74.- P.449-461.

Southwood, T.R.E. Ecological methods with particular reference to the study of insect populations/ T.R.E Southwood// Chapman & Hall, London, United Kingdom. – 1978. - 692 p.

Southwood, T.R.E. Trees as islands / T.R.E.Soutwood, C.E.J.Kennedy // Ibid. - 1983. - Vol. – 41. - № 3. - P. 359 - 371.

Spinks, P. Fighting insects the natural way / P.Spinks // New. Sci. -1986. - Vol. 110. - № 1508. - P. 46-47.

Story, J.M. Biological control of weeds: selective economical and safe / J.M.Story // West. Wildlands. - 1992. - Vol. 18. - № 2. - P. 18-28.

Sugaya, A. Marked increase of atmospheric pollen dispersion of ragweed (*Ambrosia* spp.): annual changes in athmospheric pollen counts of major allergen plans in autumn in Saitama Prefecture/ A. Sugaya, T. Tsuda and H. Ohguchi// Arerugi. -1997. -Vol 46.-P.585-593.

Szafer, W. Miocenska flora ze Starych Gliwic na Slasku/ W. Szafer// -1961- Inst. Geol. Prace..-1961.- № 33.- P.1–205.

Taramarcas, P., Lambelet C., Clot B., Keimer C., Hauser C. Ragweed (*Ambrosia*) progression and its health risks: will Switzerland resist this invasion? SWISS MED WKLY. - 2005.-135:538–548.

Takizawa, H. A., A. Saito, K. Sato, Y. Hirano, and M. Ohno.1999. Invading insect, *Ophraella communa* LeSage. Range expansion and life history in Kanto District, Japan. Gekkanlushi. - 1986. - 338: P.26-31.

Tamaki, Y. Biological thinking for future pest control agents / Y.Tamaki // Jap. Pest. Inf. - 1987. - № 50. - P. 6-8.

Tamura, Y., M. Hattori, K. Konno, Y. Kono, H. Honda, H.Ono, and M. Yoshida.. Triterpenoid and caffeic acid derivatives in the leaves of ragweed, *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asterales: Asteraceae), as feeding stimulants of



*Ophraella communa* LeSage (Coleoptera: Chrysomelidae). Chemoecology.-2004.-14: 113.- P 118.

Teshler M. Life table and feeding ability of *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae) a potential biocontrol agent for *Ambrosia artemisiifolia*/ M. Teshler, R. S. Brie, R. Stewart, A. Watson & S.Hallett// In: IX International Symposium on Biological Control of Weeds, Stellenbosch, South Africa (eds VC MORAN & JH HOFFMANN). University of Cape Town, Cape Town, South Africa. -1996. -420.

Teshler, M. *Ambrosia artemisiifolia* L., common ragweed (Asteraceae)/ M. Teshler, A. Ditommaso, J. Gagnon & A.Watson //In: Biological Control Programmes in Canada (ed. JTHUBER). CABI Publishing, New York, US. - 2002. -P. 290–294.

Thellung, A. (1922). Zur Terminologie der Adventiv- und Ruderalfloristik. Allg. Bot. Z. 24-25, P. -36-42.

Wan, F.- H. The laboratory study of biology *Zygogramma suturalis* F/ Wan F. – H., Wand R. // Acta ecol. sin. - 1991. – Vol.11. - № 3. - P. 234-236.

Wan F.-H. Biological control of *Ambrosia artemisiifolia* with introduced insect agents, *Zygogramma suturalis* and *Epiblema strenuana*, in China. / F.-H. Wan, R. Wang & J. Ding //In: Eighth International Symposium on Biological Control of Weeds, Canterbury, New Zealand (ed. RR SCOTT).DSIR / CSIRO, Melbourne, Australia. -1995.-P.193–200.

Wagner, W. H. Perennial ragweeds (*Ambrosia*) in Michigan, with the description of a new intermediate taxon/ W H. Wagner, & T. F. Beals// Rhodora.-1958. -Vol.-60.- P.178-204.

Warley, G.C. Recent advances in insect population dynamics / G.C.Warley, G.R.Gradwell // Annual review of entomological. - № 15. - P. 1-24.

Watt, A.S. Pattern and process in the plant community/ J. Watt // Ecol. - 1947. - № 35. - P.1 - 22.

Williamson, M. H. *Biological invasions* / M. H. Williamson // London: Chapman & Hall, 1996. – 187 p.

Wilcox, J.A. A review of the North American Chrysomelidae leaf beetles // Bull. Univ. New York. -1972.-№ 421. -P.1-32.

Whittaker, R.H. Evolution and measurement of species diversity/ R.H. Whittaker // Taxon, 1972. - № 21. -P. 213-251.

Whittaker R.H., Feeny P.P. Allelochemicals: chemical interactions between species// Science. -1971.-Vol. 171- P. 757-770.

Zizka L., Caulfield F. The potential influence of rising atmospheric carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) on pollen production of common ragweed as a test case / L. Zizka, F. Caulfield // World Resour Rev. -2000. -Vol. -12(3). - P.449-457.

Zhouz, Z.S. Effect of humidity on the development and fecundity of *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae). / Z.-S. Zhouz, J.Y.Guo, H.S.Chen & F.-H. Wan // BioControl. -2009. -Vol.55.-P. 313–319.

Zhang L.J. A new record of *Ophraella communa* of mainland China./ L.J. Zhang, X-K Yang, W.Z. Li & J.Z. Cui // Chinese Bulletin of Entomology.-2005. Vol.42. - P. 227–228.

Zodda, J. Dell *Ambrosia coronopifolia* Torr. et Gray e di altre piante immigrate di recente nel Teramano, Nuovo / J.Zodda., R.Giuseppe // Giorn. Bot. Ital. - 1960. - № 67. - P. 546-548.

Yaacoby, T. *Ambrosia confertifolia* management in Israel /T. Yaacoby //14th EWRS Symposium. Hamar, Norway.-2007.-P.40.

Yamanaka, T, Detecting spatial interactions in the ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) and the ragweed beetle (*Ophraella communa* LeSage) populations./ Yamanaka T, Tanaka K, Otuka A & Bjornstad O.// Ecological Research. -2007.-Vol.22. -P. 185–196.

## **ПРИЛОЖЕНИЯ**

«УТВЕРЖДАЮ»

Директор ООО НСФ «Гибриды Дона»



В.И. Брилёв

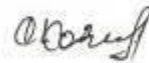
«22» декабря 2014г.

**АКТ О ВНЕДРЕНИИ**

Выдан Л.П. Есипенко для предоставления в диссертационный Совет, свидетельствующий о том, что по результатам исследования «Формирование консортных связей в системе фитофаг – хозяин на примере адвентивных организмов *Zygogramma suturalis* (F.) (Coleoptera, Chrysomelidae), *Tarachidia candefacta* Hübner. (Lepidoptera, Noctuidae) и *Ambrosia artemisiifolia* L. (Ambrosiaceae, Asteraceae) в условиях Юга России и Российского Дальнего Востока», внедрен биологический метод подавления амброзии полынолистной в ООО научно-семеноводческой фирме «Гибриды Дона».

Главный агроном

ООО НСФ «Гибриды Дона»



/С.В. Козел/

## Продолжение приложения 1

«УТВЕРЖДАЮ»

Директор ООО НСФ «Гибриды Дона»



В.И. Брилёв

«22» декабря 2014г.

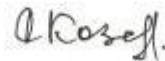


## СПРАВКА О ВНЕДРЕНИИ

Выдана Л.П. Есипенко для предоставления в диссертационный Совет, свидетельствующая о том, что по результатам диссертационной работы «Формирование консортных связей в системе фитофаг – хозяин на примере адвентивных организмов *Zygogramma suturalis* (F.) (Coleoptera, Chrysomelidae), *Tarachidia candefacta* Hübner. (Lepidoptera, Noctuidae) и *Ambrosia artemisiifolia* L. (Ambrosieae, Asteraceae) в условиях Юга России и Российского Дальнего Востока», внедрен метод сезонной колонизации амброзиевой совки (*Tarachidia candefacta* Hübner) в урбанизированных зонах хозяйства для биологического подавления амброзии полыннолистной.

Главный агроном

ООО НСФ «Гибриды Дона»



/С.В. Козел/

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
 Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
 высшего профессионального образования  
 «Кубанский государственный университет»  
 филиал в г. Славянске-на-Кубани



УТВЕРЖДАЮ  
 Директор филиала  
 А.И. Яценко

СПРАВКА

24 декабря 2014 г. № 119  
 г. Славянск-на-Кубани

[О внедрении результатов исследования в образовательный процесс]

Выдана Л. П. Есипенко для предоставления в диссертационный Совет, свидетельствующая о том, что результаты диссертационной работы «Формирование консортных связей в системе фитофаг – хозяин на примере адвентивных организмов *Zygogramma suturalis* (F.) (Coleoptera, Chrysomelidae), *Tarachidia candefacta* Hübner. (Lepidoptera, Noctuidae) и *Ambrosia artemisiifolia* L. (Ambrosieae, Asteraceae) в условиях Юга России и Российского Дальнего Востока» используются в процессе обучения студентов 3-4 курсов на кафедре физической культуры и биологии в Кубанском государственном университете, филиал в г. Славянске на Кубани.

Заведующая кафедрой физической культуры  
 и естественно-биологических дисциплин,  
 канд. пед. наук, доцент

Шишкина И.Л.

## Продолжение приложения 2

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
 Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
 высшего профессионального образования  
 «Кубанский государственный университет»  
 филиал в г. Славянске-на-Кубани



УТВЕРЖДАЮ  
 Директор филиала  
 А.И. Яценко


АКТ

24 декабря 2014 г. № 118  
 г. Славянск-на-Кубани

[О внедрении результатов исследования в образовательный процесс]

Выдан Л. П. Есипенко для предоставления в диссертационный Совет, свидетельствующий о том, что результаты исследования по диссертационной теме «Формирование консортных связей в системе фитофаг – хозяин на примере адвентивных организмов *Zygogramma suturalis* (F.) (Coleoptera, Chrysomelidae), *Tarachidia candefacta* Hübner. (Lepidoptera, Noctuidae) и *Ambrosia artemisiifolia* L. (Ambrosieae, Asteraceae) в условиях Юга России и Российского Дальнего Востока» внедрены в лекционный материал при чтении курсов по общей биологии, зоологии беспозвоночных, систематике животного мира на факультете физического воспитания и биологии

Заведующая кафедрой физической культуры  
 и естественно-биологических дисциплин,  
 канд. пед. наук, доцент

 Шишкина И.Л.