

УДК 595.768.13

СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ЖУКА-ЗЕРНОВКИ *MEGABRUCHIDIUS DORSALIS* (FÄHRAEUS 1839) (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE, BRUCHINAE) В ВОСТОЧНОМ ПРИЧЕРНОМОРЬЕ

© 2022 г. Т. В. Никулина^{a, b, *}, В. В. Мартынов^{b, **}

^aИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 119071 Россия

^bГосударственное учреждение “Донецкий ботанический сад”,
Донецк, 283059 Донецкая Народная Республика

*e-mail: nikulinatanya@mail.ru

**e-mail: martynov.scarab@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.03.2021 г.

После доработки 15.11.2021 г.

Принята к публикации 17.11.2021 г.

Исследовали особенности жизненного цикла, трофические связи, распространение и вредоносность инвазивного вида жуков-зерновок *Megabruchidius dorsalis* (Fähræus 1839) (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) на территории Восточного Причерноморья. Развитие личинок проходит в семенах гледичии трехколючковой (*Gleditsia triacanthos* L.) и бундука канадского (*Gymnocladus dioica* (L.) K. Koch). В течение года развиваются две или три генерации, зимуют личинки или имаго. Зараженность семян гледичии достигает 94%, бундука — 100%. К настоящему времени *M. dorsalis* имеет сплошной ареал, охватывающий практически всю зону интродукции гледичии в Евразии. В формировании европейских популяций зерновки ведущую роль, вероятно, сыграл занос, а среднеазиатских — саморасселение из Юго-Восточной Азии. Евразийские популяции *M. dorsalis*, адаптированные к развитию на гледичии трехколючковой, в случае заноса в Северную Америку представляют угрозу естественным лесам с участием гледичии и бундука канадского.

Ключевые слова: *Megabruchidius dorsalis*, инвазия вредителя, жизненный цикл, трофические связи, Евразия, *Gleditsia triacanthos*, *Gymnocladus dioica*

DOI: 10.31857/S0044513422040080

Жуки-зерновки (Chrysomelidae, Bruchinae) — всесветно распространенное подсемейство жесткокрылых, насчитывающее в мировой фауне около 1700 видов (Ribeiro-Costa, Almeida, 2012), большинство из которых обитает в тропических и субтропических регионах (Waggoner, 1987). Примерно 30 видов Bruchinae относятся к экономически значимым вредителям сельского хозяйства и запасов, из них 9 стали космополитами (Kingsolver, 2004).

В Европе зарегистрировано более 170 видов жуков-зерновок, 42 из которых (т.е. около 25%) имеют чужеродное происхождение (Anton, 2010; Beenen, Roques, 2010; Yus Ramos et al., 2014). К числу инвазивных видов, развивающихся в семенах древесных бобовых растений, относится *Megabruchidius dorsalis* (Fähræus 1839) — восточно-палеарктический вид, к настоящему времени найденный в 17 странах Европы и Азии, а также в Южной Америке (Di-Iorio, 2005, 2015; Yus Ramos,

2009; Fritzsche, Delobel, 2012; Martynov, Nikulina, 2014; Rheinheimer, 2014; Коротяев, 2015; Říha, Bezdek, 2015; Rabitsch, 2016; Ruta et al., 2017).

Естественный ареал *M. dorsalis* охватывает Китай (включая о-в Тайвань), Японию, а также ориентальную зоогеографическую область (от Индии до Папуа — Новой Гвинеи) (Morimoto, 1989; Anton, 2010). На территории Европы вид впервые зарегистрирован в 1989 г. в Италии (Migliaccio, Zampetti, 1989). В 2008 г. отмечен в Венгрии и Швейцарии (Yus Ramos, 2009), в 2011 г. — во Франции (Fritzsche, Delobel, 2012), в 2012 г. в Германии (Rheinheimer, 2014), в 2014 г. в Словакии (Říha, Bezdek, 2015), в 2015 г. в Румынии (Pintilioaie et al., 2018), в 2016 г. в Австрии (Rabitsch, 2016), в 2017 г. в Польше (Ruta et al., 2017) и Словении (Sajna, 2019), в 2018 г. в Грузии (Мартынов и др., 2018).

В России *M. dorsalis* впервые найден в 2013 г. в Краснодарском и Ставропольском краях (Коротяев, 2015), в 2015 г. выявлен в Ростовской обл.,

Кабардино-Балкарской Республике, Республике Крым (Мартынов, Никулина, 2016, 2016а) и Волгоградской обл. (Белицкая и др., 2019), в 2019 г. в Республике Северная Осетия – Алания, Республике Ингушетия, Чеченской Республике, Республике Дагестан и Республике Калмыкия (Мартынов и др., 2020).

На территории Украины *M. dorsalis* впервые выявлен в 2014 г. в Донецкой (Martynov, Nikulina, 2014) и Киевской (Fursov, Nazarenko, 2015) областях, в 2016 г. обнаружен в Луганской обл. (Мартынов и др., 2016), в 2017 г. – в Днепропетровской обл. (Зайцева, 2018), в 2018 г. – в Харьковской обл. (Lezhenina, Vasylieva, 2018), в 2019 г. – в Закарпатской (Мателешко, 2019) и Запорожской областях (Sytschak, 2019).

В Азии за пределами естественного ареала вид отмечен в Туркменистане (Anton, 2010). По личному сообщению К.-В. Антона, указание *M. dorsalis* как чужеродного для Монголии (Anton, 2010) основано на том, что в описании *Bruchidius rufopygidialis* Motschulsky 1874 (= *M. dorsalis*) Монголия приведена как типовая местность. Во второй половине XIX в. Монголия включала также территорию современной китайской провинции Внутренняя Монголия, из которой, по всей видимости, и происходит типовой материал *B. rufopygidialis*.

Кроме того, нам известны экземпляры *M. dorsalis*, собранные в Ташкенте (пос. Улугбек) в 2011 г., что является первым указанием для Узбекистана. В 2015 г. *M. dorsalis* был обнаружен в Казахстане (Темрешев, Валиева, 2016), в 2017 г. – в Кыргызстане (Габрид, 2017).

В 2002 г. *M. dorsalis* был выявлен в Южной Америке на территории Аргентины (Di-Iorio, 2005, 2015).

В задачи наших исследований входили анализ современного распространения и динамики инвазионного процесса, изучение жизненного цикла *M. dorsalis* на территории Восточного Причерноморья, выяснение его фактических и потенциальных трофических связей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в период с 2014 по 2020 г. Особенности биологии *M. dorsalis* изучали на стационарных участках в парке Шахтостроителей и на территории Донецкого ботанического сада (Донецк). Плоды гледичии урожая 2014 г. собирали с октября 2014 г. по март 2015 г. ежемесячно, а с марта 2015 г. по июль 2015 г. еженедельно; плоды урожая 2015–2018 гг. собирали ежемесячно в течение всего года. Каждая проба содержала 40 плодов, общее число семян в пробе в среднем составляло 700. Всего было вскрыто более 20 тыс. семян гледичии. Перед вскрытием семена извлекали из плодов, заливали кипятком и оставляли на сутки. Извлеченных из семян личинок, куко-

лок и имаго фиксировали в 96%-ном спирте. Помимо семян, предназначенных для вскрытия, дополнительно отбирали семена для выведения имаго. Вышедших жуков содержали в пластиковых контейнерах объемом 0.5 л. Контрольной группе в качестве пищи предлагали мед, экспериментальную группу не кормили. Для откладки яиц самкам предоставляли различные субстраты – фильтровальную бумагу, плоды гледичии трехколючковой (*Gleditsia triacanthos* L.), бундука канадского (*Gymnocladus dioica* (L.) K. Koch) и извлеченные из них семена, а также семена других бобовых – фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.), нута (*Cicer arietinum* L.), бобов (*Vicia faba* L.), гороха (*Pisum sativum* L.), чечевицы (*Lens culinaris* Medik.), чины (*Lathyrus sativus* L.), сои (*Glycine max* (L.) Merr.) и вигны (*Vigna sesquipedalis* (L.) Walp.). Количество внедрений в семена подсчитывали под бинокулярным микроскопом Zeiss Stemi 200-C. Смертность преимагинальных фаз определяли в процессе вскрытия семян. Для изучения возможности зимовки в фазе имаго в октябре 2015 г. 25 жуков изолировали в пластиковом контейнере объемом 1 л, на 5 см заполненном почвой и на 3 см – листовым опадом; контейнер содержали в неотопливаемом помещении до наступления устойчивых положительных температур в апреле 2016 г. Зараженность семян определяли подсчетом лётных отверстий на семенах ($n = 100$) гледичии трехколючковой и бундука канадского, собранных в естественных условиях. После завершения наблюдений лабораторная популяция *M. dorsalis* была ликвидирована.

Фотосъемку производили камерой AxioCam ERc5S, установленной на бинокулярный микроскоп Carl Zeiss Stemi 2000-C, фотоаппаратами Nikon COOLPIX L120 и Canon PowerShot A640. Дополнительную обработку и стекнинг фотоснимков, а также измерение яиц и головной капсулы личинок *M. dorsalis* проводили при помощи программного обеспечения Adobe Photoshop CS5 и ZEN 2012 (Blue Edition). Данные промеров яиц и головной капсулы личинок были обработаны стандартными методами математической статистики в программе Microsoft Excel. Гипотезу о случайности выбора личинкой семени при его заселении проверяли путем сравнения наблюдаемого распределения личинок в семенах с идеальным распределением Пуассона. Собранный материал хранится в коллекции авторов.

Для обозначения фаз развития *M. dorsalis* использованы следующие сокращения: О – яйцо; L₁, L₂, L₃, L₄ – личинки 1–4-го возрастов соответственно; Р – куколка; I – имаго.

Для определения родовой и видовой принадлежности экземпляров использовали работы Боровца (Borowiec, 1987), Юс Рамоса (Yus Ramos, 2009), Юс Рамоса с соавторами (Yus Ramos et al., 2014).

Материал. Авторами было изучено примерно 9.5 тыс. экз. личинок, куколок и имаго *M. dorsalis*. Для сокращения объема текста фамилия сборщика материала, собранного авторами, не указывается.

Украина, Донецкая обл.: г. Донецк, *Gleditsia triacanthos*, Ворошиловский р-н: 1♂, 2♀♀, 01.09.2014; 3♂♂, 4♀♀, 26.09.2017, *Gymnocladus dioicus*; Киевский р-н: 1♂, 3♀♀, 29.05.2014; 3♂♂, 2♀♀, 15.10.2014; 6♂♂, 5♀♀, 17.10.2014; 9♂♂, 7♀♀, 22.12.2014; 18♂♂, 19♀♀, 05.06.2015; 4♂♂, 5♀♀, 11.06.2015; 8♂♂, 7♀♀, 19.06.2015; 235♂♂, 217♀♀, 21.07.2015; 1♀, 17.07.2018 (на свет); 1♀, 30.08.2020 (на цветках *Calystegia sepium*); Калининский район, парк Шахтостроителей: 53L, 08.02.2015; 61L, 1♂, 2♀♀, 01.03.2015; 63L, 1♂, 09.03.2015; 60L, 1♂, 15.03.2015; 60L, 3♀♀, 22.03.2015; 52L, 29.03.2015; 33L, 4♂♂, 2♀♀, 05.04.2015; 37L, 4♂♂, 5♀♀, 12.04.2015; 54L, 5♂♂, 6♀♀, 19.04.2015; 54L, 3♂♂, 4♀♀, 26.04.2015; 41L, 4♂♂, 1♀, 03.05.2015; 27L, 3♀♀, 10.05.2015; 39L, 6♂♂, 3♀♀, 17.05.2015; 106L, 4♂♂, 7♀♀, 24.05.2015; 210L, 11♂♂, 14♀♀, 31.05.2015; 292L, 7♂♂, 7♀♀, 07.06.2015; 367L, 4P, 10♂♂, 8♀♀, 14.06.2015; 311L, 14P, 7♂♂, 10♀♀, 21.06.2015; 376L, 52P, 9♂♂, 10♀♀, 28.06.2015; 147L, 62P, 23♂♂, 23♀♀, 05.07.2015; 249L, 69P, 91♂♂, 96♀♀, 12.07.2015; 278L, 9P, 7♂♂, 6♀♀, 09.10.2015; 20L, 7P, 72♂♂, 80♀♀, 09.11.2015; 176L, 16♂♂, 19♀♀, 09.12.2015; 73L, 1P, 1♂, 25.10.2016; Донецкий ботанический сад: 1♂, 15.06.2014; 1♀, 30.05.2016 (на цветках *Allium proliferum*); 1♀, 21.07.2017; 1♂, 1♀, 03.07.2018, И.С. Левченко; г. Авдеевка, *G. triacanthos*: 1♀, 02.04.2014; 1♀, 07.04.2014; 1♀, 2♂♂, 14.04.2014; 5♂♂, 8♀♀, 16.04.2014; 8♂♂, 8♀♀, 25.04.2014; 10♂♂, 13♀♀, 30.04.2014; 5♂♂, 5♀♀, 05.05.2014; 13♂♂, 11♀♀, 20.05.2014; Новоозовский р-н, Новоозовск, *G. triacanthos*: 91♂♂, 94♀♀, 27.05.2016; 9♂♂, 8♀♀, 15.09.2016; пгт Седово, 242♂♂, 238♀♀, 17.07.2015; с. Самсоново, усадьба заповедника "Хомутовская степь", *G. triacanthos*: 19♂♂, 22♀♀, 09.05.2016; 20♂♂, 17♀♀, 10.05.2016; 1♀, 06.06.2016, А.И. Губин; 1♀, 09.07.2016 (на цветках *Tanacetum vulgare*); *G. triacanthos*: 8♂♂, 7♀♀, 14.09.2016; 11♂♂, 11♀♀, 10.10.2016; с. Самойлово, *G. triacanthos*: 13♂♂, 16♀♀, 18.10.2015; Старобешевский р-н, пгт Старобешево, *G. triacanthos*: 3♂♂, 2♀♀, 18.10.2015; Амвросиевский р-н, г. Амвросиевка, *G. triacanthos*: 87♂♂, 94♀♀, 09.11.2015, И.С. Левченко; 81L, 2P, 54♂♂, 56♀♀, 10.12.2015, И.С. Левченко; с. Благодотное, *G. triacanthos*: 7♂♂, 7♀♀, 02.08.2016; с. Успенка, *G. triacanthos* (в помещении): 2♀♀, 11.01.2018, А.А. Мирошниченко; Славянский р-н, г. Славянск, *G. triacanthos*: 3♀♀, 02.01.2016, Вч.В. Мартынов; Волновахский р-н, г. Волноваха, *G. triacanthos*: 32L, 3P, 418♂♂, 435♀♀, 01.05.2015, Я.И. Зиганшина. **Луганская обл.:** г. Луганск, сквер Луганского национального университета им. Тараса Шевченко, *G. triacanthos*: 15♂♂, 17♀♀, 26.09.2016; парк героев Великой отечественной войны, *Gymnocladus dioicus*: 22♂♂, 27♀♀; парк им. Горького, *Gleditsia triacanthos*: 23♂♂, 24♀♀, 26.09.2016; парк

1-го Мая, *Gymnocladus dioicus*: 6♂♂, 5♀♀, 25.09.2016; г. Свердловск, *Gleditsia triacanthos*: 2♂♂, 15.09.2019; г. Краснодон, *G. triacanthos*: 4♂♂, 4♀♀, 16.09.2019, О.П. Иванов. **Киевская обл.:** г. Киев, Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко, *Gymnocladus dioicus*: 3♀, 14.10.2015, А.В. Мартынов; там же, *Gleditsia triacanthos*: 5♂♂, 5♀♀, 14.10.2015, А.В. Мартынов.

Российская Федерация, Республика Крым: г. Ялта, Никитский ботанический сад, *G. triacanthos*: 12♂♂, 8♀♀, 18.09.2015; *G. triacanthos*: 6♂♂, 7♀♀, 14.09.2018; г. Симферополь, Ботанический сад им. Н.В. Багрова, *G. triacanthos*: 4♂♂, 1♀, 17.09.2015; г. Алушта, *G. triacanthos*: 3♂♂, 2♀♀, 16.09.2018; Алуштинский р-н, с. Изобильное, *G. triacanthos*: 1♂, 2♀♀, 12.09.2018; г. Керчь, *G. triacanthos*: 14♂♂, 14♀♀, 09.06.2018; Ленинский р-н, окр. с. Яковенково, *G. triacanthos*: 3♂♂, 2♀♀, 10.06.2018; г. Севастополь: *G. triacanthos*: 90♂♂, 93♀♀. **Ростовская обл.:** г. Ростов-на-Дону, *G. triacanthos*: 17♂♂, 13♀♀, 03.03.2016; *G. triacanthos*: 12♂♂, 13♀♀, 27.07.2017; *G. triacanthos*: 20♂♂, 16♀♀, 04.06.2018; Кагальницкий р-н, с. Берёзовая Роща, *G. triacanthos*: 20♂♂, 23♀♀, 24.07.2015; Цимлянский р-н, пос. Дубравный, *G. triacanthos*: 54♂♂, 48♀♀, 25.07.2017; Усть-Донецкий р-н, станица Раздорская, *G. triacanthos*: 9♂♂, 10♀♀, 26.07.2017; Сальский р-н, с. Бараники, *G. triacanthos*: 32♂♂, 35♀♀, 20.07.2018. **Республика Калмыкия:** г. Городовиковск, *G. triacanthos*: 17♂♂, 19♀♀, 20.07.2018. **Волгоградская обл.:** Чернышковский р-н, окр. с. Нижнегнутово, *G. triacanthos*: 1♀, 25.07.2017. **Краснодарский край:** Староминской р-н, станица Староминская, *G. triacanthos*: 35♂♂, 33♀♀, 05.06.2018; Каневской р-н, хутор Труд, *G. triacanthos*: 36♂♂, 30♀♀, 06.06.2018; Тихорецкий район, хутор Карасёв, *G. triacanthos*: 31♂♂, 34♀♀, 27.07.2018; Тимашёвский р-н, хутор Калинина, *G. triacanthos*: 149♂♂, 158♀♀, 08.08.2015; г. Тимашёвск, на соцветиях *G. triacanthos*: 1♀, 23.05.2019; Калининский р-н, хутор Гречаная Балка, *G. triacanthos*: 26♂♂, 29♀♀, 06.06.2018; Темрюкский р-н, г. Темрюк, *G. triacanthos*: 109♂♂, 112♀♀, 09.08.2015; 4♂♂, 5♀♀, 06.06.2018; станица Тамань, *G. triacanthos*: 30♂♂, 35♀♀, 08.06.2018; поселок Батарейка, *G. triacanthos*: 19♂♂, 24♀♀, 08.06.2018; поселок Береговой: 2♂♂, 1♀, 08.06.2018; г. Армавир, *G. triacanthos*: 15♂♂, 18♀♀, 27.07.2018; г. Сочи, *Gleditsia* sp.: 1♀, 15.10.2017. **Ставропольский край:** Апанасенковский р-н, с. Дивное, 68♂♂, 76♀♀, 24.08.2019; Изобильненский р-н, пгт Солнечнодольск, *G. triacanthos*: 28♂♂, 24♀♀, 21.07.2018; г. Благодарный, *G. triacanthos*: 1♂, 2♀♀, 23.07.2018; г. Ставрополь, *G. triacanthos*: 35♂♂, 35♀♀, 21.07.2018; Левокумский р-н, с. Николо-Александровское, *G. triacanthos*: 119♂♂, 124♀♀; Нефтекумский р-н, аул Ямангой, *G. triacanthos*: 5♂♂, 4♀♀, 24.07.2018; поселок Зункарь, *G. triacanthos*: 15♂♂, 16♀♀, 25.07.2018; г. Минеральные Воды, *G. triacanthos*: 4♂♂, 4♀♀, 14.08.2019; Курской р-н, станица Курская, *G. triacanthos*: 32♂♂, 32♀♀, 26.07.2018. **Кабардино-Балкар-**

ская Республика: г. Нальчик, *G. triacanthos*: 5♂♂, 2♀♀, 27.07.2015; Урванский р-н, с. Псыгансу, *G. triacanthos*: 65♂♂, 62♀♀, 16.08.2019. **Республика Северная Осетия — Алания:** Кировский р-н, с. Эльхотово, *G. triacanthos*: 14♂♂, 14♀♀, 16.08.2019; Правобережный р-н, с. Ольгинское, *G. triacanthos*: 2♂♂, 1♀, 21.08.2019. **Республика Ингушетия:** Малгобекский р-н, станица Вознесенская, *G. triacanthos*: 1♀, 21.08.2019. **Чеченская Республика:** Наурский р-н, станица Ищерская, *G. triacanthos*: 24 ♂♂, 26♀♀, 22.08.2019; с. Чернокозово, *G. triacanthos*: 38♂♂, 35♀♀, 22.08.2019; станица Червленная, *G. triacanthos*: 31♂♂, 32♀♀, 22.08.2019. **Республика Дагестан:** Кизлярский р-н, с. имени Карла Маркса, *G. triacanthos*: 10♂♂, 9♀♀, 23.08.2019.

Грузия: г. Тбилиси, Тбилисский ботанический сад, *G. triacanthos*: 1♂, 05.09.2018, С.А. Приходько.

Узбекистан: г. Ташкент, пос. Улугбек, *G. triacanthos*: 1♂, 2♀♀, 02.10.2011, Т.С. Тиллаев.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Кормовые растения. В ходе эксперимента по изучению возможностей развития личинок *M. dorsalis* в семенах сельскохозяйственных бобовых культур было зарегистрировано внедрение L_1 в семена фасоли, бобов, нута, однако личинки лишь проделывали в семени короткий (1–3 мм) ход, после чего погибали, не перелиняв на L_2 . Семена вики, чины и гороха личинки не заселяли. Нормальное развитие личинок проходит только в семенах *Gleditsia triacanthos* и *Gymnocladus dioica*.

Питание имаго зарегистрировано нами на цветках гледичии трехколючковой, пижмы обыкновенной (*Tanacetum vulgare* L.), лука многоярусного (*Allium × proliferum* (Moench) Schrad. ex Willd.) и повоя заборного (*Calystegia sepium* (L.) R. Br.). В лабораторных условиях жуки питались медом и пили воду. В эксперименте были получены 3 последовательные генерации *M. dorsalis*, развившиеся в садках без дополнительного питания, воды и смены семян.

Жизненный цикл. *Megabruchidius dorsalis* — поливольтинный вид, жизненный цикл которого варьирует в зависимости от погодных условий конкретного года. На территории Восточного Причерноморья нами зарегистрировано развитие двух полных генераций в течение года (табл. 1). Первая развивается в семенах урожая прошедшего года, вторая — в незрелых семенах урожая текущего года и в прошлогодних семенах, не освоенных предыдущими генерациями. В годы с затяжной теплой осенью отмечено развитие факультативной третьей генерации в семенах урожая текущего года.

В естественных условиях первые имаго отмечены в конце апреля, массовый лёт приходился на первую и вторую декады мая. Соотношение полов в популяции близко к 1 : 1, доля самок в

разных выборках колебалась от 48 до 53%. В лабораторных условиях продолжительность жизни имаго в весенне-летний период превышала 2 мес; с момента выхода из семени гледичии самки жили от 21 до 72 дней, самцы — от 41 до 72 дней. Продолжительность жизни зимующих имаго превышала 7 мес.

Жуки наиболее активны в середине дня. В лабораторных условиях самцы более интенсивно питаются и пьют воду, чем самки. Отмечено взаимное ухаживание, которое со стороны самки проявляется в постукивании усиками по голове и переднеспинке самца с последующим разворачиванием к нему на 180° и приподниманием пигидия. Со стороны самца — в постукивании антеннами по пигидию самки. Спаривание происходит многократно. Самки, ранее спаривавшиеся и откладывавшие яйца, более активно ухаживают за самцами. В эксперименте жуки спаривались и откладывали жизнеспособные яйца без дополнительного питания.

Первые яйцекладки появляются одновременно с началом лёта имаго, откладка яиц продолжается в течение всего мая. В лабораторных условиях самка приступала к откладке яиц на 2–9-е сутки после выхода из семени. В течение жизни самка откладывала до 130 яиц поодиночке, предпочитая затененную (или обращенную к земле) поверхность плода; в местах откладки яиц отсутствовали видимые повреждения его поверхности (трещины, изломы). В эксперименте при отсутствии бобов самки откладывали яйца на фильтровальную бумагу, стенки чашки Петри или пластикового контейнера. Яйца приклеиваются к поверхности субстрата при помощи секрета, выделяемого самкой (рис. 1а).

Яйца ($n = 20$) вытянутые, длиной 772.5 ± 12.81 мкм, шириной 335.5 ± 5.82 мкм, анимальный полюс закруглен, вегетативный несколько сужен. Хорион светлый, полупрозрачный, с тонкоморщинистой скульптурой (рис. 1а), сквозь которую видна развивающаяся личинка.

Эмбриональное развитие продолжается от 10 до 14 дней. В момент откладки яйца желтые, с гомогенным содержимым; на 8–9-й день в области анимального полюса заметна головная капсула эмбриона, сегментация тела хорошо выражена; на 10-й день отчетливо видны движения эмбриона внутри яйца. При низкой влажности воздуха яйца могут несколько спадаться, что не влияет на развитие эмбриона. В эксперименте неоплодотворенные самки откладывали также несколько (3–7) яиц, которые не развивались.

Развивающиеся личинки проходят 4 возраста (табл. 2), продолжительность каждого из них составляет обычно 7–10 дней. По завершении эмбрионального развития L_1 , не выходя из яйца, начинает прогрызать поверхность плода под ним, проталкивая образующуюся буровую муку в полость яйца и, периодически разворачиваясь,

Таблица 1. Фенология развития *Megabruchidius dorsalis* на территории Восточного Причерноморья (по данным 2014–2018 гг.)

Стадия развития	Месяцы и декады																
	I	II	III		IV		V		VI		VII		VIII	IX	X	XI	XII
L ₁	■	■	■														
L ₂			■	■													
L ₃				■	■	■	■										
L ₄					■	■	■	■	■								
P	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■							
I	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■						
O																	
L ₁																	
L ₂																	
L ₃																	
L ₄																	
P																	
I																	
O																	
L ₁																	
L ₂																	
L ₃																	
L ₄																	
P																	
I																	

* Личинки одновременно развиваются в семенах урожая прошлого года, не освоенных предыдущими генерациями жука, и в семенах урожая текущего года.

утрамбовывает ее головной капсулой в области вегетативного полюса, при этом отчетливо видна слоистость буровой муки. Покинутое личинкой яйцо может быть полностью заполнено буровой мукой (рис. 1*b*). Иногда мука частично выталкивается через отверстия, выгрызенные личинкой в

хорионе по бокам и на вершине анимального полюса яйца. Личинка выходит из яйца, отложенного на фильтровальной бумаге или на стенке чашки Петри, активно мигрирует в поисках плодов кормового растения и, найдя подходящий субстрат, прогрызает входное отверстие. Место



Рис. 1. Свежеотложенное яйцо *Megabruchidius dorsalis* на поверхности плода (*a*) и заполненные буровой мукой яйца (*b*), покинутые личинками (сквозь оболочку видно входное отверстие).

Таблица 2. Размеры головной капсулы личинок *Megabruchidius dorsalis* 1–4-го возрастов

Размеры, мкм	L ₁	L ₂	L ₃	L ₄
Высота	228.44 ± 5.60	473.77 ± 8.59	819.32 ± 14.07	1306.40 ± 15.66
Ширина	172.02 ± 5.44	367.02 ± 7.99	621.74 ± 13.13	1000.63 ± 14.46

откладки яйца на поверхности плода, как правило, не совпадает с расположением семени внутри него, в связи с чем личинка прогрызает ход в толще створки плода длиной 7–10 мм прежде, чем достигает семени.

L₁ хризомелоидного типа, с хорошо склеротизированной почти черной головной капсулой, вытянутым телом, несущим длинные редкие щетинки, и хорошо развитыми конечностями. Внедрившись в семя, L₁ выедает небольшую полость в интегументе, частично захватывающую семядолю, и после линьки превращается в типичную кукулионидную L₂, лишенную конечностей и не способную к активному передвижению; L₂, L₃ и L₄ развиваются за счет семядолей, постепенно расширяя камеру вокруг себя. К концу развития L₄ съедает более 70% содержимого семени гледичии (рис. 2). Готовая к окукливанию L₄ надгрызает оболочку семени изнутри, оконтуривая будущее лётное отверстие, после чего сооружает куколочную колыбельку из экскрементов и остатков кормового субстрата.



Рис. 2. Завершившая развитие L₄ *Megabruchidius dorsalis* внутри семени (остатки семядолей сохранились только в области зародыша).

Подсчет количества входных отверстий на семенах гледичии, собранных в весенний период, показал, что в одно семя могут внедряться до пяти L₁. При вскрытии семян в период завершения развития первой генерации внутри находилось не более двух живых личинок. Гибель личинок происходила преимущественно на стадиях L₁ и L₂. В подавляющем большинстве случаев из семени выходит одно имаго (рис. 3а), как исключение — два. В случае успешного развития в одном семени двух имаго каждое из них формировало отдельное лётное отверстие (рис. 3б). При этом один жук всегда был обычного размера, второй — мельче.

Статистический анализ не выявил достоверной корреляции между степенью зараженности семян гледичии (косвенно отражающей численность популяции) и количеством личинок, внедряющихся в семя. При степени зараженности, достигающей 70.5% ($n = 118$), в 69% случаев в семя гледичии внедрялась одна личинка, в 21% случаев — две личинки, в 6.5% — три, в 3% — четыре, в 0.5% — пять личинок; при зараженности 31.5% ($n = 128$): в 77% случаев в семени развивалась одна личинка, в 19.5% — две личинки, в 3% — три, в 0.5% — четыре.

В семенах бундука канадского отмечено одновременное успешное развитие до 8 личинок *M. dorsalis* (рис. 3с).

Окукливание начинается во второй декаде июня, лёт и дополнительное питание имаго новой генерации отмечены с середины июня (массово — в конце июня — начале июля). В этот период плоды гледичии урожая текущего года еще не сформированы и имаго приступают к откладке яиц на прошлогодние плоды. Таким образом, в плодах гледичии урожая каждого года развивается как минимум три генерации *M. dorsalis*, что и объясняет высокую степень зараженности ее семян, достигающую в отдельных случаях 94%.

На созревающих плодах гледичии урожая текущего года откладка яиц продолжается с начала августа до начала октября. При развитии в недозревших семенах мягкая оболочка семени может разрываться, и личинка оказывается не скрытой его покровами (рис. 4).

В годы с затяжной теплой осенью часть данной генерации завершает развитие в текущем году и лёт имаго наблюдается в сентябре — первой половине октября. Подсчет количества лётных отверстий и вскрытие семян показали, что в осенний период и в “тепловые окна” зимнего периода вы-



Рис. 3. Семена *Gleditsia triacanthos* с одним (a) и двумя (b) лётными отверстиями и *Gymnocladus dioica* (c) с многочисленными лётными отверстиями *Megabruchidius dorsalis*.

летает от 5 до 24% популяции, однако большая часть личинок и имаго продолжает зимовку.

Вскрытие зараженных семян *G. triacanthos* после установления устойчивых отрицательных температур показало, что зимовка *M. dorsalis* проходит на личиночной и имагинальной стадиях. В разные годы соотношение возрастов личинок разных стадий менялось: в зимний период 2014–2015 гг. зимовали личинки всех возрастов с преобладанием L₂, в 2015–2016 гг. преобладали L₄, при этом в “тепловые окна” в феврале и декабре 2015 г. были отмечены единичные случаи выхода имаго. Согласно результатам, полученным при изучении способности имаго к зимовке, 60% подопытных жуков, вышедших в октябре 2015 г., проявляли жизнеспособность весной 2016 г.

Паразиты и хищники. При выведении имаго *M. dorsalis* в лабораторных условиях паразиты, в том числе недавно описанный паразитоид *Eurytoma gleditsiae* Zerova et Fursov 2015 (Zerova, Fursov, 2015), не зарегистрированы. В двух местонахождениях (Донецкая обл., города Донецк и Амвросиевка) отмечено питание клещей рода *Pyemotes* Amerling 1862 (Pyemotidae) яйцами *M. dorsalis*. В лабораторных условиях культура *M. dorsalis*, полученная от сбора плодов в Амвросиевском лесном хозяйстве и оказавшаяся зараженной пиемотидами, полностью погибла от их массового размножения.

Вредоносность. В процессе развития личинка *M. dorsalis* съедает большую часть семядолей, что делает невозможным дальнейшее прорастание семян гледичии и при высокой численности зерновки существенно снижает реальную семенную

продуктивность этой культуры. В результате развития нескольких генераций зерновки могут осваивать до 100% семян своих кормовых растений.

ОБСУЖДЕНИЕ

Современное распространение и векторы инвазии.

К настоящему времени *M. dorsalis* сформировал сплошной ареал, охватывающий практически всю зону интродукции гледичии в Евразии (рис. 5).

Анализ истории находок *M. dorsalis* в Европе и Средней Азии позволяет предположить наличие двух разнонаправленных путей формирования современного вторичного ареала этого вида. Первая находка *M. dorsalis* была связана с ботаническим садом Рима (Италия) (Migliaccio, Zampetti, 1989), и, вероятно, поэтому именно центры интродукции (ботанические сады, объекты зеленого



Рис. 4. Развитие личинки *Megabruchidius dorsalis* в незрелом семени.

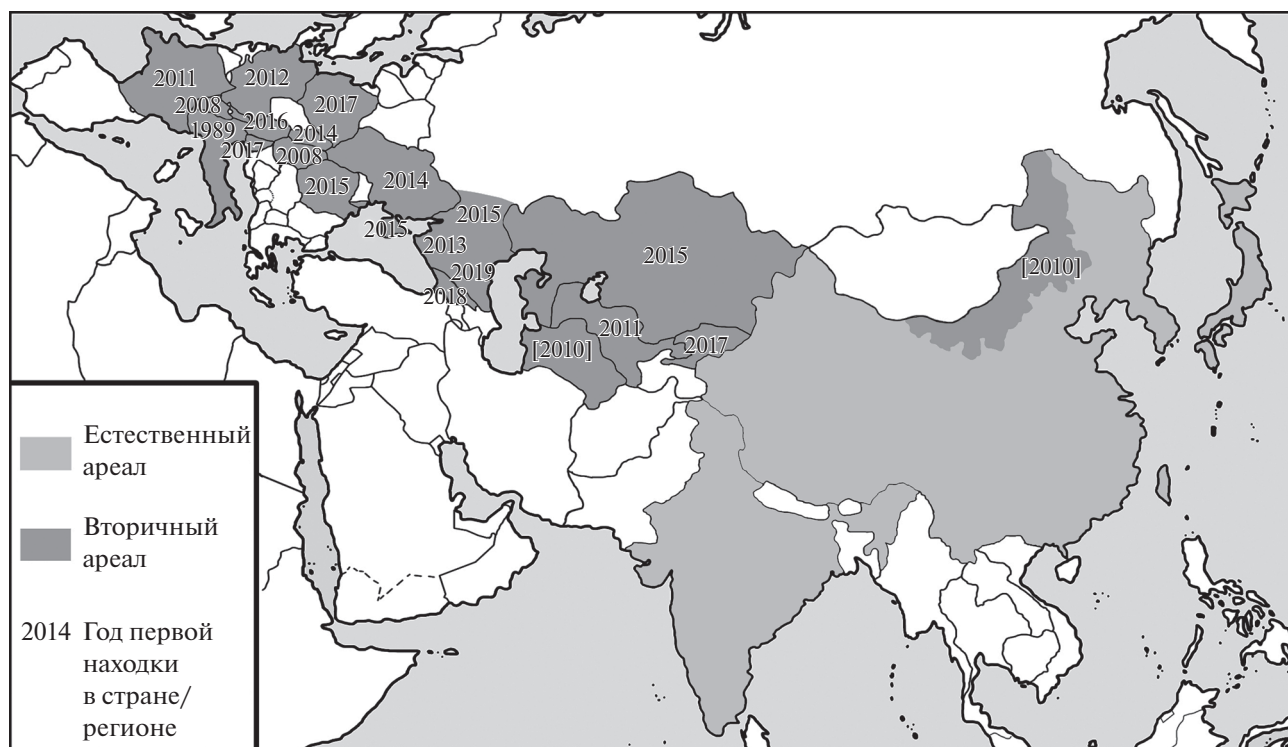


Рис. 5. Современное распространение *M. dorsalis* в Евразии (по: Белицкая и др., 2019; Габрид, 2017; Коротяев, 2015; Мартынов, Никулина, 2016, 2016а; Мартынов и др., 2016, 2018, 2020; Темрешев, Валиева, 2016; Anton, 2010; Fritzsche, Delobel, 2012; Martynov, Nikulina, 2014; Migliaccio, Zampetti, 1989; Morimoto, 1989; Pintilioaie et al., 2018; Rabitsch, 2016; Rheinheimer, 2014; Říha, Bezděk, 2015; Ruta et al., 2017; Sajna, 2019; Yús Ramos, 2009, включая оригинальные данные). В квадратных скобках приведены сведения о регистрации вида в разных странах и регионах по Каталогу палеарктических жесткокрылых (Anton, 2010) без даты его находки в регионе.

строительства, питомники и т. д.) послужили “воротами инвазии” для этого вида в Западную Европу. В пользу такого предположения свидетельствуют также данные об отсутствии *M. dorsalis* за пределами Университетского ботанического сада в Страсбурге (Эльзас, Франция) на начальных этапах его инвазии (Callot, 2013). В дальнейшем, вероятно, произошло самостоятельное расселение *M. dorsalis* в Западной и Центральной Европе по сети искусственных насаждений с участием его кормовых пород.

При анализе векторов инвазии *M. dorsalis* одним из ключевых факторов, на наш взгляд, является переход на новое кормовое растение. В пределах естественного ареала его личинки развиваются в семенах азиатских видов рода *Gleditsia*: *G. japonica* Lodd., *G. sinensis* Lam. и *G. fera* Merr. (Morimoto, 1989; György, Tuda, 2020). Большинство находок *M. dorsalis* за пределами естественного ареала связано с североамериканским видом рода *Gleditsia* — гледичией трехколючковой, которой *M. dorsalis* отдает предпочтение даже в смешанных культурах азиатских и североамериканских гледичий (Callot, 2013). Не выясненным остается вопрос, где произошел переход *M. dorsalis* к развитию на новом кормовом растении — еще

в пределах естественной части ареала либо уже после завоза зерновки в Европу.

Расширение спектра кормовых пород как первый этап в формировании вторичного ареала у жуков-зерновок установлено для другого восточноазиатского вида *Bruchidius siliquastri* Delobel 2007, развивающегося на азиатских видах рода *Cercis* L. (Fabaceae). Переход *B. siliquastri* к развитию на европейско-переднеазиатском *Cercis siliquastrum* L., широко используемом в зеленом строительстве, обеспечил формирование вторичного ареала этого вида в Европе и на Кавказе (Kergoat et al., 2007; Martynov, Nikulina, 2015).

В связи с достаточно широким распространением *M. dorsalis* в Средней Азии, где его вторичный ареал достиг к 2010–2011 гг. восточного побережья Каспийского моря, гипотезу о самостоятельном расселении зерновки в западном направлении, на наш взгляд, можно считать вполне обоснованной. Расширение трофической базы *M. dorsalis* за счет перехода к развитию на *G. triacanthos* могло произойти в Средней Азии, где гледичия благодаря высокой засухоустойчивости культивируется как одна из основных лесобразующих пород в составе полезационных лесополос (Артохин и др., 1982). В то же время нельзя ис-

ключить, что переход *M. dorsalis* к развитию в семенах *G. triacanthos* мог произойти независимо как на территории Азии, так и в Европе. Относительно большая продолжительность периода между первой находкой зерновки в Италии в 1989 г. (Migliaccio, Zampetti, 1989) и дальнейшим достаточно стремительным ее расселением по Европе, о начале которого свидетельствуют находки на сопредельных территориях в 2008 г., может быть связана с процессом адаптации инвазионных популяций к развитию на новом кормовом растении.

Благодаря постоянному мониторингу первые особи *M. dorsalis* на территории Донбасса были выявлены нами в семенах гледичии трехколючковой урожая 2013 г. (Martynov, Nikulina, 2014) — практически одновременно с ее первой находкой в Краснодарском крае (Коротяев, 2015). В этот период численность вида в Донбассе и на Юге России была крайне низкой, что свидетельствует о начальном этапе расселения вида в Восточной Европе. С 2015 г. и по настоящее время общая зараженность семян гледичии в Восточном Причерноморье остается стабильно высокой и превышает 70%.

Кормовые растения. В соответствии с современными представлениями, род *Gleditsia* насчитывает 13 видов, 10 из которых распространены в Азии, 2 вида — в Северной, и 1 вид — в Южной Америке (Schnabel, Wendel, 1998). В пределах естественного ареала развитие личинок *M. dorsalis* проходит в семенах *Gleditsia japonica*, *G. sinensis* и *G. fera* (Morimoto, 1989; Kurota, Shimada, 2001; György, Tuda, 2020). Кроме того, в работе Юс Рамоса (Yus Ramos, 2009) в качестве кормового растения указана эндемичная для Тайваня *G. rolfei* L.M. Vidal без уточнения, к какой части ареала относится это указание.

К настоящему времени развитие *M. dorsalis* зарегистрировано на шести видах рода *Gleditsia*, а также на бундуке канадском (табл. 3).

Большинство находок *M. dorsalis* за пределами естественного ареала связано с *G. triacanthos*, филогенетически близкой к его исходной кормовой породе — *G. japonica* (Schnabel, Wendel, 1998), что, по всей вероятности, и обусловило возможность перехода *M. dorsalis* к развитию на ней с дальнейшей экспансией во все регионы интродукции *G. triacanthos*. На территории Восточного Причерноморья *M. dorsalis* развивается в семенах североамериканских интродуцентов — *Gleditsia triacanthos* и *Gymnocladus dioicus* (Мартынов и др., 2016).

При анализе спектра кормовых растений личинок *M. dorsalis* было отмечено, что в условиях естественного ареала *Gymnocladus dioicus* не имеет специализированных фитофагов семян, в то время как для американских гледичий зарегистрированы консортивные связи с различными зерновками: в семенах *Gleditsia triacanthos* развиваются личинки *Amblycerus robiniae* (Fabricius 1781) и *Mimosestes nubigens* (Motschulsky 1874); в семенах *Gle-*

ditia aquatica Marshall — личинки *A. robiniae*. Однако в условиях естественного ареала для этих видов расширение спектра кормовых пород за счет *Gymnocladus dioicus* до настоящего времени не зарегистрировано (György, Tuda, 2020). Интродукция *Gleditsia triacanthos* и *Gymnocladus dioicus* на территорию Евразии не только способствовала расширению спектра кормовых пород *M. dorsalis*, но и привела к формированию популяций с высоким инвазионным потенциалом.

Изучение возможности расширения трофической базы *M. dorsalis* за счет сельскохозяйственных бобовых культур показало, что в эксперименте личинки способны внедряться в семена гороха, фасоли, сои, вигны, нута и бобов. Однако нами, как и другими исследователями (Темрешев, Валиева, 2016; Lezhenina, Vasilieva, 2020), отмечена их гибель после внедрения. Таким образом, на наш взгляд, возможность перехода *M. dorsalis* к развитию в семенах культурных бобовых растений сомнительна.

Дополнительное питание имаго. Имаго *M. dorsalis* проходят дополнительное питание на цветущих растениях, не проявляя выраженных трофических предпочтений. В Словакии жуки были собраны на розе культурной (*Rosa* sp.) (Ríha, Bezděk, 2015), в Казахстане — на крушине слабительной (*Rhamnus cathartica* L.) и доннике лекарственном (*Melilotus officinalis* (L.) Lam.) (Темрешев, Валиева, 2016). В наших сборах есть имаго, собранные в весенний период на цветках гледичии трехколючковой и лука многоярусного, в летний — на пижме обыкновенной и повое заборном. В Харьковской обл. (Украина) в весенний период питающееся имаго было зарегистрировано на боярышнике (табл. 4).

В лабораторных условиях имаго способны питаться на цветках одуванчика (*Taraxacum officinale* (L.) Webb ex F. H. Wigg.), алтея (*Althaea officinalis* L.), выюнка полевого (*Convolvulus arvensis* L.), клевера лугового (*Trifolium pratense* L.), а также любыми сахарсодержащими продуктами — раствором меда, кусочками фруктов и ягод, из искусственных кормов — ароматизированным мармеладом, что не оказывает выраженного влияния на их плодовитость (Темрешев, Валиева, 2016). По данным других авторов (Lezhenina, Vasilieva, 2020), в лабораторных условиях при наличии растворов меда и сахара жуки отказывались от питания на цветках. В нашем эксперименте жуки также проявляли интерес к меду и воде. Одной из ключевых особенностей биологии *M. dorsalis* является способность откладывать яйца без дополнительного питания, что также было отмечено другими авторами в условиях естественного ареала в Японии (Shimada, 1994) и вторичной зоне ареала в Словении (Sajna, 2019) и лесостепной зоне Украины (Lezhenina, Vasilieva, 2020). Подобная стратегия характерна для многих опасных амбарных вредите-

Таблица 3. Кормовые растения личинок *Megabruchidius dorsalis*

Кормовая порода	Страна	Источник
<i>Gleditsia caspica</i>	Россия	Белицкая и др., 2019
<i>G. fera</i>	Китай (о-в Тайвань)	György, Tuda, 2020
<i>G. japonica</i>	Япония	Morimoto, 1989
	Франция	Callot, 2013; Callot et al., 2016
<i>G. sinensis</i>	Италия	Migliaccio, Zampetti, 1989
	Китай, включая о-в Тайвань	Juanjie et al., 1980 (цит. по: György, Tuda, 2020)
	Япония Франция	Takakura, 1999 Callot et al., 2016
<i>G. × texana</i>	Франция	Callot et al., 2016
	Россия	Белицкая и др., 2019
<i>G. triacanthos</i>	Италия	Migliaccio, Zampetti, 1989
	Аргентина	Di-Iorio, 2005
	Венгрия	Yus Ramos, 2009
	Германия	Rheinheimer, 2014; Korotyaev, 2016
	Казахстан	Темрешев, Валиева, 2016
	Кыргызстан	Габрид, 2017
	Франция	Fritzsch, Delobel, 2012; Callot, 2013; Callot et al., 2016
	Польша	Ruta et al., 2017
	Словакия	Říha, Bezděk, 2015
	Венгрия	Yus Ramos, 2009
	Украина	Martynov, Nikulina, 2014; Fursov, Nazarenko, 2015; Зайцева, 2018; Lezhenina, Vasylieva, 2018
	Россия	Коротяев, 2015; Мартынов, Никулина, 2016, 2016а; Коротяев, 2016; Щуров и др., 2017; Белицкая и др., 2019; Мартынов и др., 2020
	Грузия	Мартынов и др., 2018
<i>Gymnocladus dioicus</i>	Румыния	Pintilioaie et al., 2018
	Словения	Sajna, 2019
	Казахстан	Темрешев, Валиева, 2016; Темрешев, Макежанов, 2019
<i>Gymnocladus dioicus</i>	Кыргызстан	Габрид, 2017
	Германия	Reibnitz, Wendt, 2015
	Франция	Callot et al., 2016
	Венгрия	György, Tuda, 2020
	Украина	Оригинальные данные

Таблица 4. Кормовые растения имаго *Megabruchidius dorsalis* в естественных условиях

Растение	Дата находки	Страна	Источник данных
<i>Rosa</i> sp.	27.08.2014	Словакия	Říha, Bezděk, 2015
<i>Rhamnus cathartica</i> L.	09.06.2015	Казахстан	Темрешев, Валиева, 2016
<i>Melilotus officinalis</i>	09.06.2015	Казахстан	Темрешев, Валиева, 2016
<i>Crataegus</i> sp.	07.05.2019	Украина	Lezhenina, Vasilieva, 2020
<i>Allium proliferum</i>	30.05.2016	Украина	Оригинальные данные
<i>Tanacetum vulgare</i>	09.07.2016	Украина	Оригинальные данные
<i>Calystegia sepium</i>	30.08.2020	Украина	Оригинальные данные
<i>Gleditsia triacanthos</i>	23.05.2019	Россия	Оригинальные данные

лей, таких как фасолевая зерновка *Acanthoscelides obtectus* (Say 1831) и др.

Особенности биологии *Megabruchidius dorsalis* в степной зоне. Биология *M. dorsalis* в условиях естественного ареала была детально изучена японскими учеными (Kurota, Shimada, 2001, 2002, 2003, 2007; Shimada et al., 2001; Kurota, 2004). В европейских источниках содержится ряд сведений об отдельных аспектах жизненного цикла, не позволяющих составить целостную картину биологии *M. dorsalis* в условиях вторичного ареала. На территории Украины биология *M. dorsalis* изучалась в лесостепной зоне (г. Харьков) (Lezhenina, Vasilieva, 2020), что дает возможность сравнить наши данные с информацией, полученной на сопредельной территории.

В более сухом климате степной зоны при выборе мест для откладки яиц самки отдают предпочтение нижней (затененной) стороне лежащих на земле плодов гледичии, в то время как в лесостепной зоне (г. Харьков) распределение яиц на плоде приближается к случайному (Lezhenina, Vasilieva, 2020).

По данным японских исследователей (Kurota, Shimada, 2002), количество генераций *M. dorsalis* зависит от природно-климатических условий, определяющих продолжительность фенологических фаз кормового растения (в частности, пригодности созревающих семян для развития личинок), и составляет от двух (факультативно трех) до трех (факультативно четырех) генераций в год. На основании лабораторных данных для лесостепной зоны Украины предполагают возможность развития трех генераций в течение года (Lezhenina, Vasilieva, 2020). По нашим данным, в степной зоне ежегодно регистрируется формирование двух полных генераций, первая из которых развивается в семенах урожая предыдущего года, вторая — как в семенах урожая предыдущего года, так и в созревающих семенах текущего года. Как правило, эта генерация уходит на зимовку, однако в годы с продолжительной теплой осенью определенная часть второй генерации завершает развитие и вышедшие имаго приступают к откладке яиц, формируя факультативную третью генерацию.

В условиях естественного ареала зимовка *M. dorsalis* проходит на стадиях диапаузирующих имаго и L_4 , а также недиапаузирующих L_1 – L_4 (Kurota, Shimada, 2001, 2002, 2003a). В лесостепной зоне Украины (Lezhenina, Vasilieva, 2020) зимовка *M. dorsalis* проходит на стадии имаго (28%), куколки (11%) и L_4 (61%). По нашим данным, в степной зоне в годы с относительно холодной осенью большинство личинок, развивающихся в семенах текущего года, не достигает старшего возраста и зимовка проходит преимущественно на стадии L_2 . В годы с затяжной теплой осенью личинки успевают достичь стадии L_4 , на которой большинство из них уходит на зимовку.

Имаго могут зимовать как внутри семени, в котором развивалась личинка, так и вне его в различных укрытиях. В Румынии зимующих имаго находили под корой *Robinia pseudoacacia* L. и *Pinus sylvestris* L. (Pintilioaie et al., 2018), в Западной Украине — под корой сухой ивы (Мателешко, 2019). Наши эксперименты также подтвердили способность имаго зимовать вне семени кормового растения.

Нерешенным остается вопрос о возможности зимовки куколок *M. dorsalis*, которые, по данным японских исследователей (Kurota, Shimada, 2001), обладают значительно более низкой выживаемостью по сравнению с личинками и имаго. По нашим наблюдениям, в зимний период с предшествующей холодной осенью куколки не отмечались, в то время как в зимний период с неустойчивыми отрицательными температурами после затяжной теплой осени куколки в зимних сборах присутствовали, однако их доля не превышала 3.3%. Возможность зимовки *M. dorsalis* на стадии куколки, по нашему мнению, сомнительна. Вероятнее всего, обнаружение куколок в зимний период является следствием продолжающегося развития недиапаузирующих личинок. Выход имаго в “тепловые окна” в феврале и декабре 2015 г. свидетельствует о способности части особей в популяции завершить развитие и сохранять активность в зимний период.

Исследование, проведенное японскими учеными (Shimada et al., 2001), показало, что в эксперименте в одно семя могут внедряться до 10 личинок *M. dorsalis*, но при этом в 85% случаев завершает развитие только одна особь, и размеры имаго не зависят от числа внедрившихся в семя личинок. При успешном развитии двух имаго размер второй особи составляет 60% от размера (характерного для имаго этого вида) первой особи (Shimada, Kurota, 2001). Внедрение в одно семя нескольких личинок и успешное развитие двух имаго отмечены также в Словении (Sajna, 2019). Наши данные подтверждают отсутствие зависимости между размером имаго и количеством внедрившихся в семя личинок: во всех случаях в семени развиваются не более двух особей, при этом только одна из них имеет характерный для этого вида размер (рис. 3b). В семенах *G. dioicus*, по данным разных авторов, одновременно могут развиваться от трех (György, Tuda, 2020) до четырех или пяти личинок *M. dorsalis* (Темрешев, Валиева, 2016). По нашим наблюдениям, в семени бундука развивается до восьми личинок, при этом все вышедшие имаго имеют обычные размеры (рис. 3c). Таким образом, основным фактором, ограничивающим возможность развития в семени нескольких личинок, является его объем.

Сведения о плодовитости самок, полученные разными авторами в лабораторных условиях, также несколько различаются. В условиях естественного ареала максимальное число отложенных

Таблица 5. Степень зараженности семян *Gleditsia* spp. и *Gymnocladus dioica* в разных регионах

Страна	Кормовое растение	Зараженность семян, %	Источник
Украина (Харьковская обл.)	<i>G. triacanthos</i>	19.1	Lezhenina, Vasylieva, 2018
Украина (Днепропетровская обл.)	<i>G. triacanthos</i>	46.5	Зайцева, 2018
Южный Казахстан	<i>G. triacanthos</i>	10.0	Темрешев, Макежанов, 2019
Россия (Волгоградская обл.)	<i>G. triacanthos</i>	15.3	Белицкая и др., 2019
	<i>G. caspica</i>	17.4	Белицкая и др., 2019
	<i>G. × texana</i>	6.3	Белицкая и др., 2019
Россия (Краснодарский край)	<i>G. triacanthos</i>	74.2	Щуров и др., 2017
Венгрия	<i>Gymnocladus dioica</i>	30.56	György, Tuda, 2020

самкой яиц может превышать 220 (176.4 ± 46.0) (Kurota, Shimada, 2002). В лесостепной зоне Украины максимальное число яиц превышает 150 (110 ± 40) (Lezhenina, Vasilieva, 2020). В условиях степной зоны максимально реализованная плодовитость самки не превышала 130 яиц.

Литературные данные о соотношении полов *M. dorsalis* противоречивы. В исследованиях природных популяций в Японии (Takakura, 1999) сообщалось о преобладании самок. Напротив, в лесостепной зоне Украины соотношение самцов и самок в первой лабораторной генерации составляло 1.4 : 1, во второй — 1 : 1 (Lezhenina, Vasilieva, 2020). В обработанных нами выборках из разных регионов степной зоны соотношение полов во всех случаях было нормальным и приближалось к 1 : 1.

Зараженность семян. Количественная оценка зараженности семян кормовых растений личинками *M. dorsalis* содержится в работах многих авторов (табл. 5), однако в связи с недостаточным количеством данных о сроках проведения учетов и как следствие — о количестве генераций, развившихся в семенах урожая учетного года, их корректное сравнение затруднено. На территории степной зоны (г. Донецк) после выхода имаго зимовавшей генерации (май 2015) зараженность семян урожая 2014 г. составляла 5%, после окончания развития первой генерации текущего года (июль 2015 г.) — 70%.

Последствия инвазии. Спустя два года после первого обнаружения *M. dorsalis* в Донбассе лесные хозяйства Донецкой обл. столкнулись с острой проблемой дефицита семенного материала для выращивания гледичии, которая является одной из основных лесообразующих пород в искусственных санитарно-защитных и агролесомелиоративных насаждениях. Негативное влияние видов рода *Megabrychidius* Ворowiec 1984 на семенную продуктивность гледичии трехколючковой отмечено также на Северо-Западном Кавказе (Щуров и др., 2017). В связи с тем, что самки откладывают яйца на незрелые плоды, семена которых непригодны для сбора и хранения, решить проблему заготовки семян изменением сроков сбора не представляется возможным. Мето-

дики, позволяющие отсеивать пораженные семена, не разработаны. Сведения о химических методах борьбы с *M. dorsalis* в литературных источниках отсутствуют.

Формирование комплекса специализированных фитофагов гледичии в Европе. К настоящему времени на территории Европы натурализовались шесть североамериканских специализированных фитофагов гледичии: четырехногий клещ *Aculops gleditsiae* (Keifer 1959) (Aranei, Trombidiformes, Eriophyidae), цикадка *Penestragania apicalis* (Osborn & Ball 1898), жуки-зерновки *Megabrychidius tonkineus* (Pic 1904), *Megabrychidius dorsalis* (Fähræus 1839) и *Amblycerus robiniae* (Fabricius 1781), а также гледичиевая листовая галлица (*Dasineura gleditchiae* (Osten Sacken 1866)) (Diptera, Cecidomyiidae) (Мартынов, Никулина, 2020; Rădac et al., 2021).

Особый интерес представляет появление на территории Российского Причерноморья жуков-зерновок рода *Megabrychidius*. В 2005 г. в г. Краснодар зарегистрирован *M. tonkineus*, в 2013 г. в Краснодарском и Ставропольском краях был найден второй представитель рода, *M. dorsalis* (Коротяев, 2011, 2015). Дальнейшие исследования показали резкое сокращение численности *M. tonkineus* на фоне роста численности и расширения ареала *M. dorsalis*. Если в 2014 г. в Краснодаре из плодов гледичии выходили только *M. tonkineus*, то в 2016 г. — исключительно *M. dorsalis* (Щуров и др., 2017). В ходе наших исследований с 2015 по 2020 г. на юге России и в Донбассе повсеместно фиксировался исключительно *M. dorsalis*. Вопрос о причинах замещения одного инвазивного вида другим остается открытым.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

История инвазии *M. dorsalis* демонстрирует непредсказуемость экологических последствий интродукции растений и многообразие путей формирования комплекса их фитофагов за пределами естественного ареала. Ведущую роль в формировании вторичного ареала восточноазиатского вида *M. dorsalis* в Евразии сыграл североамериканский интродуцент — гледичия трехколючковая,

нашедшая широкое применение в лесном строительстве Южной и Центральной Европы, а также Средней Азии. Анализ современного распространения *M. dorsalis* в Евразии позволяет предположить наличие двух векторов инвазии. В формировании европейских популяций ведущую роль, вероятно, сыграл занос вида с семенами, в формировании среднеазиатских популяций — саморасселение из естественного ареала по сети насаждений гледичии трехколючковой.

Пластичность жизненного цикла *M. dorsalis*, возможность развития как в зрелых, так и в созревающих семенах, высокий репродуктивный потенциал, способность зимовать на личиночных и имагинальных стадиях, а также неограниченная кормовая база создали предпосылки для формирования обширного вторичного ареала этого вида.

Евразийские популяции *M. dorsalis*, адаптированные к развитию на гледичии трехколючковой, в случае заноса в Северную Америку представляли угрозу естественным лесам с участием гледичии и бундука канадского.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность И.В. Шохину и Е.Н. Терскову (Ростов-на-Дону) за организацию экспедиционных выездов и оказание помощи в сборе материала на территории Юга России, А.А. Хаустову (Тюмень) за помощь в определении клещей, за помощь в сборе материала И.С. Левченко (Амвросиевка), А.И. Губину (Донецк), А.А. Мирошниченко (Амвросиевка), Я.И. Зиганшиной (Волноваха), О.П. Иванову (Горловка), А.В. Мартынову (Киев), В.В. Мартынову-младшему (Славянск), С.А. Приходько (Донецк) и Т.С. Тиллаеву (Ташкент, Узбекистан). За помощь в поиске литературы авторы благодарны Х. Куроте (Dr H. Kurota, Tokyo, Japan), Р. Юс Рамосу (Dr R. Yus Ramos, Velez-Malaga, Spain), Д. Вентуре (Dr D. Ventura, Barcelona, Spain), А. Стояновой (Dr A. Stojanova, Plovdiv, Bulgaria) и З. Дьёрдю (Dr Z. György, Budapest, Hungary), а также К.-В. Антону (Dr K.-W. Anton, Emmendingen, Germany) за уточнение сведений о распространении *M. dorsalis* в Азии.

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ № 21-74-20001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артохин В.Г., Калущий К.К., Тюриков Ф.Т., 1982. Древесные породы мира. Т. 3: Древесные породы СССР / Под ред. К.К. Калущкого. М.: Лесная промышленность. С. 109—110.

Белицкая М.Н., Грибуст И.Р., Блюм К.Я., 2019. Инвазивные вредители древесных растений семейства Fabaceae в насаждениях Нижневолжского региона // Научно-агрономический журнал. № 3. С. 19—23.

Габрид Н.В., 2017. Фауна членистоногих вредителей деревьев и кустарников ботанического сада им. Э.З. Гарева НАН КР // Современное состояние и пер-

спективы сохранения биоразнообразия растительного мира. Материалы международной научной конференции, посвященной 85-летию д.б.н. Ахматова К.А. и 80-летию чл.-корр. НАН КР, д.б.н. Криворучко В.П. (5 октября 2017 г., г. Бишкек). Бишкек. С. 70—79.

Зайцева І.А., 2018. Зернівка гледичієва мала — *Megabruchidius dorsalis* Fähræus, 1839 (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) у зелених насадженнях м. Дніпро // Рослини та урбанізація. Матеріали сьомої Міжнародної науково-практичної конференції (3 березня 2018 р., м. Дніпро). Дніпро. С. 130—132.

Коротяев Б.А., 2011. Об инвазии восточноазиатской зерновки *Megabruchidius tonkineus* (Pic) (Coleoptera, Bruchidae), развивающейся в плодах гледичии, на Северо-Западный Кавказ // Энтомологическое обозрение. Т. 90. № 3. С. 592—594.

Коротяев Б.А., 2015. Находка второго вида восточноазиатского рода зерновок *Megabruchidius* Borowiec (Coleoptera, Bruchidae) в семенах гледичии в Краснодарском и Ставропольском краях // Энтомологическое обозрение. Т. 94. № 1. С. 100—102.

Мартынов В.В., Никулина Т.В., 2016. Новые инвазивные виды жуков-зерновок (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) в фауне Крыма // Заповедники Крыма — 2016: Биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление. Тезисы VIII Международной научно-практической конференции (28—30 апреля 2016 г., г. Симферополь). Симферополь. С. 323—325.

Мартынов В.В., Никулина Т.В., 2016а. Новые инвазивные насекомые-фитофаги в лесах и искусственных лесонасаждениях Донбасса // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 12. Вып. 1. С. 41—51.

Мартынов В.В., Никулина Т.В., Форошук В.П., 2016. Инвазивные насекомые-фитофаги в городских насаждениях Луганска // Современные экологические проблемы и пути их решения. Материалы I Международной науч. практ. конференции, посвященной юбилею Луганского национального аграрного университета (Луганск, 22—23 ноября 2016 г.). Луганск. С. 83—88.

Мартынов В.В., Никулина Т.В., 2020. *Penestragania apicalis* (Osborn & Ball, 1898) (Hemiptera: Cicadellidae: Iassinae) — новый инвазивный фитофаг гледичии в Восточной Европе // Биология растений и садоводство: теория, инновации. № 4. С. 50—55.

Мартынов В.В., Никулина Т.В., Шохин И.В., Терсков Е.Н., 2020. Материалы к фауне инвазивных насекомых Предкавказья // Полевой журнал биолога. Т. 2. № 2. С. 99—122.

Мартынов В.В., Приходько С.А., Никулина Т.В., 2018. Новые инвазивные виды жуков-зерновок (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) в фауне Грузии // Промышленная ботаника. Вып. 18. № 4. С. 63—69.

Мателешко О.Ю., 2019. Новий інвазійний шкідник гледичії *Megabruchidius dorsalis* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) на Західній Україні // Матеріали 73 підсумкової конференції професорсько-викладацького складу ДВНЗ “УжНУ”. Серія “Біологія”. Т. I (23 травня 2019 р., м. Ужгород). Ужгород. С. 47—48.

Темрешев И.И., Валиева Б.Г., 2016. *Megabruchidius dorsalis* Fähræus, 1839 — инвазивный вид в фауне зерновок (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) Казахстана // Евразийский энтомологический журнал. Т. 15. Вып. 2. С. 139—142.

- Темрешев И.И., Макежанов А.М., 2019. О расширении ареала инвазивного вида жука-зерновки *Megabruchidius dorsalis* Fahreus, 1839 (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) в Туркестанской области (южный Казахстан) // Acta Biologica Sibirica. Т. 5. № 4. С. 1–4.
- Щуров В.И., Шаповалов М.И., Замотайлов А.С., Бондаренко А.С., Сапрыкин М.А., Щурова А.В., 2017. Новые данные о распространении гледичиевых зерновок рода *Megabruchidius* Borowiec, 1984 (Coleoptera, Chrysomelidae) на Северо-Западном Кавказе // Наука Кубани. № 3. С. 71–83.
- Anton K.-W., 2010. Chrysomelidae: Bruchinae // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. V. 6. Eds I. Löbl, A. Smetana. Stenstrup: Apollo Books. P. 339–353.
- Beenen R., Roques A., 2010. Chapter 8.3. Leaf and Seed Beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) // BioRisk. V. 4. № 1. P. 267–292.
- Borowiec L., 1987. The genera of seed-beetles (Coleoptera, Bruchidae) // Polskie Pismo Entomologiczne. V. 57. P. 3–207.
- Callot H., 2013. Quelques aspects de l'entomofaune des *Gleditsia* (Cesalpiniaceae) en Alsace: *Megabruchidius dorsalis* Fähræus, 1839 et *Penestragania apicalis* (Osborn & Ball, 1898) (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae et Hemiptera, Cicadellidae, Iassinae) // Bulletin de la Société Entomologique de Mulhouse. V. 69. № 4. P. 63–67.
- Callot H., Brua Ch., Wagner A., 2016. Bruches exotiques en Alsace: *Acanthoscelides pallidipennis* (Motschulsky, 1874), *Bruchidius siliquastri* Delobel, 2007 et *Megabruchidius dorsalis* (Fähræus, 1839) (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) Entomofaune des gousses de *Gymnocladus dioica* (L.) K. Koch et comportement aberrant d'un *Curculio glandium* Marsham, 1802 (Coleoptera, Curculionidae) // Bulletin de la Société Entomologique de Mulhouse. V. 72. № 3. P. 37–44.
- Di-Iorio O.R., 2005. An Asian species of Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae) developing in the seeds of *Gleditsia triacanthos* L. (Caesalpiniaceae) in Argentina // Agrocencia. V. 39. № 3. P. 327–337.
- Di-Iorio O.R., 2015. A new previously predicted larval host for the Asian seed beetle *Megabruchidius tonkineus* (Pic, 1904), and the incorporation of *M. dorsalis* (Fähræus, 1839) to the Argentinian fauna of Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae) // Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa. № 56. P. 327–334.
- Fritzsche K., Delobel A., 2012. *Megabruchidius dorsalis* (Fähræus, 1839), bruche nouvelle pour la faune française (Col., Chrysomelidae, Bruchinae) // Bulletin de la Société entomologique de France. V. 117. № 3. P. 389–390.
- Fursov V.N., Nazarenko V.Yu., 2015. Invasive species *Megabruchidius dorsalis* (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) – a new record in the fauna of Ukraine // Vestnik Zoologii. V. 49. № 3. P. 286.
- György Z., Tuda M., 2020. Host-plant range expansion to *Gymnocladus dioica* by an introduced seed predatory beetle *Megabruchidius dorsalis* // Entomological Science. V. 23. Iss. 1. P. 28–32.
- Kergoat G.J., Delobel P., Delobel A., 2007. Phylogenetic relationships of a new species of seed-beetle infesting *Cercis siliquastrum* L. in China and in Europe (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae: Bruchini) // Annales de la Société Entomologique de France. V. 43. Iss. 3. P. 265–271.
- Kingsolver J.M., 2004. Handbook of the Bruchidae of the United States and Canada (Insecta: Coleoptera). V. 1. // USDA Technical Bulletin. № 1912. P. 1–324.
- Korotyaev B.A., 2016. First records of an East Asian seed beetle *Megabruchidius dorsalis* Fähræus (Coleoptera, Bruchidae) from Germany and the Black Sea Coast of Crimea and Caucasus // Entomological Review. V. 96. № 4. P. 460–461.
- Kurota H., 2004. Overwintering strategies depending on high cold hardiness in nondiapause stages in *Bruchidius dorsalis* (Coleoptera: Bruchidae) // Physiological ecology. V. 33. № 5. P. 1163–1168.
- Kurota H., Shimada M., 2001. Photoperiod- and temperature-dependent induction of larval diapause in a multi-voltine bruchid, *Bruchidius dorsalis* // Entomologia Experimentalis et Applicata. V. 99. Iss. 3. P. 361–369.
- Kurota H., Shimada M., 2002. Geographical variation in the seasonal population dynamics of *Bruchidius dorsalis* (Coleoptera: Bruchidae): constraints of temperature and host plant phenology // Environmental Entomology. V. 31. Iss. 3. P. 469–475.
- Kurota H., Shimada M., 2003. Geographical variation in photoperiodic induction of larval diapause in the bruchid beetle, *Bruchidius dorsalis*: polymorphism in overwintering stages // Entomologia Experimentalis et Applicata. V. 107. Iss. 1. P. 11–18.
- Kurota H., Shimada M., 2003a. Photoperiod-dependent adult diapause within a geographical cline in the multi-voltine bruchid, *Bruchidius dorsalis* // Entomologia Experimentalis et Applicata. V. 106. Iss. 3. P. 177–185.
- Kurota H., Shimada M., 2007. Over-wintering stage polymorphism of a bruchine beetle: geographical variation in optimal diapause strategy // Ecological Entomology. V. 32. Iss. 6. P. 722–731.
- Lezhenina I.P., Vasylieva Yu.V., 2018. *Megabruchidius dorsalis* (Fähræus, 1839) (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) is a new adventive species in the Kharkiv Region (Ukraine) // The Kharkov Entomological Society Gazette. V. 26. Iss. 2. P. 15–18.
- Lezhenina I.P., Vasylieva Yu.V., 2020. On the biology of the East Asian seed beetle, *Megabruchidius dorsalis* (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae), an adventive species for Ukraine // Zoodiversity. V. 54. № 4. P. 307–316.
- Martynov V.V., Nikulina T.V., 2014. The first finding of invasive species *Megabruchidius dorsalis* (Fähræus, 1839) (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) in the fauna of Ukraine // Vestnik Zoologii. V. 48. № 3. P. 286.
- Martynov V.V., Nikulina T.V., 2015. *Bruchidius siliquastri* Delobel, 2007 (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), a new invasive species of seed-beetles in the Crimea Peninsula // Euroasian Entomological Journal. V. 14. № 6. P. 252–253.
- Migliaccio E., Zampetti M.F., 1989. *Megabruchidius dorsalis* e *Acanthoscelides pallidipennis*, specie nuove per la fauna italiana (Coleoptera, Bruchidae) // Bollettino dell'Associazione Romana di Entomologia. V. 43. № 1–4. P. 63–69.
- Morimoto K., 1989. A synopsis of the bruchid fauna of Japan // Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Co-evolution. Proceedings of the Second International Symposium on Bruchids and Legumes (Japan, Okayama, 6–9 September 1989). Series Entomologica. V. 46. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Academic Publishers. P. 131–140.
- Pintilioaie A.-M., Mancu C.-O., Fusu L., Mitroiu M.-D., Rădac A.-I., 2018. New invasive bruchine species (Chrysomelidae: Bruchinae) in the fauna of Romania,

- with a review on their distribution and biology // *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.). V. 54. Iss. 5. P. 401–409.
- Rabitsch W., 2016. Der asiatische gleditschien-samenkäfer *Megabruchidius dorsalis* (Fähræus, 1839) (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), in Österreich nachgewiesen // *Beiträge zur Entomofaunistik*. V. 17. P. 153–154.
- Rădac I.-A., Mancu C.O., Pintilie A.-M., 2021. *Amblycerus robiniae* (Fabricius, 1781) (Chrysomelidae: Bruchinae), an alien species established in Europe // *BioInvasions Records*. V. 10. Iss. 1. P. 57–64.
- Rheinheimer J., 2014. *Megabruchidius tonkineus* neu für Baden-Württemberg und *M. dorsalis* neu für Deutschland (Coleoptera: Bruchidae) // *Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart*. V. 49. P. 61–64.
- Reibnitz J., Wendt I., 2015. *Carpophilus dimidiatus* (Fabricius) und *Megabruchidius dorsalis* (Fähræus) – Zucht aus Gemeinbaum-Samen (Col., Nitidulidae und Bruchidae) // *Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart*. Jhg. 50. S. 250.
- Ribeiro-Costa C.S., Almeida L.M., 2012. Seed-chewing beetles (Coleoptera: Chrysomelidae, Bruchinae) // *Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management*. Panizzi A.R., Parra J.R.P. (Eds). Florida: CRC Press. P. 325–352.
- Říha M., Bezdek J., 2015. Checklist of Slovak seed-beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), with the first record of invasive *Megabruchidius dorsalis* (Fähræus, 1839) // *Studies and Reports. Taxonomical Series*. V. 11. № 1. P. 167–173.
- Ruta R., Jałoszyński P., Wanat M., 2017. *Megabruchidius dorsalis* (Fähræus, 1839) – inwazyjny strąkowiec nowy dla Polski (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) // *Wiadomości Entomologiczne*. V. 36. № 3. P. 162–166.
- Sajna N., 2019. First record of non-native Asian seed beetle, *Megabruchidius dorsalis* (Fähræus, 1839) and its parasitoid, in Slovenia // *BioInvasions Records*. V. 8. Iss. 3. P. 515–520.
- Schnabel A., Wendel J.F., 1998. Cladistic biogeography of *Gleditsia* (Leguminosae) based on *ndhf* and *rpl16* chloroplast gene sequences // *American Journal of Botany*. V. 85. Iss. 12. P. 1753–1765.
- Shimada M., 1994. The dynamic world of bruchids // *Discovering the Earth When Looking at Experimental Dishes*. Fujii K., Shimada Z., Kawabata M. (Eds). Tokyo: Heibonsha. P. 13–96.
- Shimada M., Kurota H., Toquenaga Y., 2001. Regular distribution of larvae and resource monopolization in the seed beetle *Bruchidius dorsalis* infesting of the Japanese honey locust *Gleditsia japonica* // *Population Ecology*. V. 43. Iss. 3. P. 245–252.
- Sytschak N., 2019. Species: *Megabruchidius dorsalis* (Fähræus, 1839) // UkrBIN: Ukrainian Biodiversity Information Network. URL: <http://ukrbn.com/index.php?id=359908> (Accessed: March, 14, 2021).
- Takakura K., 1999. Active female courtship behavior and male nutritional contribution to female fecundity in *Bruchidius dorsalis* (Fähræus) (Coleoptera: Bruchidae) // *Researches on Population Ecology*. V. 41. Iss. 3. 269–273.
- Yus Ramos R., 2009. Revisión del género *Megabruchidius* Borowiec, 1984 (Coleoptera: Bruchidae) y nuevas citas para la fauna Europea // *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*. № 45. P. 371–382.
- Yus Ramos R., Ventura D., Bensusan K., Coello-García P., György Z., Stojanova A., 2014. Alien seed beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) in Europe // *Zootaxa*. V. 3826. № 3. P. 401–448.
- Zerova M.D., Fursov V.N., 2015. A new species of the genus *Eurytoma* (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eurytomidae) from the seeds of honey locust *Gleditsia triacanthos* (Caesalpinaceae) in Ukraine // *Vestnik Zoologii*. V. 49. № 4. P. 369–372.

THE MODERN DISTRIBUTION AND BIOLOGICAL PECULIARITIES OF THE BEAN BEETLE, *MEGABRUCHIDIUS DORSALIS* (FÄHRAEUS 1839) (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE, BRUCHINAE) IN THE EASTERN BLACK SEA REGION

T. V. Nikulina^{1, 2, *}, V. V. Martynov^{2, **}

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

²“Donetsk Botanical Garden” Public Institution, Donetsk, 283059 Donetsk People’s Republic

*e-mail: nikulinatanya@mail.ru

**e-mail: martynov.scarab@yandex.ru

The life cycle, trophic associations, distribution and harmfulness of an invasive bruchine beetle species, *Megabruchidius dorsalis* (Fähræus 1839), are studied in the eastern Black Sea region. The pest larvae develop in seeds of *Gleditsia triacanthos* L. and *Gymnocladus dioica* (L.) K. Koch, produce two or three generations per year, and the larva and imago are the overwintering stages. The infestation rate of the seeds of *Gleditsia* reaches 94%, that of *Gymnocladus* seeds is 100%. The introduced distribution of *M. dorsalis* is presently continuous and covers the entire introduction area of the honey locust in Eurasia. The European populations must have arisen as a result of invasion, whereas the populations from Central Asia might have originated from immigrants from the native distribution range of the species. The Eurasian populations of *M. dorsalis*, already adapted to the development of *G. triacanthos*, would definitely pose threat to the natural forests with the participation of *Gleditsia* and *Gymnocladus dioica* in the event of pest introduction to North America.

Keywords: *Megabruchidius dorsalis*, pest invasion, life cycle, trophic associations, Eurasia, *Gleditsia triacanthos*, *Gymnocladus dioica*