

УДК 573, 591.618

© О. В. Ковалев и Ю. В. Тютюнов

**РОЛЬ УЕДИНЕННЫХ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ВОЛН В ОБЕСПЕЧЕНИИ
ЭФФЕКТИВНОСТИ ИНТРОДУКЦИИ НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ
ПРИ ПОДАВЛЕНИИ ЗАНΟΣНЫХ СОРНЫХ РАСТЕНИЙ**[O. V. KOVALEV a. Yu. V. TYUTYUNOV. THE ROLE OF SOLITARY POPULATION WAVES
IN ATTAINMENT OF EFFICIENCY OF THE INTRODUCTION OF PHYTOPHAGOUS INSECTS IN
SUPPRESSION OF ADVENTIVE WEEDS]

Ни одно из направлений в истории классического биологического контроля вредоносных видов организмов не имело такого масштаба эффективности биометода на значительных территориях, какой обеспечила интродукция насекомых-фитофагов с родины адвентивных растений (Hoffmann, 1995; Julien, Griffiths, 1998; Myers, Bazely, 2003; Page, Lacey, 2006; van Klinken, Raghu, 2006). Хотя история этого направления насчитывает 150 лет (Müller-Scharer, Schäffner, 2008), в организации исследований отсутствует системный подход как к определению причин эффективности биоконтроля, так и к поиску наиболее эффективных видов — агентов фитофагов. Этот поиск — своеобразная лотерея (Myers, 1985) с непредсказуемым результатом.

В частности, в программе современного биологического контроля, представленной в обзоре Мюллер-Шерера и Шеффнера (Müller-Schärer, Schäffner, 2008) и основанной на работах Бризе (Briese, 2000), ван Клинкена и Рагу (van Klinken, Raghu, 2006), выделены два основных этапа: поиск эффективных для биоконтроля фитофагов и выбор среди них строго специфичных для мишени видов. Естественно, интродукция предполагается только для безопасных видов, поэтому ведущим этапом остается выбор видов по особенностям их биологии. Оценка эффективности фитофагов (agent evaluation) возможна только после его интродукции. Так может ли достижение успеха быть результатом только предварительной оценки биологии вида в первичном ареале? Или эффективность фитофагов при интродукции связана с более сложным системным процессом? Очевидно, такой системный процесс, в котором успех в подавлении огромных очагов адвентивных сорняков достигается в сроки, невозможные на родине растения, не может сводиться к простой модели использования особенностей биологии вида насекомого-фитофага.

Опыт успешной акклиматизации амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) в Старом Свете (Ковалев, Медведев, 1983; Черкашин, 1985; Ковалев, Вечернин, 1986, 1989; Матишов и др., 2012; Ковалев и др., 2013) позволяет расширить общепринятые оценки эффективности биоконтроля факторами, способствующими формированию уединенных популяционных волн (УПВ) фитофага (см. рисунок). Прохождение волн листоеда в 1980-е годы способствовало не только разрушению об-



Фронт уединенной популяционной волны (УПВ) амброзиевого листоеда (Ставропольский край).

ширных очагов амброзии на территории юга России и Украины, но и расселению листоеда на побережье стран Черноморского бассейна. Многолетний эффект уединенных популяционных волн фитофага привел к резкому снижению количества семян амброзии в почве, увеличению урожайности сельскохозяйственных культур и восстановлению динамики растительности, существовавшей до начала инвазии амброзии (Ковалёв, Вечернин, 1986, 1989; Ковалев и др., 2013).

Еще в 1989 г. (Kovalev, 1989) была предложена модель системного процесса в биологическом контроле заносных растений, в котором ключевым фактором эффективности выступает уединенная популяционная волна, нормализующая ход сукцессии после разрушения очагов адвентивного сорняка, вводя его в русло, существовавшее до появления амброзии. Применение этой концепции для анализа успешных кампаний биоконтроля привело к выводу, что без получения уединенной популяционной волны интродукция фитофагов бессмысленна. Странным образом анализу динамики растительности и сукцессионных процессов уделяется недостаточное внимание не только в обзорах успешных проектов биоконтроля, но и в попытках моделирования в этой области.

ПРОБЛЕМА ВЫБОРА ДЛЯ ИНТРОДУКЦИИ ЭФФЕКТИВНЫХ НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ

Некоторые авторы оправданно избегают использования термина «эффективный вид» и используют словосочетание «вид (агент), способствующий успеху» (Julien, Griffiths, 1998). Однако термин «эффективный вид» широ-

Таблица 1

Доля УПВ-инвадеров от общего числа интродуцированных фитофагов
в глобальных проектах биоконтроля

Вид адвентивного сорняка	Отношение числа интродуцированных видов фитофагов к числу видов фитофагов, способствующих успеху биоконтроля	Страны проведения работ по интродукции
<i>Opuntia aurantiaca</i>	6/1	Австралия, ЮАР
<i>O. elatior</i>	1/1	Индия, Индонезия
<i>O. ficus-indica</i>	9/3	США (Гавайи), ЮАР
<i>O. imbricata</i>	1/1	Австралия, ЮАР
<i>O. leptocaulis</i>	1/1	ЮАР
<i>O. littoralis</i>	1/1	США
<i>O. oricola</i>	1/1	США
<i>O. streptacantha</i>	6/2	Австралия
<i>O. stricta</i>	9/2	Австралия, Новая Каледония, Индия, Шри-Ланка
<i>O. triacantha</i>	3/2	Вест-Индия
<i>O. tuna</i>	3/2	О. Маврикий
<i>O. vulgaris</i>	4/2	Австралия, Индия
<i>Hypericum perforatum</i>	11/2	Канада, США (Гавайи), Чили, ЮАР

ко используется в литературе (Müller-Schärer, Schaffner, 2008). Действительно, такие виды насекомых-фитофагов выделяются во всех успешных кампаниях биоконтроля не только по эффективности, но и по длительности контроля в очагах адвентивного сорняка.

Можно ли найти объяснение особенностям «эффективности» тех немногих видов насекомых-фитофагов, применение которых решало проблему контроля сорняка и не требовало привлечения других интродуцированных видов? Такой прием сравнения самых эффективных видов с остальными интродуцированными фитофагами в каждом проекте применила Макфедьен (McFadyen, 2000), выбрав из материалов «Мирового каталога фитофагов» (Julien, Griffith, 1998) наиболее успешные проекты контроля 41 вида адвентивных сорняков.

Мы обнаружили, что в этих случайно выбранных проектах большинство специально выделенных Макфедьен «успешных» видов (табл. 1) оказались способны формировать при интродукции уединенные популяционные волны (Ковалёв, Вечернин, 1986, 1989). Для сравнения с остальными интродуцированными фитофагами мы используем термин «УПВ-инвадеры».

Таким образом, успех («эффективность») вида определяется не только особенностями его образа жизни в первичном ареале. Изменение динамики популяционных процессов интродуцированного вида (по сравнению с биологией и поведением насекомого на его родине) при образовании уединенной волны популяционной плотности фитофага, распространяющейся в очаге сорняка подобно автоволне пламени, обуславливает необходимость оценки биоконтроля как системного процесса. При этом немаловажную дополнительную роль в подавлении адвентивного сорняка приобретает динамика растительности, связанная с прохождением уединенных популяционных волн. УПВ фитофага разрушает плотные очаги сорняка, устраняя блокирующий сукцессию в фитоценозе вид-ингибитор (Миркин, Наумова, 2012), а местные растения, в свою очередь, закрепляют результат действия волны, обеспечивая пролонгацию эффекта подавления сорняка фитофагом.

Напомним, что биофизический феномен формирования солитоноподобных (когда волна уподобляется частице) уединенных популяционных волн был обнаружен для фазы инвазии организмов (Ковалев, Вечернин, 1986, 1989; Kovalev, 2013). УПВ возникают при интродукции инородного вида насекомого-фитофага во вторичный ареал его кормового растения. Математическая модель этого явления имеет решение в виде уединенной волны, движущейся с постоянной (зависящей от плотности растений) скоростью без изменения формы. На основе уравнений уединенной популяционной волны Ковалева—Вечернина получено уравнение для роста плотности популяции в фазе инвазии, описывающее динамику биологического взрыва «критической массы» — минимальной плотности вида-инвадера. Этот взрыв объясняет появление необычно высокой численности в местах колонизации незначительного количества насекомых. Высокая концентрация особей составляет самую характерную особенность УПВ, которая отличает ее от традиционных волн численности видов в первичных ареалах. Из математической модели для *Zygogramma suturalis* F. следует, что для образования УПВ необходима вполне определенная плотность насекомых на единицу фронта волны. Если плотность насекомых не достигла максимальной величины (4—5 тыс. жуков амброзиевого листоеда на 1 м фронта волны), то скорость движения волны будет ниже. Так, при плотности 1 тыс. жуков на 1 м фронта волны на поздних стадиях роста амброзии скорость волны составляет всего 0.1 м/сут, и волна будет казаться неподвижной. Скорость УПВ зависит от массы амброзии, поедаемой одним жуком, и стадии развития, на которой находится поражаемое растение. При перемещении волны по засоренному амброзией полю позади ее остается пространство с полностью уничтоженной амброзией.

Как показал аналитический обзор мирового опыта биологического контроля (Kovalev, 2004), формирование уединенных популяционных волн при интродукции полезных насекомых-фитофагов неоднократно проявлялось при акклиматизации насекомых на новых континентах или островах, но не было вполне понято.

Феномен уединенных популяционных волн имеет универсальный характер как эволюционный фактор при экспансии инвазионных видов (Ковалев, 2004; Афанасьева, Амон, 2009а, б, 2013; Kovalev, 2013). Но способность к формированию уединенных популяционных волн проявляется лишь у филогенетически молодых «ювенильных таксонов» (Ковалев, 1998, 2004, 2007). Ювенильные таксоны — это «ценофобы», начальные этапы в эволюции надвидовых таксонов, возникающие в процессе прогрессивной эволюции благодаря приобретению новых морфологических и биологических свойств, открывающих им новые горизонты интенсивной адаптивной радиации. Ювенильные таксоны обеспечивают быстрое заполнение экологических ниш при экспансиях в разрушенные системы или при смене биот под влиянием климатических колебаний. Этот уровень сохранения нестабильного состояния генома и способность к экспансии в разрушенные системы может сохраняться на протяжении миллионов лет у филогенетически молодых таксонов растений или животных.

Ювенильные таксоны отражают положение таксонов в фазах «экстенсивной и интенсивной дивергенции» — первых из последовательных фаз филогенеза надвидовых таксонов в модели Маркова—Наймарк (Марков, Наймарк, 1998). В частности, в этой модели для филогенетически молодых таксонов отмечены появление долгоживущих и широко распространенных видов и родов, быстрый рост разнообразия и суммарных показателей среднего индекса географического распространения родов и средней продолжительности их существования (экспансия группы); высокая устойчивость таксона к колебаниям внешних условий; преобладание в таксоне ценофобов, эксплерентов и пациентов.

В модели Ковалева—Вечернина (Ковалев, 2007) особо выделена роль ювенильных таксонов при экспансии (инвазии): только филогенетически молодые таксоны способны к формированию уединенных популяционных волн при внедрении таксона в разрушенные системы при быстром росте популяций.

Большая часть выбранных для интродукции видов насекомых не способна формировать при интродукции уединенные популяционные волны. Например, в обширном семействе листоедов (*Chrysomelidae*, *Coleoptera*) способность к формированию УПВ при интродукции обнаружена у представителей всего двух «ювенильных» подсемейств, *Chrysomelinae* и *Galerucinae* (Kovalev, 2004).

На первый взгляд может показаться странным, что в уединенной популяционной волне фитофаги агрегируются в области фронта волны, где пищи гораздо меньше, чем непосредственно перед фронтом. Однако это лишь кажущееся противоречие. Перемещения фитофагов в УПВ отнюдь не скоординированы — каждое отдельное насекомое перемещается случайным образом, и интенсивность таких перемещений тем выше, чем менее насекомое удовлетворено своим положением. Однако именно такое индивидуальное поведение каждого отдельного насекомого, стремящегося покинуть область с меньшей обеспеченностью пищей, и приводит к формированию и перемещению волны большого количества фитофагов. Подобные самоорганизационные процессы, в которых хаотическое поведение каждой особи ведет к возникновению упорядоченных динамических структур на популяционном уровне, хорошо известны не только для насекомых (Kareiva, Odell, 1978), но и для простейших организмов (Keller, Segel, 1971; Иваницкий и др., 1991; Тютюнов и др., 2010).

Динамика популяционных процессов в УПВ резко отличается от популяционных процессов в первичном ареале: уединенные волны не только никогда не проявляются на родине инвазионных видов, но даже не могут быть получены там в эксперименте (Kovalev, 2004).

Таким образом, при оценке возможной эффективности вида для биологического контроля сорняков необходимо учитывать не только особенности его биологии, но и способности этого вида формировать при интродукции уединенные волны.

Приведем (табл. 1) примеры только двух глобальных проектов — подавление очагов опунций и зверобоя из материалов Каталога (Julien, Griffiths, 1998) и выборки Макфедьен (McFadyen, 2000).

Для подавления очагов 12 видов американских сорняков рода *Opuntia* (*Cactaceae*) в разных проектах использовалось до 9 видов насекомых, завезенных в Австралию, Южную Африку, Индию и страны Океании. Биоконтроль сорняков был достигнут во всех проектах в результате применения лишь одного вида чешуекрылых, *Cactoblastis cactorum* (Bergroth) (*Lepidoptera*, *Pyrulidae*), или близких видов равнокрылых рода *Dactylopius* Costa (*Homoptera*, *Dactylopiidae*), либо совместного применения двух видов из разных отрядов. Применение этих выдающихся видов способствовало полному контролю очагов опунций в разных частях света.

Не менее эффективные результаты получены в кампаниях по подавлению евразийского зверобоя *Hypericum perforatum* L. (*Clusiaceae*) в Северной Америке, Океании и Южной Африке: из 11 интродуцированных видов насекомых успех был достигнут при использовании листоедов рода *Chrysolina* Motsch. (*Coleoptera*, *Chrysomelidae*). В одном из обзоров по этому проекту (Huffaker, 1957) приводится первая публикация фотографии уединенной популяционной волны в период расселения листоеда *Ch. quadrigemina* (Suffrian) в Калифорнии. Однако феномен этой уникальной волны не был отмечен автором обзора, как не комментировалось и необычное поведение насе-

комых. На фотографии отчетливо выделяются особенности сохранения постоянной формы уединенной волны: насекомые при очень высокой плотности в волне не переходят линию ее фронта, несмотря на недостаток пищи в пространстве движущейся волны. В тылу волны кормовой ресурс уничтожается практически полностью.

Рассмотрим более подробно каждую из трех составляющих системного процесса, определяющего успешность биометода: 1) выбор агента, способного формировать уединенные популяционные волны; 2) подавление волной фитофага очагов сорняка; 3) закрепление результата биоконтроля разблоченным сукцессионным процессом.

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ПРИНАДЛЕЖНОСТЬ НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ, СПОСОБНЫХ ФОРМИРОВАТЬ УЕДИНЕННЫЕ ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ВОЛНЫ

Так какие же макротаксоны насекомых включают виды, наиболее широко используемые в мировой практике биоконтроля?

В случайной выборке 41 проекта биологического контроля с оценкой самых успешных видов фитофагов (McFadyen, 2000), полученной из обширного списка интродуцентов, виды, формирующие уединенные популяционные волны, относятся в основном к 3 отрядам насекомых с полным превращением (Holometabola): Coleoptera, Diptera и Lepidoptera. Это самые дифференцированные и богатые видами отряды насекомых.

Можно предположить, что исключительное обилие таксонов в этих отрядах связано с такой их эволюционной особенностью, как способность формировать уединенные популяционные волны при инвазиях организмов в разрушенные экосистемы. Ювенильные таксоны в уединенных популяционных волнах отличаются высокой фенотипической изменчивостью (Ковалев, 1989б; Kovalev, 2013).

Остальные макротаксоны в этой группе фитофагов представлены единичными семействами отрядов Homoptera и Hymenoptera. Незначительная роль «УПВ-инвадеров» в отряде Hymenoptera из Holometabola связана с преобладанием в этом отряде иных эволюционных стратегий.

Наконец, в распределении по семействам: наиболее широко используемые в практике биоконтроля насекомые-фитофаги представлены сем. Chrysomelidae и надсем. Curculionoidea (Curculionidae, Apionidae) отряда Coleoptera; семейства Pyralidae и Tortricidae из Lepidoptera, Tephritidae из Diptera, а также Dactylopiidae и Psyllidae из Homoptera.

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ ПРИ ИНВАЗИЯХ ФИТОФАГОВ В ОЧАГИ АДВЕНТИВНЫХ СОРНЫХ РАСТЕНИЙ

Практические работы по интродукции или попытке колонизации фитофагов для биологического контроля происходят в зонах интенсивного засорения с очень высокой плотностью заносного растения. Только в таких условиях возможно формирование уединенных популяционных волн при колонизации фитофагов, что подтверждается и результатами исследования математической модели (Tyutyunov et al., 2013). Появление нелинейных автоструктур, какими являются популяционные волны, может свидетельствовать о полном разрушении ценотической среды при доминировании адвентивного растения во вторичном ареале. Адвентивные сорные растения, блокируя сукцессионный процесс, создают однородные очаги («nidi», мн. ч. от «nidus») (Kovalev, 2004), способствующие формированию нелинейных волновых структур при интродукции популяций фитофагов. Такой очаг, напоминающий агроценоз, — это гомогенная моностабильная система домини-

рующего растения, невозможная в первичном ареале вида. Поэтому «nidi» имеют единственное однородное состояние, необходимое для возбуждения уединенной волны при колонизации специфического фитофага, интродуцированного из первичного ареала.

В разделе «Генетическая структура популяции адвентивного сорняка» (Müller-Schärer, Schöffner, 2008) авторы обзора большое внимание уделяют изменчивости доминирующих растений в очагах сорняков, надеясь обнаружить здесь возможности для практических работ по биоконтролю.

Однако мы полагаем, что для получения практических результатов при формировании уединенной волны важна не изменчивость растений в новом ареале, а гомогенность его ассоциации: чем однороднее и плотнее очаг, тем больше возможностей для формирования уединенной популяционной волны и тем больший эффект следует ожидать от применения биометода.

Гораздо большее значение может иметь изменчивость в популяции фитофага. Парадоксально, но никто из энтомологов не попытался изучить популяции успешно интродуцированных фитофагов при возрастании их численности, где можно было бы обнаружить высокие показатели изменчивости, свойственные уединенным популяционным волнам (Ковалев, 1989б, 2004; Афанасьева, Амон, 2009а, б, 2013; Kovalev, 2013). Механизмы, способствующие закреплению и распространению мутаций, которые возникают во фронте популяционной волны распространяющегося инвазивного вида, вызывают большой интерес (Tyutyunov et al., 2007; Edmonds et al., 2008; Hal-latschek, Nelson, 2008; Lehe et al., 2012). Уединенная популяционная волна создает специфические условия для макроэволюционных сдвигов.

Если способность к формированию уединенных волн проявляется лишь у филогенетически молодых «ювенильных таксонов» насекомых, то и адвентивные растения, формирующие очаги в рассматриваемых системах растение—фитофаг, обычно относятся к наиболее продвинутым семействам в «Системе магнолиофитов» А. Тахтаджяна (первоначальный авторский термин «подвинутые») (1987), когда Тахтаджян дает такую оценку. В обзоре Мак-Федьен (McFadyen, 2000) анализируется 41 вид адвентивных сорных растений из 17 семейств, из них к продвинутым семействам относятся *Amaranthaceae*, *Clusiaceae*, *Euphorbiaceae*, *Zygophyllaceae*, *Fabaceae* и *Asteraceae*.

Более того, оказалось, что насекомые — потенциальные «УПВ-инвадеры» — на своей родине связаны только с продвинутыми, т. е. ювенильными таксонами, преимущественно травянистыми растениями с низкой ценотической активностью, растениями-ценофобами (следует иметь в виду, что продвинутое семейство растений может включать также немало растений-эдификаторов).

Таким образом, появляется возможность поиска потенциальных «УПВ-инвадеров» по таксономическим группам насекомых, отмеченным в мировом опыте набором видов, способствующих успеху биоконтроля.

В частности, одна из наиболее популярных в биоконтроле групп — долгоносикообразные жуки (надсем. *Curculionoidea*, *Coleoptera*). Обстоятельный анализ только одного подсем. *Ceutorhynchinae* (из 16 в сем. *Curculionidae*), проделанный Б. А. Коротяевым (Коротяев, 2012), открывает большие возможности поиска перспективных для биоконтроля видов. В самом большом надсем. *Curculionoidea* отряда жесткокрылых выделяют до 16 семейств с более чем 62 000 видов. Такое разнообразие видов — важнейшая биологическая особенность группы, свидетельствующая об ее исключительном эволюционном успехе, который связывают с фитофагией и высоким уровнем пищевой специализации. Крупнейшие семейства — это наиболее прогрессивные ветви долгоносииков, а самые примитивные группы сравнительно малочисленны. Подсем. *Ceutorhynchinae* связано преимущественно с травянистыми растениями и включает много высокоспециализированных фито-

фагов. Впервые на обширном материале Б. А. Коротяевым показана такая важная экологическая особенность долгоносиков, как предпочтение ими в качестве кормовых растений видов с низкой ценотической активностью. На примере подсем. *Scutorhynchinae* видна также связь активно используемого в биоконтроле таксона насекомых с продвинутыми группами растений.

Третью составляющую системного процесса в биоконтроле сорняков — динамику растительности — мы рассматриваем на материалах биоконтроля амброзии полыннолистной при интродукции амброзиевого листоеда.

ВЛИЯНИЕ АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА НА ДИНАМИКУ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЗАЛЕЖАХ

Амброзия — наиболее сильный эксплерент из всех однолетних сорных растений на Юге России; без посторонних вмешательств, т. е. без совместного применения агротехнических, химических или биологических методов борьбы, ни одно из них в отдельности не способно подавить амброзию (Ипатов и др., 1989; Ковалев, 1989а).

В начальный период расселения амброзиевого листоеда до формирования уединенной волны при малых численностях фитофага особую роль приобретает сукцессионный процесс с участием растений, блокированных амброзией, что усиливает эффективность листоеда в подавлении очага инвадера. В зависимости от запаса семян в почве, в каждой новой зоне распространения листоеда доминирующее положение на первых стадиях сукцессии приобретали различные виды растений. Они резко увеличивают свое участие в растительном покрове на второй год, когда амброзия уничтожается листоедом. Обилие видов растений первой стадии сукцессии проявляет достаточно значимые положительные корреляции. Наступление первой и второй стадий сукцессии под влиянием листоеда происходит с такой же периодичностью, как и в Северной Америке. В контроле на территории первичного выпуска листоеда (1979—1982 гг.) не происходило значительных изменений в динамике растительного покрова (Ковалев, Оносовская, 1989; Ковалев и др., 1989). До нарастания численности фитофага снятие давления амброзии в мае—июне позволяет ряду весенне-летних и летних видов активно развиваться, завершая вегетацию как в прежние времена, до появления амброзии. Влияние листоеда прослежено в течение нескольких сезонов, что позволило прийти к важному выводу о высокой эффективности листоеда в мае, когда амброзия находится на стадии всходов (Черкашин, 1985). При средней плотности 3 жука/м² уничтожается 64 % всходов, а при плотности 9 жуков/м² — 80 % всходов. Важным аспектом воздействия листоеда на амброзию является снижение семенной продуктивности сорняка. В результате уменьшения числа всходов, проективного покрытия амброзии, снижения ее высоты происходит редукция фотосинтезирующей поверхности растений. Снижение семенной продуктивности приводит к уменьшению числа всходов на следующий год. Уменьшение семенной продуктивности из года в год приводит к истощению запаса семян в почве. Так, до появления листоеда на опытном участке в 20-сантиметровом слое почвы содержалось 24 000 семян амброзии на м², в 1983 г. — только 647 семян на м², а в 1985 г. — 120 и 35 семян амброзии на м² на залежи и в севообороте соответственно (Ковалев, Вечернин, 1986). Резкое уменьшение запаса семян амброзии в почве произошло под влиянием как листоеда, так и растений-конкурентов (Ковалев и др., 1989). Общее снижение семенной продуктивности происходит на фоне уменьшения числа семян на одном растении амброзии (табл. 2).

С формированием уединенной волны и появлением необычно высокой концентрации насекомых (до 5000 особей на м²) происходит уничтожение

Таблица 2

Влияние амброзиевого листоеда на параметры развития амброзии

Поврежденность амброзии, в баллах	Параметры					
	проективное покрытие, %	число растений на 0.25 м ²	высота растений, см		число семян на 0.25 м ²	число семян на растение
			июнь	июль		
4—5	12.5	15.7	20.1	19.3	440.4	25.8
2—3.5	38.5	30.1	30.0	37.2	1570.5	59.5
0—1.5	60.0	53.0	40.0	55.0	3547.2	76.3

амброзии в тылу волны. Особая роль в изменении растительного покрова на залежах и в засоренных агроценозах Ставропольского края принадлежит мелкопестнику канадскому *Erigeron canadensis* L. (Asteraceae) — наиболее широко распространенному спутнику амброзии полыннолистной на ее родине в Северной Америке. Мелкопестник оказался самым чутким индикатором подавления очагов амброзии листоедом в 1980—1986 гг. (Ковалев, Оносовская, 1989). Резкий всплеск обилия мелкопестника канадского позволяет определить прохождение волны листоеда. Мелкопестник — один из активных участников первой стадии сукцессии, сменяющий уничтоженную листоедом амброзию. Ситуация с амброзией и мелкопестником в США (Raunal, Bazzaz, 1975) очень близка к наблюдавшейся у нас. Как и в США, в первый год доминирует амброзия, мелкопестник к осени образует розетки и весной опережает амброзию, становясь доминантом. Этот естественный для США процесс у нас наблюдается только при ослаблении амброзии листоедом.

В завершение краткого обзора системных эффектов, определяющих успешность биологического контроля адвентивных растений, уместно задать вопросом, обладает ли самостоятельностью фитоценотический метод борьбы с амброзией на территории формирования уединенной популяционной волны.

Этот метод, называемый методом агростепи, или ценоидным способом борьбы с сорняками (Дзыбов, 2006, 2010), по данным автора, имеет очень ограниченный масштаб применения на площади в несколько гектаров. Вот выдержка из публикации Дзыбова (2006): «Метод агростепи, или ценоидный способ борьбы с сорняками в их зарослях применен в Ставропольском крае на бросовой сильно каменистой почве (8 га), где на 1 м² встречалось до 370 шт. амброзии полыннолистной; агростепь подавила ее почти полностью на третий год жизни (на 1 м² — от 3 до 5 шт.), а на пятом году жизни вытеснила окончательно. В дальнейшем агростепь, которой уже 25 лет, оказалась ценотически закрытой не только для данного карантинного сорняка, но и для всех остальных».

Однако автор метода избегает упоминания того факта, что «агростепь» закладывалась во время и в непосредственной близости от места работ постоянной экспедиции ЗИН АН СССР по акклиматизации амброзиевого листоеда.

Более того, анализ всех площадок свидетельствует о единой территории формирования уединенных популяционных волн амброзиевого листоеда на территории Ставропольской возвышенности, точнее в районе первичного выпуска фитофага. На этой территории площадь увеличивающегося ареала амброзиевого листоеда составляла в 1984 г. 20 000 га, а в 1986 г. — уже 300 000 га. Поэтому динамика растительности на этой территории целиком определялась уединенными популяционными волнами, а не «ценоидным способом борьбы с сорняками».

ВЫВОДЫ

Эффективное подавление очагов сорных заносных растений при интродукции фитофагов представляет собой системный процесс, в основе которого лежит феномен формирования уединенных популяционных волн насекомых — агентов биоконтроля.

Можно выделить следующие характерные особенности динамики популяционных процессов в уединенных популяционных волнах насекомых-фитофагов.

1. В успешных кампаниях по биоконтролю сорных растений особо выделяется эффект быстрого нарастания численности: при формировании уединенной волны достижение численности в десятки миллионов особей происходит за время развития 4—6 поколений насекомых (Kovalev, 2004).

2. Необычно быстрое для вида нарастание численности в уединенной волне и неизвестные для родины фитофага плотности в тысячи особей на м² обеспечивают при интродукции подавление очагов. Однако успешные в районах интродукции фитофаги обычно не образуют агрегаций и не выделяют высокой плотностью популяций на их родине.

3. Виды, способные к формированию уединенных популяционных волн и резко отличающиеся по особенностям динамики численности во вторичном ареале, могут не проявлять эту способность, если не создаются специальные условия для разведения и первичного накопления критической массы, необходимой для формирования уединенной волны.

4. Некоторые виды способны формировать уединенные волны в очагах без создания специальных площадок накопления высокой плотности фитофагов (Huffaker, 1957).

5. Уединенная волна в популяциях насекомых обладает свойствами автоволны. После ее прохождения очаг сорняка претерпевает необратимое изменение — полное уничтожение растений, что делает невозможным немедленное повторение прохождения волны. Однако если в почве сохраняется запас семян, возможность повторного прохождения уединенной волны сохраняется до тех пор, пока не будет исчерпан весь запас семян в почве (Ковалев, Вечернин, 1986, 1989).

6. Высокая скорость уединенных волн вскрывает сукцессионный процесс, заблокированный амброзией. Благодаря этому на территории доминирования уединенной волны сохраняется многолетний контроль над очагом сорняка.

7. Следует отметить незначительную роль местных энтомофагов при формировании уединенных популяционных волн на значительных территориях. Интродукция амброзиевого листоеда *Z. suturalis* F. оказалась тесно связанной с проблемой поиска эффективных естественных врагов колорадского жука. Все обнаруженные в умеренном поясе Северной Америки энтомофаги колорадского жука являются широкими олигофагами или полифагами, связанными с массовыми видами листоедов трибы Doryphorini и в частности с видами рода *Zygogramma*. Исключительная экологическая пластичность колорадского жука и амброзиевого листоеда, их легкая адаптация к различным условиям в районах расселения объясняются сходной эволюцией этих молодых видов на самой северной границе продвижения неотропических видов в Неарктику. Поэтому так обеднен в Неарктике комплекс специфических естественных врагов видов обоих родов, в составе которого неизвестны патогены (вирусы, бактерии, простейшие) и мало паразитов (Ковалев, Присный, 1989).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность профессору А. Ф. Емельянову за обстоятельное обсуждение настоящей работы.

Работа частично поддержана грантом ФЦП «Кадры» «Новый подход к согласованному биологическому контролю амброзии полыннолистной и колорадского жука» (шифр 2012-1.1-12-000-1001-033, соглашение № 8044).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева М. С., Амон Э. О. Эволюция в девоне биоразнообразия радиолярий с двумя пористыми сферами и одной основной иглой // Палеонтол. журн. 2009а. Т. 43, № 5. С. 9—23.
- Афанасьева М. С., Амон Э. О. Уединенные популяционные волны и динамика эволюции девонских радиолярий с двумя пористыми сферами и одной основной иглой // Палеонтология и совершенствование стратиграфической основы геологического картирования. Матер. LV сессии Палеонтол. общ-ва при РАН (6—10 апреля 2009 г. С.-Петербург). СПб.: ВСЕГЕИ, 2009б. С. 16—18.
- Афанасьева М. С., Амон Э. О. Биостратиграфия и палеобиогеография радиолярий девона России. М.: Палеонтол. ин-т РАН, 2012. 280 с.
- Дзыбов Д. С. Агростепи против зарослей сорняков // Защита и карантин растений. 2006. № 1. С. 15—17.
- Дзыбов Д. С. Агростепи. Ставрополь: АГРУС, 2010. 256 с.
- Иваницкий Г. Р., Медвинский А. Б., Цыганов М. А. От беспорядка к упорядоченности — на примере движения микроорганизмов // Усп. физ. наук. 1991. Т. 161, № 4. С. 13—68.
- Ипатов В. С., Сивушкова В. Х., Ястребов А. Б. Фитоценоотические связи амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L., Asteraceae) с некоторыми сорными и культурными видами / Ковалев О. В., Белокобыльский С. А. (ред.) // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 212—220. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 189).
- Ковалев О. В. Универсальная модель эволюции биосферы и эволюции сознания // Энтомол. обозр. 1994. Т. 73, вып. 4. С. 753—776.
- Ковалев О. В. Расселение адвентивных растений трибы амброзиевых в Евразии и разработка биологической борьбы с сорняками рода *Ambrosia* L. (Asteraceae) / Ковалев О. В., Белокобыльский С. А. (ред.) // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989а. С. 7—23. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 189).
- Ковалев О. В. Микроэволюционные процессы в популяции амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae), интродуцированного из Северной Америки в СССР / Ковалев О. В., Белокобыльский С. А. (ред.) // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989б. С. 139—165. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 189).
- Ковалев О. В. Новая концепция формирования биосферных инвазий: экспансия «ювенильных» таксонов / Алимов А. Ф., Богуцкая Н. Г. (ред.) // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищ. науч. изд. КМК, 2004. С. 53—68.
- Ковалев О. В. Фазовые переходы в биологических системах как эволюционный фактор / Ковалев О. В., Жилин С. Г. (ред.) // Фазовые переходы в биологических системах и эволюция биоразнообразия. СПб.: Изд-во ПИЯФ РАН, 2007. С. 21—49.
- Ковалев О. В., Белокобыльский С. А. (Ред.) Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. 235 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 189).
- Ковалев О. В., Вечернин В. В. Обнаружение и описание явления образования уединенной популяционной волны интродуцированных насекомых / Ковалев О. В., Белокобыльский С. А. (ред.) // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 105—120. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 189).

- Ковалев О. В., Вечернин В. В. Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтومол. обозр. 1986. Т. 65, вып. 1. С. 21—38.
- Ковалев О. В., Медведев Л. Н. Теоретические основы интродукции амброзиевых листоедов рода *Zygogramma* Chev. (Coleoptera, Chrysomelidae) в СССР для биологической борьбы с амброзией // Энтومол. обозр. 1983. Т. 62, вып. 1. С. 17—32.
- Ковалев О. В., Оносовская Е. Г. Применение факторного анализа при изучении влияния амброзиевого листоеда на динамику растительности в очаге амброзии полыннолистной / Ковалёв О. В., Белокобыльский С. А. (ред.) // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 134—138. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 189).
- Ковалев О. В., Присный А. В. Сравнительная оценка патогенов и энтомофагов у листоедов рода *Zygogramma* Chev. и колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) в Старом и Новом Свете / Ковалёв О. В., Белокобыльский С. А. (ред.) // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 81—104. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 189).
- Ковалев О. В., Сивушкова В. Х., Якутина М. А. Влияние амброзиевого листоеда на динамику растительности на залежах / Ковалёв О. В., Белокобыльский С. А. (ред.) // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 200—211. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 189).
- Ковалев О. В., Тютюнов Ю. В., Ильина Л. П., Бердников С. В. Об эффективности интродукции американских насекомых — фитофагов амброзии (*Ambrosia artemisiifolia* L.) на Юге России // Энтومол. обозр. 2013. Т. 92, вып. 2. С. 251—264.
- Коротяев Б. А. Жуки-долгоносики подсемейства *Ceutorhynchinae* (Coleoptera, Curculionidae) фауны России и сопредельных стран: систематика, морфология, образ жизни, распространение. Дис. ... д-ра биол. наук в форме науч. доклада. СПб., 2012. 47 с.
- Марков А. В., Наймарк Е. Б. Количественные закономерности микроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов. М.: ГЕОС, 1998. 318 с. (Тр. Палеонтол ин-та РАН, т. 273).
- Матишов Г. Г., Тютюнов Ю. В., Титова Л. И., Ковалев О. В., Ильина Л. П., Бердников С. В. Согласованный биоконтроль амброзии полыннолистной и колорадского жука на Юге России (междисциплинарный проект) // Изв. ВУЗов. Северо-Кавказский регион. Естеств. науки. 2012. Т. 6. С. 80—84.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 488 с.
- Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
- Тютюнов Ю. В., Загребнева А. Д., Сурков Ф. А., Азовский А. И. Моделирование потока популяционной плотности организмов с периодическими миграциями // Океанология. 2010. Т. 50, № 1. С. 1—10.
- Черкашин В. Н. Акклиматизация амброзиевого полосатого листоеда *Zygogramma suturalis* F. в Ставропольском крае и возможность использования его в борьбе с амброзией полыннолистной. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси: Груз. НИИ защ. раст., 1985. 24 с.
- Briese D. T. Classical biological control / Sindel B. M. (ed.) // Australian Weed Management Systems. Melbourne: R. G. & F. G. Richardson, 2000. P. 161—192.
- Edmonds C. A., Lillie A. S., Cavalli-Sforza L. L. Mutations arising in the wave front of an expanding population // Proc. Natn. Acad. Sci. USA. 2008. Vol. 101. P. 975—979.
- Hallatschek O., Nelson D. R. Gene surfing in expanding populations // Theor. Popul. Biol. 2008. Vol. 73. P. 158—170.
- Hoffmann J. H. Biological control of weeds: the way forward, a South African perspective // Proc. BCPC Symp. 1995, 64: Weeds in a Changing World. Brighton: BCPC, 1995. P. 77—89.
- Huffaker C. B. Fundamentals of biological control of weeds // Hilgardia. 1957. Vol. 27, N 3. P. 101—157.

- Julien M. N., Griffiths M. W. *Biological Control of Weeds: A World Catalogue of Agents and Their Target Weeds*, 4th edn. Wallingford, UK: CABI Publishing, 1998. 223 p.
- Kareiva P., Odell G. Swarms of predators exhibit «preytaxis» if individual predators use area-restricted search // *Amer. Naturalist*. 1987. Vol. 130, N 2. P. 233—270.
- Keller E. F., Segel L. A. Travelling bands of chemotactic bacteria: a theoretical analysis // *Theor. Biol.* 1971. Vol. 30. P. 235—248.
- Kovalev O. V. New factor of efficiency of phytophages: a solitary population wave and succession process / Delfosse E. S. (ed.) // *Proc. VII Int. Symp. Biol. Weeds*, 6—11 March 1988. Rome, Italy: Ist. Sper. Patol. Veg. (MAF). 1989. P. 51—53.
- Kovalev O. V. The solitary population wave, a physical phenomenon accompanying the introduction of a chrysomelid / Jolivet P., Santiago-Blay J. A., Schmitt M. (eds) // *New Developments in the Biology of Chrysomelidae*. The Hague, the Netherlands: SPB Academic Publishing bv., 2004. P. 591—601.
- Kovalev O. V. On the rate of evolutionary processes in solitary population waves: Phase transitions in microevolution // *Paleontol. J.* 2013. Vol. 47, N 10. P. 1170—1177.
- Lehe R., Hallatschek O., Peliti L. The rate of beneficial mutations surfing on the wave of a range expansion // *PLoS Comput. Biol.* 2012. Vol. 8, N 3. P. e1002447.
- McFadyen R. E. C. Successes in biological control of weeds / Spencer N. R. (ed.) // *Proc. X Int. Symp. Biol. Weeds*, 4—14 July 1999. Montana, USA, 2000. P. 3—14.
- Müller-Schärer H., Schaffner U. Classical biological control: exploiting enemy escape to manage plant invasions // *Biol. Invasions*. 2008. Vol. 10. P. 859—874.
- Myers J. H. How many insect species are necessary for successful biocontrol of weeds? / Delfosse E. S. (ed.) // *Proc. VI Int. Symp. Biol. Weeds*. Vancouver: Agriculture Canada, 1985. P. 77—82.
- Myers J. H., Bazely D. R. *Ecology and Control of Introduced Plants*. Cambridge University Press, 2003. 313 p.
- Page A. R., Lacey K. L. Economic impact assessment of Australian weed biological control // *CRC Weed Management, Technical Ser.* 2006. N 10. P. 164.
- Raynal D. J., Bazzaz F. A. Interference of winter annuals with *Ambrosia artemisiifolia* L. in early successional fields // *Ecology*. 1975. Vol. 56, N 1. P. 35—49.
- Room P. M. Ecology of a simple plant-herbivore system. Biological control of *Salvinia* // *Trends in ecology and evolution*. 1990. Vol. 5, N 3. P. 74—79.
- Tyutyunov Yu. V., Zhadanovskaya E. A., Arditi R., Medvinsky A. B. A spatial model of the development of pest resistance to a transgenic insecticidal crop: European corn borer on Bt maize // *Biophysics*. 2007. Vol. 52, N 1. P. 52—67.
- Tyutyunov Yu. V., Kovalev O. V., Titova L. I. Spatial demogenetic model for studying phenomena observed upon introduction of the ragweed leaf beetle in the South Russia // *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*. 2013. Vol. 8, Issue 6. P. 80—95.
- van Klinken R. D., Raghu S. A scientific approach to agent selection // *Aust. J. Entomol.* 2006. Vol. 45. P. 253—258.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург.

E-mail: kovalev@OK11495.spb.edu;

Институт аридных зон
Южного научного центра РАН,
Ростов-на-Дону;

НИИ механики и прикладной математики
Южного федерального университета,
Ростов-на-Дону.

E-mail: tyutyunov@sfedu.ru

Поступила 1 X 2013.

SUMMARY

Successful introduction and application of phytophagous insect species to combat against invading weeds is a complex system process based on the formation of the solitary population waves (SPW) of phytophages. Consequently each stage from selection to release of the biocontrol agent should pursue the objective of the wave formation. When selecting a biological control agent one should choose species among phylogenetically young «juvenile taxa», which are capable of forming a solitary population wave upon introduction. The initial phytophage population increase that foregoes the wave emergence requires creation of special conditions, in particular, of retaining a high density of the weed in the release areas. The SPW restores the natural succession previously arrested by the weed, allowing the native plants to overgrow the weed completely.